GOVP1200104018

632.751
L293ㅅ

최 종
연구보고서

솔잎혹파리의 종합관리시스템 개발

Development of integrated management system
for pine needle gall midge

연구기관

임업연구원

농 림 부

대한민국
국회도서관
기증등록
2001. 3. 27
862579

최 종 보 고 서

1999 년도 농림기술개발사업에 의하여 완료한 솔잎혹파리의 종합관리시스템 개발에 관한 연구의 최종보고서를 별첨과 같이 제출합니다.

첨부 : 1. 최종보고서 10부

2. 최종보고서 디스켓 1매

2000 . 12 . 20.

주관연구기관 : 임업연구원

총괄연구책임자 : 이 범 영 (인)

주관연구기관장 : 임업연구원장

농 림 부 장 관 귀 하

제 출 문

농림부 장관 귀하

본 보고서를 "솔잎혹파리의 종합관리시스템 개발" 과제 (세부과제 "생물 환경 정보 파악", "종합관리시스템 모델 개발")의 최종보고서로 제출합니다.

2000 . 12 . 20 .

주관연구기관명 : 임업연구원
총괄연구책임자 : 이 범 영
연 구 원 : 배 운 익
연 구 원 : 정 영 진
연 구 원 : 김 철 수
연 구 원 : 이 상 길
연 구 원 : 권 태 성
연 구 원 : 변 봉 규
연 구 원 : 김 종 호
연 구 원 : 전 현 선
연 구 원 : 신 창 훈
연 구 원 : 박 영 석
연 구 원 : 오 기 석
협동연구기관명 : 부산대학교
협동연구책임자 : 전 태 수
협동연구기관명 : 서울대학교
협동연구책임자 : 이 준 호

여 백

요 약 문

Ⅰ. 제 목

솔잎혹파리의 종합관리시스템 개발

Ⅱ. 연구개발의 목적 및 중요성

솔잎혹파리에 의한 피해문제는 우리나라 만의 특이한 현상으로 1950년대 중반부터 현재까지 본 해충의 생태와 방제 등에 대한 연구를 계속해 오고 있으며 우리나라의 연구 및 기술 수준은 독보적인 위치에 있다.

현재까지의 연구결과에 의하면 솔잎혹파리는 분포하지 않던 지역에 새로이 침입, 발생되었을 때 극심한 피해를 나타내고 일단 피해가 회복되면 안정상태를 나타내고 있으나 피해회복지역에서의 회복원인구명 및 피해의 재발여부에 관한 연구가 시급한 실정이다. 이를 위해서는 솔잎혹파리와 소나무, 천적, 환경요인 등 각종 생물적, 비생물적 요인을 하나의 시스템으로 보고 시스템 연구의 단계적인 접근으로 해결이 가능하다. 따라서 본 연구에서는 시스템적 접근법에 따라 솔잎혹파리의 피해발생 원인을 구명하고 피해회복지에서 재발 여부 및 재발 억제를 위한 효율적인 방제전략 수립을 위한 종합관리시스템을 개발하고, 이를 통해 고부가 계량화 기술 개발 및 시스템 접근이 요구되는 분야의 응용기술 개발을 목적으로 수행되었다.

솔잎혹파리에 대한 연구는 현재까지 국내에서 질적·양적인 면에서 많은 연구가 있었다. 그러나 이전까지의 연구는 자료의 계량화에 대한 노력이 미약한 편이었다. 또한 솔잎혹파리와 관련된 생물학적, 생태학적 현상은 비선형성, 불예측성을 포함하는 복잡성 계를 이루어 계량화가 어려운 실정이었다. 최근 물리, 전자, 전산, 정보 과학 등의 발전으로 계량화 기술이 발달되고 있으며 우리나라 산림의 가장 주요한 해충인 솔잎혹파리 문제의 근원적인 해결을 위해서는 이러한 첨단분야 방법론의 본격적인 도입과 적용이 필수적인 것으로 판단이 된다. 산림해충의 종합관리시스템 개발 분야는 선진국에서도 비교적 역사가 짧은 편이므로 국내의 우수 인력 자원을 고려할 때 전세계적으로

도 경쟁력이 있는 기술의 개발이 기대되며, 시스템 차원에서의 접근이 요구되는 산림생태계관리 등 타분야에 광범위하게 응용될 수 있으리라 기대된다.

솔잎혹파리가 피해를 주고 있는 소나무와 해송은 우리나라의 대표적인 자생 수종으로 전체 산림 면적의 약 27%이상을 차지하고 있으며, 솔잎혹파리에 의한 피해는 소나무의 재적 감소와 재질 가치의 저하, 산림부산물인 송이 생산의 감소 등 직접적인 피해와 간접적 손실로서 국민 정서와 관련된 소나무의 존재적·문화적·유산적 가치, 공익적 가치의 저하 등을 고려해 볼 때 본 해충의 효율적인 방제전략 수립을 위한 종합관리시스템의 개발이 절실히 요구된다.

III. 연구개발 내용 및 범위

본 연구는 우리나라의 가장 중요한 산림해충인 솔잎혹파리의 효율적인 방제를 위한 방제전략 수립을 위하여 지금까지 연구를 통해 축적된 자료 및 추가 조사자료의 계량화를 통해 피해 발생원인 구명 및 피해회복지에서 피해 재발 여부 및 재발 억제를 위한 연구 및 생물자료의 계량화를 통해 도출된 자료를 이용하여 종합관리시스템 모델을 개발하고 이를 통해 첨단 고부가 계량화 기술 개발, 시스템 접근이 요구되는 분야의 응용기술 개발을 목적으로 수행되었다.

IV. 연구개발결과 및 활용에 대한 건의

본 연구결과 솔잎혹파리의 피해발생은 정아신초에서 가장 높으며 수관의 하부보다는 상부에서 피해가 심한 것으로 나타났다. 또한 충영당 유충수도 수관 상부가 하부보다 낮았다. 이러한 특성으로 인해 수관상부는 솔잎혹파리에 의한 누적적인 피해가 발생하여 신엽생장의 지연을 야기하는 것으로 밝혀졌다. 솔잎혹파리는 확산선단지에서 침입 3~5년간 밀도가 급증하여 6~7년차에 최고밀도에 도달하며, 회복지에서는 지역적인 특성을 보이면서 10~12년의 피해가 증가하는 것으로 밝혀졌다. 한편 솔잎혹파리와 그 기생봉 간의 상호작용에서는 솔잎혹파리가 새로운 지역으로 확산후 약 10년경에 안정화되며 이때 기생율은 솔잎혹파리 밀도와 역의존적 관계를 가지며 솔잎혹파리 충영형성율이 20-30% 이상에서는 밀도억제효과가 낮은 것으로 밝혀졌

다. 솔잎혹파리에 의한 소나무의 피해위험도평가를 분석한 결과 수관이 높고, 수관폭이 넓으며, 수관면적이 넓고, 수관부피가 큰 것이 그렇지 못한 단목보다 솔잎혹파리의 피해로부터 살아남을 확률이 높았다. 솔잎혹파리와 그 천적 기생봉의 월동유충을 항온조건에서 발육실험을 실시한 결과 월동유충에서 성충으로 우화하기까지 걸린 평균 발육시간은 27℃에서 솔잎혹파리는 59.9일이었다. 또한 우화시기까지의 발육에서 추정되는 발육임계온도는 솔잎혹파리는 7.6, 혹파리살이먹좀벌은 7.6, 솔잎혹파리먹좀벌은 7.6℃로 나타났다. 또한 유효적산온도는 솔잎혹파리먹좀벌이 1057.1DD로 가장 크며, 솔잎혹파리 1051.5, 혹파리살이먹좀벌은 710.7DD로 나타났다.

인공신경회로망 알고리즘을 이용한 개체군 동태 예측 모델은 90%이상의 예측성을 보였으며, 솔잎혹파리 우화최성기 예측모델은 실제 야외조사와 5일 이내의 오차로 높은 예측성을 보였다. 그리고 지리 및 생물정보를 이용하여 세포자동자 원리에 따라 개발된 솔잎혹파리의 시공간적 발생예측 모델은 지역별로 솔잎혹파리 및 천적 기생봉의 연도별 지역별 발생상황을 잘 나타내 주었다. 이들 모델과 함께 솔잎혹파리의 효율적인 방제전략 수립을 위하여 솔잎혹파리에 의한 피해위험도평가 시스템, 방제적기 예측시스템, 방제평가 시스템 등을 프로그램으로 개발하였다.

이러한 연구결과는 효율적인 솔잎혹파리의 방제대책 수립 활용에 활용할 수 있을 것으로 생각된다. 또한 시스템 접근이 요구되는 다른 병해충의 종합관리 등에 활용하여 자연생태계 보전에 기여할 수 있을 것이다.

SUMMARY

To assess the *Pinus densiflora* damage caused by the pine needle gall midge (PNGM), *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye, spatial distribution of PNGM damage, relationship between PNGM adult occurrence and host phenology, and influence of host foliage, were studied.

No significant differences in percentages of infested needle pairs were found among trees and between main and lateral shoots within a tree. However, the mean percentages of infested needle pairs increased significantly from the lower crown to the upper. A sample unit consisting of 1 main shoot and 2 lateral shoots per branch were fixed from the midcrown level. The optimal sample sizes required to estimate PNGM damage with given two levels of precision were determined. Regressions between accumulated degree-days above the lower threshold of temperature(6.3 ℃) and probits of cumulative adult emergences were generally well fitted, r^2 = 0.840~0.918. A comparison between expected and actual data showed average 4.3~6.8 days of deviation by regions in fifty percent of cumulative adult emergence. A severe damage decreased shoot lengths, needle lengths, needle widths, and needle weight. Needle elongation was also delayed.

PNGM showed infestation changes with average periodicity of 10 to 12 years in endemic regions. Densities of parasitic wasp were dependent on the host densities without a time delay. The relation of densities between PNGM and its parasitoid was weak in the early stage after invasion into new areas, however the density of parasitoid was increased asymptotically according to that of PNGM after 10 years. The relation between gall formation rate and parasitism also showed similar patterns with the case of density. The relation between host and its parasitoid was unstable in the early stage after invasion into new areas, however it was stabilized with interaction and coevolution between hosts and parasitoids.

D.B.H., height, crown length, crown width, crown form, crown area, and crown

volume of dead and live trees were measured and the discriminant analysis was conducted to assess individual tree risk-rating in the pine forest seriously infested by PNGM. Crown length, crown form, crown area, and crown volume of live tree were significantly higher than those of dead tree, while D.B.H. and tree height were not different significantly. These results represent that the trees with higher and wider crown and larger crown volume have relatively higher probability to survive from the infestation by the pine needle gall midge.

Constant temperature experiment was conducted to determine the effect of temperatures on postdiapose development of the PNGM and its parasitoids. Times to adult emergence of overwintering larvae decreased throughout winter until the beginning of March with a slight difference among species. Developmental rates of overwintering PNGM and its parasitoids at each stages were compared at 12, 15, 18, 21, 24, 27, and 30℃. The nonlinear biophysical model well described median developmental rates of PNGM, *I. seoulis*, and *P. matsutama* ($r^2 \geq 0.99$). The lower developmental threshold to adult emergence was determined by extrapolation of the linear regression through the x-axis (PNGM: 7.6, *I. seoulis*; 7.6, *P. matsutama*: 4.9). The degree-days above base temperature to median (50%) emergence was 105.1 for PNGM, 1057 for *I. seoulis*, 710.7 for *P. matsutama*. According these data the phenology model was developed to predict population dynamics of PNGM.

The backpropagation algorithm in artificial neural networks was utilized to forecast dynamic data of a PNGM. Data for changes in population density were sequentially given as input while densities of subsequent samplings were provided as matching target data for training of the network. Convergence was reached, generally after 20,000 iterations with learning coefficients of 0.5-0.8. When new input data were given to the trained network, recognition was possible and population density at the subsequent sampling time could be predicted. The backpropagation algorithm was also applied to predict optimal period to control PNGM. The data consisting of temperature and emergence

pattern of previous year of PNGM was used. Convergence was reached, generally after 2,000 iterations with learning coefficients of 0.5. The difference between field data and predicted data was less than 5 days.

As an alternative of partial differential equation, a discrete diffusion model was devised to represent spatio-temporal dynamics of population dispersal dbased on Cellular automata(CA). The model was constructed to represent reproduction and the spatial advancement of individuals concurrently in a well-established vegetation region. The CA model was able to show the conventional Mathusian and Logistic growth patterns. The invasion of population was further assumed to be restricted to the environmental restriction, i.e., shortage of food. With the implementation of the concept on the local, time-varying carrying capacity, the model was successful in showing the sudden increase in the invasion speed, which produced the biphasic mode of range expansion. Through calculation and simulation, the model was able to show that the front line of invasion was in fact produced from the advancement of the area of maximum population density, moving away in wave-form from the original invasion point. The simulated results were in general in good accordance with field data from dispersal of PNGM. Field data for the progress of range expansion and the occurrence of phase change in invading speed were coincided with calculated data.

Following programs were also developed; 1) hazard rating system for pine forest stands and trees, 2) Prediction for optimum period to control PNGM, and 3) Prediction for the occurrence of PNGM in spatio-temporal terms. Computer programs in this study were developed through the C or C++ in Windows or Linux operating systems.

CONTENTS

Chapter 1 General introduction ····· 13

Section 1 The objectives of research ····· 13

Chapter 2 Study on the biology and environment for pine needle gall midge ·· 15

Section 1 Introduction ····· 15

Section 2 Assessment of the pine damage caused by the pine needle gall midge ····· 17

Section 3 Dynamic patterns of the infestation of pine needle gall middge in endemic region ····· 70

Section 4 Interactions between pine needle gall midge and its parasitoids in endemic regions ····· 79

Section 5 Interactions between pine needle gall midge and its parasitoids in new infested areas ····· 87

Section 6 Characteristics of dead and live trees infested by pine needle gall midge ····· 95

Section 7 Temperature effects on the development of pine needle gall midge ····· 101

Section 8 Changes of gall formation rate and parasitism ····· 109

Chapter 3 Development of integrated management system ····· 113

Section 1 Introduction ····· 113

Section 2 Population dynamics ····· 115

Section 3 Forecasting optimum period to control ····· 121

Section 4 Forecasting occurrences of pine needle gall midge in spatio-temporal terms ····· 125

Section 5 Management system ····· 184

Section 6 Management strategy ····· 191

목 차

제 1 장 서 론 ····· 13

제 1 절 연구개발의 목적과 범위 ····· 13

제 2 장 생물 환경 정보 파악 분야 ····· 15

제 1 절 서 설 ····· 15

제 2 절 소나무에서의 솔잎혹파리 피해해석 ····· 17

1. 서 론 ····· 17

2. 재료 및 방법 ····· 19

3. 결 과 ····· 24

4. 고 찰 ····· 61

제 3 절 피해회복지역에서 충영형성율 변동 ····· 70

1. 서 론 ····· 70

2. 재료 및 방법 ····· 70

3. 결과 및 고찰 ····· 72

제 4 절 피해회복지역에서의 충영형성율 변동과 기생율 ····· 79

1. 서 론 ····· 79

2. 재료 및 방법 ····· 79

3. 결과 및 고찰 ····· 82

제 5 절 발생초기지역에서 솔잎혹파리와 기생봉의 상호작용 ····· 87

1. 서 론 ····· 87

2. 재료 및 방법 ····· 88

3. 결과 및 고찰 ····· 89

제 6 절 솔잎혹파리 피해임지에서의 고사목과 생존목의 특성 ····· 95

1. 서 론 ····· 95

2. 재료 및 방법 ····· 95

3. 결과 및 고찰 ····· 96

제 7 절 솔잎혹파리 및 기생봉의 온도발육 모델 ····· 101

1. 서 론 ····· 101

2. 재료 및 방법 ····· 101
3. 결과 및 고찰 ····· 102
제 8 절 솔잎혹파리 피해율 및 기생봉 기생율 변동 전망 ····· 109
1. 솔잎혹파리 피해율 변동 ····· 109
2. 기생봉 기생율 변동 ····· 111

제 3 장 종합관리시스템 모델 개발 분야 ····· 113
제 1 절 서 설 ····· 113
제 2 절 개체군 동태 예측 ····· 115
1. 개체군 성장 모델 ····· 115
2. 개체군동태의 유형화 ····· 117
제 3 절 방제적기 예측 ····· 121
1. 우화 관련자료 및 우화시기 예측 ····· 121
2. 우화시기 예측모델 구성 ····· 122
제 4 절 시공간적 발생 예측 ····· 125
1. 개체군 동태에 관한 이론 연구 ····· 125
2. 개체군 확산 모델 구현 ····· 147
3. 솔잎혹파리의 확산 및 GIS 기반 기술 구축 ····· 174
제 5 절 방제관리 시스템 ····· 184
1. 피해발생지역 예측 ····· 185
2. 피해위험도 평가 ····· 186
3. 발생량예측 시스템 ····· 188
4. 방제적기예측 시스템 ····· 189
5. 방제효율 평가 프로그램 ····· 191
6. 정보고속망 기반의 인터넷 홈페이지 구축 ····· 192
제 6 절 종합관리 전략 ····· 194
1. 솔잎혹파리 개체군 동태의 파악 ····· 194
2. 피해허용수준의 설정 ····· 195
3. 피해위험도의 예측 ····· 195
4. 침투성 살충제 나무주사에 의한 방제전략 ····· 195

제 1 장 서 론

제 1 절 연구개발의 목적과 범위

솔잎혹파리는 소나무와 해송의 새로 나온 잎 밑부분에 벌레혹을 만들어 잎이 정상적으로 자라지 못하게 하고 피해를 받은 그해에 잎을 죽게 하므로 임목 생장에 영향을 주고 피해가 심할 경우, 신초 고사와 임목 고사를 일으키는 무서운 해충이다.

그 동안 충영을 형성하는 곤충류로서 전세계적으로도 유례가 없을 정도로 극심한 피해를 주고 있는 본 해충은 쉽게 방제할 수 없는 다음과 같은 특성을 가지고 있다. 첫째, 충체가 작고 생활사중 대부분의 기간을 충영과 토양 내에서 은폐하여 서식하고 외부에 노출되는 충태인 성충은 수명이 불과 1-2일밖에 되지 않으며, 그나마 우화기간도 약 2개월 정도로 길어 성충기의 방제가 어려우며, 둘째, 본 해충은 분포가 확대되어 가는 지역에서 극심한 피해를 나타내므로 이들 지역이 방제의 주 대상지가 되지만, 지역적으로 편중되어 있어 한정된 시기에 집중적인 방제를 실행하는데 어려움이 있고 방제적기를 놓치기 쉬우며, 셋째, 험준하고 광활하며 복잡한 생태계로 구성된 산림의 환경적인 특수성으로 무분별한 약제 위주의 화학적 방제가 제한을 받는 점 등을 들 수 있다.

따라서 솔잎혹파리 문제는 그 내용으로 볼 때 단기간에 단순하게 해결하기가 어려우며 1950년대 후반부터 축적된 생태와 방제 등의 연구결과를 토대로 본 해충의 개체군동태와 그와 관련된 기주식물, 천적, 환경요인 등 각종 생물적, 무생물적 요인을 하나의 시스템으로 보고 시스템 접근법을 통해 단계적으로 해결하여야 할 것으로 판단된다. 따라서 본 연구는 우리나라의 가장 중요한 산림해충인 솔잎혹파리의 효율적인 방제을 위한 방제전략 수립을 위하여 정량적인 자료분석을 통해 피해회복지역에서의 회복원인구명 및 피해의 재발여부에 관한 연구를 실시하며, 생물자료의 계량화를 통해 도출된 자료를 이용하여 종합관리시스템 모델을 개발하고, 이를 통해 고부가 계량화 기술 개발 및 시스템 접근이 요구되는 분야의 응용기술 개발을 목적으로 수행되었다.

솔잎혹파리에 대한 연구는 지금까지 국내에서 질적·양적인 면에서 많은 연구가

있었다. 그러나 이전까지의 연구는 자료의 계량화에 대한 노력이 미약한 편이었다. 또한 솔잎혹파리와 관련된 생물학적, 생태학적 현상은 비선형성, 불예측성을 포함하는 복잡성 계(complex system)를 이루어 계량화가 어려운 실정이었다. 최근 미국, 일본 등 일부 선진국을 중심으로 수학, 물리, 전자, 전산, 정보 등의 hard science를 도입하여 계량화를 위한 연구가 시도되고 있다. 우리나라 산림의 가장 주요한 해충인 솔잎혹파리 문제의 근원적인 해결을 위해서는 이러한 첨단분야 방법론의 본격적인 도입과 적용이 필수적인 것으로 판단이 된다. 산림해충의 종합관리시스템 개발 분야는 선진국에서도 비교적 역사가 짧은 편이므로 국내의 우수 인력 자원을 고려할 때 전세계적으로도 경쟁력이 있는 기술의 개발이 기대된다. 아울러 이 과정에서 고부가가치의 계량화에 관한 원천 기술을 확보할 수 있을 것으로 판단된다. 또한 솔잎혹파리의 종합관리시스템 모델 개발을 이용한 전략적 측면에서의 솔잎혹파리 문제 해결이 가능할 것으로 판단되며 아울러 국내외 다른 산림병해충 관리에도 응용될 수 있을 것으로 기대된다. 이외에도 솔잎혹파리의 종합관리시스템은 시스템 차원에서의 접근이 요구되는 산림생태계관리 등 타분야에 광범위하게 응용될 수 있으리라 기대된다.

솔잎혹파리의 피해를 받는 소나무와 해송은 우리나라의 대표적인 자생 수종으로 전체 산림 면적의 약 27%이상을 차지하고 있다. 솔잎혹파리에 의한 피해는 소나무의 재적 감소와 재질 가치의 저하, 산림부산물인 송이 생산의 감소 등 직접적인 피해와 간접적 손실로서 국민 정서와 관련된 소나무의 존재적·문화적·유산적 가치, 공익적 가치의 저하 등을 들 수 있다. 이러한 점을 고려해 볼 때 본 해충을 효율적으로 관리할 수 있는 종합관리시스템 모델의 개발이 절실히 요구된다.

제 2 장　생물 환경 정보 파악 분야

제 1 절　서　설

솔잎혹파리가 우리나라에서 高木(1929)에 의해 서울과 전라남도 무안에서 최초로 발생이 확인된 후, 전국적으로 피해가 확산되어 가는 과정에서 매우 뚜렷하고 특이적인 현상을 나타내고 있는 것으로 밝혀졌다. 솔잎혹파리가 새로운 지역으로 침입하였을 때의 확산 양상을 보면 먼저 단목 또는 군상으로 정착한 후, 2~3년 내에 전면적으로 확산되며 아울러 피해율도 증가한다. 솔잎혹파리의 피해가 확산되어 가는 지역에 있어서의 발생경과 연수별 밀도의 변동은 해에 따라, 지역에 따라 다소 차이가 있으나 일반적으로 최초 발생 이후 지속적으로 상승하여 약 6~7년을 전후하여 최고밀도를 나타내며 이 기간을 전후하여 대부분의 임목 피해가 발생하고, 그 직후에는 급속히 감소되며 이와 같은 충영형성율의 변동 과정은 약 12세대에 걸쳐 일어나고 그 이후에는 밀도가 낮은 상태에서 안정을 유지하는 회복현상을 나타내고 있다(박과 현 1983a, 이 1987, 1992). 솔잎혹파리의 피해가 회복된 지역에서 세대간 밀도변동에 대해서는 보고된 바가 없으며, 유럽지역에 분포하는 *T. brachyntera*의 경우 10~12년 주기로 피해가 재발하는 것으로 알려지고 있다(Skuhravý 1994).

솔잎혹파리의 피해가 확대되어 가는 선단지에 있어서 소나무의 고사과정은 먼저 정아 신초가 죽고 다음으로 수관 상부, 중부, 하부의 순으로 신초가 고사되는 경우가 일반적인 현상이며(이 등 1995) 신초고사율이 80%를 넘으면 대부분의 나무가 죽는 것으로 알려지고 있다(이 등 1991). 우리가 흔히 사용하고 있는 '피해회복' 이란 용어는 솔잎혹파리 피해가 확대되어 가는 선단지에서 피해극심기를 지나면 피해를 받기 이전의 임목 상태로 되돌아간다는 의미는 아니며 실제로는 솔잎혹파리의 피해를 상대적으로 적게 받아서 정아(頂芽) 신초와 수관 상부의 신초들이 주로 죽고 수관의 중·하부 신초들이 주로 살아남아서 임목의 고사현상을 모면하고 솔잎혹파리의 밀도가 낮아지면서 임목의 생존에 위협이 줄어드는 경우로 해석할 수 있다.

현재 솔잎혹파리는 우리나라에서 전국적으로 확산되어 토착해충화 되고 있는 실정이다. 따라서 이제 솔잎혹파리의 방제전략은 회복지(또는 만성지역)에서 솔잎혹파

리의 밀도를 억제하고 재발생을 막는 것이 중요하다. 따라서 솔잎혹파리 피해만성지역에서 솔잎혹파리 피해 유형을 분석하고 기생봉의 밀도억제 효과에 대하여 분석, 온도에 따른 개체군 동태를 파악하기 위하여 솔잎혹파리와 기생봉에 대하여 온도발육실험을 실시하여 온도발육모델을 개발하였다.

또한 솔잎혹파리를 방제하기 위한 간벌 등에서 솔잎혹파리의 피해로부터 살아남을 수 있는 나무와 그렇지 못한 나무를 선별하여 간벌하는 것은 솔잎혹파리를 방제하는 측면 매우 중요할 뿐만 아니라 유용한 임목을 선별하여 육성한다는 것은 경제적인 측면에서도 매우 중요하다. 따라서 솔잎혹파리 피해임지에서 솔잎혹파리에 의한 고사목과 이로부터 회복된 생존목의 특성을 분석하여 피해위험도평가를 할 수 있도록 하였다.

제 2 절 소나무에서의 솔잎혹파리 피해해석

1. 서 론

소나무에 대한 솔잎혹파리의 피해도는 충영형성율을 기준으로 20%미만은 '경', 20~50% 미만 '중', 50% 이상은 '심'으로 구분하고 있다(임업시험장 1985). 솔잎혹파리가 소나무에 미치는 영향을 단목으로 보면, 정아 고사와 수고 생장의 저해, 직경생장 및 재적 생장의 감소, 임목의 고사 등을 들 수 있으며, 피해 발생 과정은 먼저 정아 신초가 죽고 다음으로 수관 상부, 중부, 하부의 순으로 신초가 고사되는 경향을 나타내고 있다. 정아 고사는 그 자체로 수고 생장이 저해되고 분지(分枝) 현상을 초래하여 목재 가치를 저하시키며 정아고사율은 지역에 따라 다르나 95% 정도되는 경우도 있다(박과 현 1983b). 수관부 신초의 고사는 수형을 악화시키고 심할 경우 임목의 고사를 초래한다. 소나무의 고사 현상은 신초고사율이 60%이상 될 때 나타나기 시작하고 80%를 넘으면 급격히 증가되는 경향을 보이며(이 등 1991), 임지의 평균 고사율은 일반적으로 30%미만인 것으로 알려졌으나(박과 현 1983b, 1984), 최근 영동고속도로변의 횡성군과 평창군 일대를 대상으로 조사한 결과, 80%정도의 고사율을 나타낸 임지도 있었다(임업연구원 1994). 선단지에서는 비록 임목의 고사현상이 없이 피해가 회복되더라도 피해극심기를 전후한 3~4년 동안 수고생장은 70% 이상, 직경생장은 30~80%의 저해를 받으며 피해를 회복하더라도 60%이상의 재적 손실이 발생되는 것으로 알려지고 있다(박과 현 1983b, 1984).

솔잎혹파리의 표본조사법에 대해서 현(1980)은 20ha정도의 규모에서 개체군동태학적 연구를 위해서는 500~600본을 대상으로 본당 수관을 상부, 중부, 하부의 3층으로 층화하여 각 층위에서 2개의 신초를 채취하여 조사하며 발생조사나 피해도 조사에는 120~160본을 대상으로 역시 수관을 상중하의 3층으로 층화하여 각 층위에서 2개의 신초를 채취하는 방법을 제시하였다.

솔잎혹파리의 임내에서의 성충 우화상황에 대해서는 김(1955), 이(1956) 등에 의해 일부 지역에서 조사된 보고가 있으며 1976년부터 임업연구원과 도산림환경연구소에서는 전국적인 우화상황을 매년 조사해 오고 있다. 우리나라에서 솔잎혹파리 성충의 우화시기는 해에 따라서, 지역에 따라서 다르고, 동일한 임분에서도 방위나 표고

등에 따라 차이가 있으나 대체로 5월상~중순부터 우화가 시작되어 7월 중~하순경에 종료되며 우화최성기는 6월상~중순경이다(임업시험장 1985).

솔잎혹파리 성충의 우화최성기에 있어서 기주식물인 소나무와 곰솔의 생장, 특히 신엽의 생장상태는 본 충의 정상적인 발육과 매우 밀접한 관계가 있다. 小田과 岩崎(1953)는 소나무의 신초는 3월부터 직선적으로 생장하나 5월상순경에는 완만해지고 6월중순에는 정지되며 신엽은 4월하순부터 생장을 시작하는 것으로 보고하였고 이(1956)는 신엽은 4월중순 부터 생장을 개시하여 8월중순경에는 정지되며 피해엽은 정상잎에 비해 5월중순부터 생장이 감소하여 7월상순경에 생장이 중지하는 것으로 보고하였다. 솔잎혹파리가 주로 산란을 하는 대상 신엽의 길이는 평균 1.9cm(이 1956), 1.4~2.1cm(전 1984), 엽초(葉梢)로부터 0.5~1.5cm(倉永 1994) 등으로 다소 차이가 있으나, 대체적으로 1~3cm 범위내이다.

솔잎혹파리의 우화최성기와 기주식물의 신엽이 산란에 적합한 길이로 신장이 되는 시기의 일치 여부는 피해 해석의 측면에서 매우 중요한 요인으로 판단이 된다. 소나무를 비롯한 식물의 생장도 곤충과 마찬가지로 온도가 큰 영향을 미치는 것으로 알려지고 있으며 식물의 생장하한온도로 2.8℃(Cameron 등 1968, Thomson과 Moncrieff 1982)가 일부 적용된 예가 있으나 일반적으로 5.5℃가 적용되고 있으며 (Wagg 1958, Shepherd 1961, Wickman 1976a, 1976b, 1977, 1981, Beckwith와 Kemp 1984, Sheehan 등 1989), 생장상한 온도로 35℃가 적용되고 있다(Sheehan 등 1989).

유효적산온도에 의해 해충의 발육과 식물의 생장, 특히 신초생장율과의 관계를 분석한 예로는 spruce budworm- balsam fir (Cameron 등 1968), western spruce budworm- Douglas-fir와 grand fir (Beckwith와 Kemp 1984), western spruce budworm- Douglas-fir, grand fir, white fir, subalpine fir, Engelmann spruce (Sheehan 등 1989) 등이 있다.

소나무속(*Pinus*)으로 우리나라에 주로 분포하고 있는 소나무 (*P. densiflora*), 해송(*P. thunbergii*), 리기다소나무(*P. rigida*), 잣나무(*P. koraiensis*) 중, 솔잎혹파리는 2엽을 지닌 소나무와 곰솔 만을 가해하고, 3엽송인 리기다소나무와 5엽송인 잣나무는 가해하지 않는 것으로 알려지고 있다. 실제, 잣나무에서는 솔잎혹파리가 산란한 잎을 발견할 수 없으나 리기다소나무에서는 흔히 발견이 되고 있다. 이(1970)는 리기다소나무와 소나무간에는 산란의 선택성이 없으나 리기다소나무의 경우, 유충이

일단 정착하여 초기 피해를 일으킨 후, 점차 위축되어 죽으며 이러한 원인으로는 잎 조직세포내의 수지(樹脂)에 의해 방어조직층이 형성되어 내부조직으로부터 영양물질의 흡수가 불가능해지고 엽조직이 유착(癒着)되어 충영을 형성하지 못하기 때문으로 보고한 바 있다. 그러나 지금까지 솔잎혹파리의 피해에 의한 소나무의 변화에 관한 연구는 전무한 실정이다.

따라서 본 연구에서는 솔잎혹파리 피해지에서 솔잎혹파리의 공간분포 양식 및 표본조사법을 개발하고 이를 이용하여 소나무의 피해발생과정에 대해 소나무내에 있어서 솔잎혹파리 충영형성율의 공간분포를 조사하였다. 또한 신초내 신엽과 솔잎혹파리 우화기간시기에 따른 피해, 신초 잎의 형태적 특성에 따른 솔잎혹파리에 대한 영향 등에 대한 연구를 통해 솔잎혹파리 피해발생 원인을 구명하고자 하였다.

2. 재료 및 방법

가. 솔잎혹파리 피해의 공간분포 양식 및 표본조사법 개발

1) 솔잎혹파리 충영형성율의 공간분포 양식 조사

가) 소나무의 수간 및 수내 충영형성율 분포 조사

솔잎혹파리 피해선단지의 소나무 임지에서 피해도별로 소나무간 및 소나무내 충영형성율의 공간분포 양식을 조사하기 위하여 여러 수령군이 혼재된 소나무 천연림 중에서 전년도의 피해를 기준으로 피해도 '중(충영형성율 20~50%미만)' 지역인 강원도 평창군 평창읍 주진리(SITE 1)와 피해도 '심 (충영형성율 50%이상)' 지역인 평창군 평창읍 도돈리(SITE 2)에 조사지를 선정하였다. 공시목은 조사지별로 소나무의 수고를 기준으로 임의로 4그룹(Ⅰ: 2m미만, Ⅱ: 2-4m, Ⅲ: 4-6m, Ⅳ: 6m이상)으로 구분하여, 각 그룹별로 피해도 '중' 지역에서는 3본씩을, 피해도 '심' 지역에서는 5본씩을 임의로 선정하였다. 소나무의 수간 및 수내 충영형성율 분포 조사를 위해 먼저 동일 가지내의 주초 1개와 측초 2개를 표본단위로 정하였다. 시료 채취는 공시목의 수관을 상부, 중부, 하부로 구분하여 수관 상부에서는 2가지에서 각 1개씩의 표본단위를 채취하였고, 수관의 중부와 하부에서는 각각 2가지에서 2개씩의 표본 단위를

채취하였다. 채취한 표본단위의 총 규모는 피해도 '중' 지역의 경우 120개, 피해도 '심' 지역은 200개로 다소 차이가 있으며 채취한 시료는 실내에서 표본단위별, 주초와 측초의 신초 종류별로 신초의 길이와 건전엽수, 충영형성엽수, 고사엽수 등을 전수 조사하여 충영형성율을 산출하였다.

1995년과 1996년 10월 상순에는 솔잎혹파리 피해선단지에 있어서 피해도별로 소나무의 치수(稚樹)간 및 치수내 충영형성율의 공간분포 양식을 조사하기 위하여 전년도의 피해를 기준으로 피해도 '중' 지역인 강원도 양양군 현북면 어성전리 (SITE 3)와 피해도 '심' 지역인 강릉시 연곡면 삼산리(SITE 4)에 위치한 소나무 치수 자생지에 조사지를 선정하였다. 공시목은 수고 2~3m의 치수를 대상으로 피해도 '중' 지역에서는 20본을, 피해도 '심' 지역에서는 10본을 임의로 선정하였으며 공시목별로 제 1지계(枝階)에서 정아 신초와 측초 각 1개씩과 제 2지계 및 제 3지계에서 각각 주초와 측초 1개씩을 표본 채취하였다. 표본으로 취한 신초시료의 규모는 각각 120신초와 60신초였으며 채취한 시료는 실내에서 각 신초표본별로 길이를 조사한 후, 기부, 중간부, 선단부로 3등분하여 부위별로 건전엽수, 충영형성엽수 및 고사엽수 등을 조사하여 충영형성율을 산출하였다.

1996년 10월 상순에 곰솔의 치수를 대상으로 충영형성율의 공간분포 양식을 조사하기 위하여 피해도 '중' 지역인 강원도 양양군 현남면 남애리 (SITE 5)와 피해도 '심' 지역인 강릉시 연곡면 삼산리 (SITE 6)에 위치한 곰솔 조림지를 조사지로 선정하였다. 공시목 선정은 수고 2~3m의 치수를 대상으로 조사지별로 임의의 5본씩으로 하였고 공시목별로 소나무 치수와 마찬가지로 제 1지계(枝階)에서 정아 신초와 측초 각 1개씩과 제 2지계 및 제 3지계에서 각각 주초와 측초 1개씩을 표본 채취하였다. 채취한 신초표본은 실내에서 소나무의 치수 조사와 동일한 방법으로 각 신초표본별로 길이를 조사한 후, 기부, 중간부, 선단부로 3등분하여 부위별로 건전엽수와 충영형성엽수, 고사엽수 등을 조사하여 충영형성율을 산출하였다.

나) 분석방법

소나무의 수간 및 수내 충영형성율의 공간분포 양식을 구명하기 위한 시험설계는 기본적으로 조사지/ 조사지내 소나무 (치수)/ 소나무내 수관 부위 (지계)/ 수관 부위내 주초와 측초의 신초 종류/ 신초내 잎의 부착 부위 등, 계층구조적으로 분류되어

있다. 이러한 형식의 시험설계에는 NANOVA(nested analysis of variance)의 통계분석모델이 가장 적합한 것으로 알려지고 있다(Snedecor와 Cochran 1967). NANOVA 모델을 이용한 통계분석에 앞서 충영형성율 조사자료는 평균치와 분산을 안정시키기 위하여 arcsin변환을 실시하였으며 조사자료의 분석에 있어서는 조사지와 조사지내 소나무, 수관 부위내 주초와 측초의 신초 종류 등은 임의로 선택될 수 있으나, 수관 부위나 지계는 항시 고정되므로 수관부위 및 지계를 fixed effect로 하고 나머지 요인들을 random effects로 한 mixed model을 적용하였으며 통계분석은 SAS(1987)를 이용하였다.

2) 표본조사법 개발

솔잎혹파리의 피해가 확산되어 가는 피해선단지에 있어서 보다 간편하고 정확한 피해도 조사를 위해 수관을 층화하여 표본을 채취하는 방법(현 1980) 대신, 소나무 전체의 평균 충영형성율과 수관 부위별 평균 충영형성율과의 관계를 직선회귀식으로 비교하여 특정 수관 부위를 1차 표본 조사지점으로 한정시켰다.

적정 표본수는 한정된 1차 표본 조사지점에서의 표본단위(주초 1개, 측초 2개)별 충영 형성율의 수간 및 수내 분포를 NANOVA 모델로 통계분석한 후, 수간 변이와 수내 변이를 이용하여 아래의 식으로 산출하였으며 주어진 오차 범위내에서 표본단위를 달리하였을 때의 표본본수와 피해도별 적정 표본본수를 결정하였다.

$$n_t = \{(S_w^2/n_w) + S_t^2\}/\{(\bar{x} \times D)^2\}$$

여기서 n_t는 표본 본수, n_w는 본당 표본단위수, S_w^2는 소나무내 변이, S_t^2는 소나무간 변이, $\bar{x}$는 평균 충영형성율, D는 미리 주어지는 정확도를 각각 나타낸다(Snedecor와 Cochran 1967, Southwood 1978). 소나무내 변이인 S_w^2에는 표본단위의 변이뿐만 아니라 소나무와 표본단위간의 상호작용에 의한 변이와 오차의 변이를 포함시켰다.

나. 솔잎혹파리와 소나무의 Phenology

1) 솔잎혹파리 성충 우화시기 예측

분석에 이용된 자료는 1976년부터 1996년까지 21년 동안 전국 56개소에서 조사된 야외 우화 조사자료 중에서 동일장소에서 비교적 충실한 조사가 이루어졌고 기상청의 기상관측 자료를 활용할 수 있는 서울, 춘천, 청주, 대전, 전주, 나주, 울진, 제주 등, 8개소만의 조사 자료를 선별하였다(표 1).

솔잎혹파리의 월동유충의 발육영점을 각각 6.3℃와 8.9℃(이와 우 1987)로 하여 서울, 춘천, 청주, 대전, 전주, 나주, 울진, 제주 등 8개소를 대상으로 3월 1일부터 우화종료일까지 해당년도별 기상청의 기상관측치중 최고기온과 최저기온을 이용하여 아래의 식과 같이 retangle method로 일도를 계산하였으며 유효적산온도는 발육영점온도 이상의 일도를 누적하여 산출하였다. 단, 기상관측소가 없는 나주의 기상자료는 인접지인 광주의 관측치를 이용하였다.

일도 = (최고기온 + 최저기온) / 2 - 발육영점온도

전국 8개소 연 62년간의 우화자료를 대상으로 일별 누적 우화율을 계산하여 이를 probit값으로 환산한 후(SAS 1987), 지역별로 각 우화일에서의 유효적산온도(x)와 누적 우화율의 probit값(y)과의 직선회귀식을 이용하여 변수들을 산출하였으며 이를 토대로 누적우화율 10, 30, 50, 70, 90%에서의 유효적산온도를 산출하였다. 유효적산온도에 의한 우화시기 예측의 적합성 검토는 직선회귀식으로 산출된 10%, 30%, 50% 우화일과 실제 우화일과의 차이로 비교 검토하였다.

Table 1. Data sets for analysis of adults emergence of *T. japonensis*

Location	Years investigated	Amount of data set
Seoul	1977~1983, 1988~1989, 1995~1996	11
Chunchun	1976~1978, 1989, 1991~1996	10
Chongju	1989~1993, 1995~1996	7
Taejon	1981~1985, 1987~1993	12
Chonju	1990, 1992~1996	6
Naju	1988~1990, 1993, 1995~1996	6
Ulchin	1989~1990, 1995~1996	4
Cheju	1991~1996	6
Total		62

2) 소나무의 신초 및 신엽 생장 조사

1995년과 1996년 4월상순에 각각 강원도 강릉시 연곡면 삼산리(SITE 7)와 양양군 현북면 어성전리(SITE 8)에 위치한 치수 자생지를 조사지로 선정하였다. 공시목은 표 2와 같이 수형이 비교적 양호한 치수, 각 10본씩을 임의로 선정하였다.

신초와 신엽 생장은 조사년도를 기준으로 제 1지계에서 정아 신초와 측초 각 1개씩과 제 2지계 및 제 3지계에서 각각 주초와 측초 1개씩을 고정 조사 신초로 한정한 후, 4월하순부터 8월중순까지 2~4주 간격으로 신초 생장의 경우 길이와 두께를 조사하였으며 신엽 생장은 고정 조사신초를 기부, 중간부, 선단부로 3등분한 후, 각 부위별로 잎의 길이를 디지탈캘리퍼스를 이용하여 조사하였다. 신초의 1회 조사규모는 60신초였고 신엽의 1회 조사규모는 180엽이었다.

3) 솔잎혹파리 성충 우화시기 조사

강원도 강릉시 연곡면 삼산리에 위치한 오대산국립공원 소금강지역내의 소나무 임지(SITE 9)에 직경 21.5cm의 플라스틱제 우화상 50개를 임내에 골고루 설치한 후, 5월초순부터 7월중순까지 매일 오전 10시경에 솔잎혹파리의 우화수를 조사한 후, 이를 소나무의 신엽 생장과 비교 분석하였다.

다. 솔잎혹파리 피해와 소나무 잎의 형태적 특성

솔잎혹파리의 산란기 잎의 특성 조사를 위해 1996년 6월 18일~21일에 소나무와 곰솔을 대상으로 선단지에서 전년도 피해도 '심' 지역과 '경(충영형성율 20%미만)' 지역, 회복지역으로 구분하여 소나무의 경우 피해도 '심' 지역과 '경' 지역으로 강원도 양양군 현북면 어성전리(SITE 10, 11)를 선정하였고 피해회복지역으로는 충청남도 당진군 신평면 금천리(SITE 12)를 조사지로 하였다. 곰솔의 경우 선단지 피해도 '심' 지역으로 강원도 강릉시 연곡면 삼산리(SITE 13), 피해도 '경' 지역으로 양양군 현남면 남애리(SITE 14), 피해회복지역으로 서산시 대산면 삼길포리(SITE 15)에 각각 조사지를 선정하였다. 시료는 조사 장소별로 수고 2~3m내외의 치수 5본씩을 공시목으로 선정한 후, 공시목별로 1, 2, 3지계 에서 주초와 측초, 각 1개씩을 채취하였으며 채취한 시료는 실내에서 신초별로 5등분한 후, 각 부위에서 임의의 5엽을 대상

으로 잎의 길이, 잎 기부의 폭, 잎의 무게 등을 측정하였다.

솔잎혹파리의 산란이 거의 끝나고 충영이 형성되기 시작하는 시기에 있어서의 건전엽과 충영형성엽의 특성을 조사하기 위해 1996년 7월 19일에 선단지 피해도 '중' 지역인 강원도 양양군 현북면 어성전리(SITE 16)에서 임의로 소나무 치수 5본을 대상으로 1, 2, 3지계 에서 각각 주초와 측초, 1개씩을 채취하였다. 채취한 신초는 실내에서 신초별로 기부, 중간부, 선단부의 3부분으로 구분하여 각각의 충영형성율을 조사하였고 또한 각 부위에서 임의의 3엽을 대상으로 건전엽은 잎의 길이와 폭, 무게를 조사하고 충영형성엽은 잎의 길이와 무게, 충영의 길이와 폭 등을 조사하였다.

솔잎혹파리 충영내 유충의 발육이 거의 완료된 1996년 10월 8일에 선단지 피해도 '중'의 소나무와 곰솔 치수를 대상으로 소나무는 강원도 양양군 현북면 어성전리(SITE 16)에서 20본, 곰솔은 강원도 양양군 현남면 남애리(SITE 14)에서 10본을 임의로 공시목으로 선정한 후, 공시목별로 1, 2, 3지계에서 주초와 측초, 각 1개씩을 채취하였으며 채취한 시료는 실내에서 신초별로 3등분한 후, 각 부위에서 임의의 3엽을 대상으로 건전엽은 잎의 길이와 폭, 무게를 조사하였고 충영형성엽은 잎의 길이와 무게, 충영의 길이와 폭, 충영당 유충수 등을 조사하였다.

3. 결 과

가. 솔잎혹파리 피해의 공간분포 양식 및 표본조사법 개발

1) 솔잎혹파리 충영형성율의 공간분포 양식

가) 소나무의 수간 및 수내 충영형성율 분포

솔잎혹파리의 피해선단지에서 여러 수령군이 혼재된 소나무 천연림중 전년도의 피해를 기준으로 피해도 '중'과 '심' 임분에서 각각 소나무의 수고를 기준으로 2m 미만, 2~4m, 4~6m, 6m이상의 4그룹으로 구분하여 수간 및 수내에서의 충영형성율 분포를 분산분석한 결과, 표 3과 같다.

피해도 '중' 임분에서는 소나무내의 수관 부위간과 수고 그룹과 수관 부위, 수고

그룹내 소나무와 수관 부위간에서 유의차를 나타내었고 피해도 '심' 임분의 경우 소나무내의 수관 부위간 및 수고 그룹내 소나무와 수관 부위간에서 고도의 유의차를 나타내었다.

Table 2. Characteristics of sample trees for the measurement of new shoot and needle growth.

Year	Tree no.	Height (cm)	Root zone diameter (mm)	Mean percentage of infested needle pairs	Length of previous year's shoot in branch orders (cm)		
					1st	2nd	3rd
1995	1	155	39	21.2	45	33	35
	2	168	36	48.3	56	39	36
	3	162	36	54.1	51	43	38
	4	197	42	76.9	57	47	38
	5	165	43	54.3	46	42	39
	6	222	34	50.6	60	47	40
	7	172	39	89.0	50	36	36
	8	178	34	72.1	58	49	28
	9	146	24	57.6	45	32	30
	10	162	28	72.2	50	39	30
1996	1	152	40	64.7	66	33	36
	2	155	44	66.8	53	29	32
	3	151	37	53.5	54	40	27
	4	134	42	16.2	34	29	29
	5	148	49	61.6	61	38	35
	6	151	44	65.8	58	34	33
	7	172	35	64.8	62	39	35
	8	159	34	82.9	58	30	30
	9	143	43	38.0	34	25	29
	10	170	40	47.0	64	35	36

수고 그룹간에는 분산분석 결과 유의차가 없었으나 표 4와 같이 수고 2m이하의 치수는 상대적으로 충영형성율이 낮은 경향을 보였으며 피해도에 관계없이 큰 나무

에서 충영형성율이 높은 경향을 나타냈다. 동일 수고 그룹내의 소나무간 및 주초와 측초의 신초 종류별로는 피해도에 관계없이 충영형성율에 있어 유의차가 없었다.

Table 3. ANOVA for percentages of infested needle pairs of *Pinus densiflora* by damage classes in Pyongchang, Kangwon-do in 1992. All data were transformed into arcsin $\sqrt{(\%)}$

	Moderate			Severe		
Source of variation	d.f.	M.S.	F-value	d.f.	M.S.	F-value
Tree height groups	3	2987.06	1.69	3	9397.58	2.81
Trees within height groups	8	1762.48	0.39	16	3338.55	0.33
Crown levels	2	4466.33	10.10*	2	10213.07	80.56***
Tree height groups ×crown levels	6	441.99	3.02*	6	126.78	0.30
Trees within height groups ×crown levels	16	146.50	2.05*	32	422.83	5.26***
Location of shoots within crown levels	36	71.51	1.03	60	80.41	0.68
Error	288	69.22		480	117.88	

동일 수고 그룹에서 수관 부위에 따른 충영형성율의 차이를 보면 표 5와 같이 피해도가 '중'인 임분의 경우, 평균 충영형성율은 수관 상부가 38.6%, 중부가 29.3%, 하부가 19.2%로 상부> 중부> 하부의 순으로 차이를 나타났으며 피해도가 '심'인 임분의 수관 상부와 중부, 하부의 평균 충영형성율은 각각 77.3%, 61.7%, 53.7%로서 피해도 '중'의 임분과 마찬가지로 상부> 중부> 하부의 순으로 수관 부위에 따른 충영형성율의 차이가 뚜렷하였다.

Table 4. Mean percentages of infested needle pairs by each tree height groups of *Pinus densiflora* between damage classes

Tree height group	Percentages of infested needle pairs by damage classes	
	Moderate	Severe
Below 2m	16.7±1.57c*	48.7±2.37c
2 - 4m	30.7±2.19ab	61.9±1.86b
4 - 6m	26.7±2.19b	59.2±1.98b
Above 6m	34.4±1.74a	76.8±1.33a

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% probability level (Tukey's studentized range test).

나) 소나무 치수에서의 충영형성율 분포

솔잎혹파리의 피해선단지에서 전년도의 피해를 기준으로 피해도 '중' 지역과 피해도 '심' 지역에서 수고 2~3m의 소나무 치수를 대상으로 수간 및 수내에서의 충영형성율 분포를 분산분석한 결과는 표 6과 같다.

치수간에는 피해도에 관계없이 충영형성율에 있어 유의차가 없었으며 치수내의 지계간에는 높은 유의차를 나타내었다. 또한 지계내의 주초와 측초의 신초 종류별로도 소나무 임분에서와는 달리 높은 유의차를 나타내었다.

소나무 치수의 제 1지계와 제 2지계, 제 3지계에서의 지계간 평균 충영형성율과 지계내 주초와 측초간의 평균 충영형성율의 차이를 보면 표 7과 같이 지계간 충영형성율의 경우 피해도에 관계없이 제 1지계가 가장 높았고 다음으로 제 2지계였으며 제 3지계가 가장 낮았다. 동일 지계내에서 주초와 측초간의 신초 종류별로는 주초의 충영형성율이 측초에 비해 다소 높은 경향이었다. 특히, 정아 신초의 평균 충영형성율은 피해도가 '중'인 치수의 경우 36.6%, 피해도가 '심'인 치수의 경우 91.8%로서 가장 높은 것으로 나타났다.

동일 신초내에서 잎이 부착된 부위에 따른 평균 충영형성율의 차이는 표 8과 같이 피해도 '중'의 치수에서는 기부 22.4%, 중간부 25.5%, 선단부 25.3%였으며 피해도 '심'의 치수는 기부 73.6%, 중간부 72.5%, 선단부 70.1%로 신엽의 신초내 부착위치에

따른 충영형성율의 차이는 거의 없는 것으로 나타났다.

Table 5. Mean percentages of infested needle pairs by crown levels of each tree height groups of *Pinus densiflora* between damage classes

Damage class	Crown level	Percentages of infested needle pairs in each tree height groups				
		below 2m	2 - 4m	4 - 6m	above 6m	Average
Moderate	Upper	17.5±3.02a*	51.2±5.50a	41.7±3.03a	43.9±4.04a	38.6±2.48a
	Mid	17.6±2.70a	29.9±2.65b	30.8±2.31b	38.9±2.71a	29.3±1.43b
	Lower	15.3±2.46a	21.2±2.72b	15.2±1.32c	25.0±1.85b	19.2±1.12c
Severe	Upper	65.9±4.84a	78.4±2.71a	76.0±2.68a	88.9±1.58a	77.3±1.74a
	Mid	45.8±3.08b	64.4±2.80b	60.0±2.92b	76.8±1.86b	61.7±1.52b
	Lower	42.9±4.12b	51.2±2.79c	50.0±3.27c	70.8±2.29b	53.7±1.72c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% probability level (Tukey's studentized range test).

다) 해송 치수에서의 충영형성율 분포

강원도 강릉과 양양의 해송 조림지에서 치수를 대상으로 각각 수간 및 수내에서의 충영형성율 분포를 조사한 결과, 지역별 평균 충영형성율이 각각 51.9%와 36.8%였으나 지역간에 유의차가 없어 피해도의 구분없이 함께 묶어서 분산분석하였으며 그 결과는 표 9와 같다. 치수간에는 유의차가 없었으나 치수내의 지계간과 지계내의 주초와 측초의 신초 종류별로는 유의차가 있었다.

곰솔 치수의 제 1지계와 제 2지계, 제 3지계에서의 지계간 평균 충영형성율과 지계내 주초와 측초간의 평균 충영형성율의 차이를 보면 표 10과 같이 지계간 충영형성율의 경우, 제 1지계와 제 2지계는 큰 차이가 없었으며 제 3지계의 충영형성율이 가장 낮았다. 동일 지계내에서의 주초와 측초간 충영형성율의 차이는 소나무 치수와

는 달리 주초보다는 측초의 평균 충영형성율이 다소 높은 것으로 나타났다.

Table 6. ANOVA for percentages of infested needle pairs of *Pinus densiflora* saplings by damage classes in Yangyang and Kangnung, Kangwon-do in 1995 and 1996. All data were transformed into arcsin $\sqrt{(\%)}$

Source of variation	Moderate			Severe		
	d.f.	m.s.	F-value	d.f.	m.s.	F-value
Trees	19	728.43	0.27	9	883.72	0.14
Branch orders	2	2711.63	13.47***	2	6372.56	23.81***
Branch orders × trees	38	201.38	1.63*	18	267.59	1.26
Location of shoots within branch orders	60	123.88	1.91***	30	212.18	2.91***
Error	240	64.95		120	72.87	

Table 7. Mean percentages of infested needle pairs in the location of shoots within branch orders of *Pinus densiflora* saplings

Branch order	Location of shoots	Percentages of infested needle pairs by damage classes	
		Moderate	Severe
1st	Top	36.6±3.26a*	91.8±1.32a
	Lateral	28.7±3.32ab	81.7±2.94ab
2nd	Main	22.3±3.23bc	75.1±3.09bc
	Lateral	21.0±3.43bc	66.0±3.61c
3rd	Main	17.1±1.85c	65.6±3.50c
	Lateral	21.0±2.05bc	52.1±3.89d

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 8. Mean percentages of infested needle pairs by three parts attached with needles of shoot of *Pinus densiflora* saplings

Needles attached in three parts of shoot	Percentages of infested needle pairs by damage classes	
	Moderate	Severe
Basal	22.4±1.34*	73.6±2.56
Middle	25.5±1.56	72.5±2.93
Frontal	25.3±1.68	70.1±2.79

*Means are not significantly different at 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 9. ANOVA for percentages of infested needle pairs of *Pinus thunbergii* saplings in Yangyang and Kangnung.

Source of variation	d.f.	M.S.	F-value
Trees	9	6481.50	3.19
Branch orders	2	2034.41	5.81*
Trees×branch orders	18	349.91	2.38
Location of shoots within branch orders	30	147.02	2.07**
Error	120	71.09	

Table 10. Mean percentages of infested needle pairs in the location of shoots within branch orders of *Pinus thunbergii* saplings

Branch order	Location of shoots	Percentages of infested needle pairs
1st	Top	48.9±4.12ab*
	Lateral	50.7±4.51a
2nd	Main	48.8±3.96ab
	Lateral	49.1±4.29ab
3rd	Main	32.0±4.11b
	Lateral	37.2±4.36ab

*Means followed by the same letter are not significantly different at 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 11. Mean percentages of infested needle pairs by three parts attached with needles of shoot of *Pinus thunbergii* saplings

Needles attached in three parts of shoot	Percentages of infested needle pairs
Basal	47.2±2.98ab*
Middle	48.4±3.03a
Frontal	37.6±3.12b

*Means followed by the same letter are not significantly different at 5% probability level (Tukey's studentized range test).

동일 신초내에서 잎이 부착된 부위에 따른 평균 충영형성율의 차이는 표 11과 같이 기부 47.2%, 중간부 48.4%, 선단부 37.6%로 소나무의 치수와는 달리 중간부위의 충영형성율이 가장 높았고 선단부 쪽의 충영형성율이 가장 낮았다.

2) 표본단위의 결정 및 적정표본수 산출

가) 표본단위의 결정

그림 1은 수관 부위별 평균 충영형성율과 소나무의 전체 평균 충영형성율과의 관계를 나타낸 것으로, 소나무 임분에서 1본당 수관상부에서는 2가지를 대상으로 가지당 주초 1개와 측초 2개를 채취하여 총 6개 신초(주초 2개, 측초 4개)를 채취하고, 수관 중부와 하부에서는 각각 4가지를 대상으로 가지당 주초 1개와 측초 2개를 채취하여 총 12개 신초(주초 4개, 측초 8개)씩을 채취하여 1본당 총 표본신초 채취규모를 30개로 하여 조사한 결과이다. 수관 중부의 평균 충영형성율과 소나무의 전체 평균 충영형성율과는 b= 1.009로서 1과 유의차가 없었으며 회귀직선의 결정계수(r^2)는 0.932로서 가장 높은 것으로 나타났다. 따라서 솔잎혹파리 충영형성율의 조사에 있어 표본단위는 수관 중부의 신초가 적합한 것으로 판단이 된다.

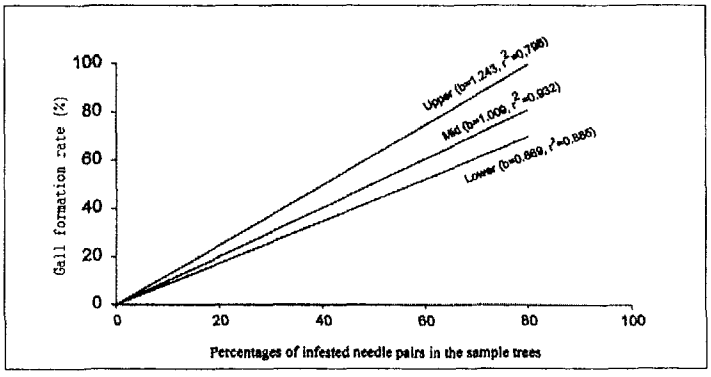


Fig 1. Relations between mean percentages of infested needle pairs per tree and mean percentages of infested needle pairs in each crown levels of *Pinus densiflora*.

나) 적정표본수 산출

표 12는 수관 중부의 주초 1개, 측초 2개를 표본단위로 고정한 후, 1본당 4개씩의 표본단위를 취했을 때의 분산분석 결과이다. 미리 주어지는 정확도, 즉 오차 범위는 일반적으로 생명표의 연구 등 개체군 동태학적인 연구에서는 10%정도가 주어지지만 피해도 조사나 방제효과 등의 조사에서는 25% 정도의 오차범위도 충분한 것으로 인정되고 있다(Southwood 1978).

표 12의 분산분석표에서 얻어진 수간 변이와 수내 변이를 토대로 주어진 10%와 25% 오차범위내에서 표본단위수를 달리하였을 때 표본조사 본수와의 관계는 표 13과 같이 나타나며, 한 나무에서 표본단위수를 많이 취할수록 표본조사 본수는 줄어들지만 전체 표본수가 많아지는 단점이 있다. 현재 솔잎혹파리의 가해 충태인 충영내 서식기에 적용되고 있는 밀도의 단위는 충영형성율로서 야외에서의 직접조사는 어렵고 신초표본을 채취한 후, 실내로 반입하여 표본별로 총엽수와 충영형성엽수를 조사한 후, 충영형성율을 산출하기 때문에 표본의 채취보다는 표본의 조사에 많은 시간이 소요되고 있다.

이러한 점을 고려해 볼 때, 한 나무에서 2개의 표본단위, 즉 2가지를 대상으로 각 가지별로 주초 1개와 측초 2개씩을 채취하는 방식으로 하여 10%수준의 오차 범위가

주어지는 개체군 동태 연구 등 정밀조사에서는 32본을 택하고, 25%수준의 오차 범위도 충분한 피해도 조사나 방제 효과 조사 등에서는 5본을 택하는 것이 효율적인 것으로 판단이 된다.

Table 12. ANOVA for percentages of infested needle pairs in mid-crown sample unit (1 main and 2 lateral shoots) of *P. densiflora*.

Source of variation	d.f.	M.S.	F-value
Damage levels	1	41008.87	14.03**
Tree height groups within damage levels	6	2921.98	2.41
Trees within tree height groups	24	1211.67	1.54
Sample units	3	788.28	6.29
Damage classes × sample units	3	125.28	0.82
Tree height groups × sample units	18	152.46	1.18
Trees × sample units	72	128.94	1.80***
Error	256	71.54	

Table 13. Number of sample trees and sample unit combinations needed to estimate percentages of infested needle pairs at 2 levels of precision.

No. of sample units within tree (n_w)	Precision levels (%)	Number of sample tree (n_t)	Total number of samples
1	10	56	56
	25	9	9
2	10	32	64
	25	5	10
3	10	24	72
	25	4	12
4	10	19	76
	25	3	12

나. 솔잎혹파리와 소나무의 Phenology

1) 솔잎혹파리 성충우화시기 예측

가) 유효적산온도에 의한 우화시기 예측

서울, 춘천, 청주, 대전, 전주, 나주, 울진, 제주 등 전국 8개 지점의 솔잎혹파리 우화조사 자료중 분석에는 솔잎혹파리의 년도별, 일별 우화율 및 누적우화율을 이용하였다. 청주와 대전의 경우 년도에 따른 일별 우화율과 누적우화율은 비교적 일정한 경향을 보이고 있으나 나주와 제주 등은 년도에 따라 우화 양상에 큰 차이를 보이는 것으로 나타났다.

표 14는 해당 지역별 년도별 솔잎혹파리의 유효적산온도와 솔잎혹파리 누적우화율의 probit값과의 직선회귀식의 변량을 나타낸 것이다. 유효적산온도의 직선식에서 발육영점온도가 6.3℃일 경우 8.9℃에서 산출된 직선식보다 전반적으로 결정계수(r^2)가 높은 것으로 나타났다. 유효적산온도에 의한 직선식의 결정계수는 지역별로 0.837~0.918로서 상당히 높은 편이었으나 전체 지역을 통합해서 산출하였을 때의 결정계수는 6.3℃에서 0.759, 8.9℃에서 0.764로 낮아지는 것으로 나타났다. 이는 이와 우(1987)가 보고한 바와 같이 지역에 따른 솔잎혹파리 우화시기의 차이에 의한 것으로 판단이 된다.

표 14의 직선회귀식으로 추정한 지역별 누적우화율 10%, 30%, 50%, 70%, 90%에서의 유효적산온도는 표 15와 같다. 누적우화율 50%에 있어서의 각 지역별 일도의 차이를 보면, 울진이 668일도로 가장 낮았고 춘천 681일도, 대전 688일도, 전주 748일도, 청주 761일도, 서울 768일도, 나주 865일도의 순이며 제주가 1015일도로서 가장 높은 것으로 나타났으며 울진과 제주와는 347일도의 차이를 나타내는 것으로 분석되었다.

표 16은 유효적산온도에 의한 솔잎혹파리 우화시기 예측의 적합성을 검토하기 위해 누적우화율 10%, 30%, 50%에서의 직선회귀식에 의한 추정치와 실제 관측치를 비교한 결과이다.

지역별로 추정치와 관측치의 평균 편차를 보면 누적우화율 10%에서는 서울의 경우 2.6일(1~6일), 춘천 2.4일(0~12일), 청주 2.3일(1~4일), 대전 2.6일(0~9일), 전주 2.8일(1~4일), 나주 4.0일(1~13일), 울진 3.0일(2~5일), 제주 2.8일(1~7일)로서 나주

의 편차가 가장 컸으며 청주의 편차가 가장 적은 것으로 나타났다. 누적우화율 30%에서의 추정치와 관측치의 평균 편차는 서울 4.3일(2~10일), 춘천 5.7일(2~11일), 청주 2.6일(0~5일), 대전 3.8일(2~7일), 전주 2.8일(1~6일), 나주 8.5일(2~14일), 울진 4.0일(1~7일), 제주 4.2일(1~7일)로 누적우화율 10%와 마찬가지로 나주의 편차가 가장 큰 것으로 조사되었으며 청주의 편차가 가장 적었다. 누적우화율 50%, 즉 우화최성기에 있어서의 추정치와 관측치의 평균 편차는 서울 5.4일(2~11일), 춘천 6.8일(2~12일), 청주 4.3일(2~9일), 대전 4.5일(0~10일), 전주 5.7일(0~10일), 나주 6.2일(0~12일), 울진 4.5일(1~9일), 제주 5.2일(1~11일)로서 각 지역 모두 1주일 이내로 조사되어 유효적산온도에 의한 성충우화시기 예측의 이용이 가능한 것으로 나타났다.

Table 14. Regression parameters to estimate probits of cumulative adult emergence rates by accumulated degree-day above lower threshold of temperatures(6.3, 8.9℃)

Threshold temperature (℃)	Location	Parameter estimates		
		a	b	r^2
6.3	Seoul	0.3935	0.0060	0.870
	Chunchon	0.7785	0.0062	0.840
	Chongju	-0.4771	0.0072	0.908
	Taejon	0.1836	0.0070	0.899
	Chonju	0.8882	0.0055	0.918
	Naju	1.1942	0.0044	0.843
	Ulchin	0.6573	0.0065	0.852
	Cheju	-0.5833	0.0055	0.851
	Overall	0.8273	0.0055	0.759
8.9	Seoul	1.0897	0.0071	0.853
	Chunchon	1.3258	0.0075	0.837
	Chongju	0.2368	0.0086	0.898
	Taejon	0.8639	0.0084	0.887
	Chonju	1.3553	0.0067	0.917
	Naju	1.6436	0.0052	0.844
	Ulchin	1.2389	0.0082	0.842
	Cheju	0.1592	0.0065	0.841
	Overall	1.3452	0.0067	0.764

2) 소나무의 시기별 신초 및 신엽 생장

강원도 강릉시와 양양군의 소나무 치수 자생지에서 1995년과 1996년 2년간에 걸쳐 각각 10본을 대상으로 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별로 구분하여 시기별 신초의 생장을 조사하였다.

1995년 신초생장의 경우 제 1지계의 측초와 제 2지계 및 제 3지계의 주초와 측초는 6월상순경까지 직선적으로 생장하고 그 이후에는 생장이 정지되었으나 정아 신초는 7월상순경까지 직선적으로 생장하는 경향을 나타냈다. 1996년은 제 1지계의 정아 신초와 측초는 7월상순경까지 직선적으로 생장하였으나 제 2지계는 6월중순경, 제 3지계는 6월상순경 신초의 생장이 정지되어 지계별로 신초 생장에 차이가 있었다.

신초내 잎의 부착위치별로 구분하여 시기별로 건전엽과 충영형성엽의 생장을 조사한 결과, 건전엽은 5월상순부터 8월중순까지 직선적으로 생장하는 것으로 나타났으며 충영형성엽은 7월상순경부터 생장이 저해되는 것으로 나타났다. 신초내 신엽의 부착위치별로는 기부와 중간부의 생장이 선단부에 비해 빠른 경향을 보였다.

3) 솔잎혹파리 피해가 신초 및 신엽 생장에 미치는 영향

솔잎혹파리 피해도를 충영형성율 기준으로 각각 80%이상, 50~80%, 50%미만으로 구분하여 전년도의 피해가 소나무의 정아 신초 생장에 미치는 영향을 분석한 결과, 표 17과 같다. 정아 신초의 생장율은 당년도에 생장한 정아 신초의 길이를 전년도에 생장한 정아 신초의 길이로 나눈 값이다. 전년도 피해도에 따른 정아 신초의 생장율을 보면, 충영형성율 50~80%, 50%미만에서는 각각 1.12, 1.33으로 전년도에 비해 오히려 생장이 증가된 경향을 보였으나 충영형성율 80%이상에서는 생장율이 0.76으로 생장 감소 현상이 뚜렷하였다.

Table 15. Accumulated degree-days required for various cumulative adult emergence rates

Threshold temperature (℃)	Location	Accumulated degree-days by cumulative adult emergence rates				
		10	30	50	70	90
6.3	Seoul	554.2	680.4	767.8	855.2	981.4
	Chunchon	474.2	596.3	680.9	765.5	887.6
	Chongju	582.7	687.9	760.7	833.5	938.7
	Taejon	505.0	613.1	688.1	763.0	871.1
	Chonju	514.6	652.3	747.6	842.9	980.6
	Naju	573.7	745.8	865.0	984.1	1156.2
	Ulchin	470.9	587.4	668.1	748.8	865.3
	Cheju	782.1	919.8	1015.1	1110.5	1248.2
	Overall	525.7	663.3	758.7	854.0	991.7
8.9	Seoul	370.2	476.9	550.7	624.6	731.3
	Chunchon	319.0	420.0	489.9	559.8	660.8
	Chongju	404.8	492.9	553.9	614.8	702.9
	Taejon	339.8	430.0	492.4	554.8	645.0
	Chonju	352.7	465.7	544.0	622.3	735.3
	Naju	399.0	544.6	645.5	746.3	891.9
	Ulchin	302.4	394.7	458.7	522.6	615.0
	Cheju	547.6	664.1	744.7	825.4	941.9
	Overall	354.2	467.2	545.5	623.8	736.8

표 18은 전년도의 솔잎혹파리 피해가 소나무의 신엽 생장에 미치는 영향을 비교한 것이다. 피해가 심할수록 신엽의 생장 전기간을 통해 길이의 감소 뿐만 아니라 생장이 지연되는 경향이 뚜렷하였다. 특히 솔잎혹파리의 우화최성기인 6월중순에 있어서의 신엽길이를 보면, 1995년 6월 19일은 충영형성율 50%미만과 50~80%에서는 각각 31.3mm, 29.5mm인데 비해 80%이상은 23.2mm이었으며 1996년 6월 18일은 충영형성율 50%미만에서는 35.4mm, 50~80%는 30.8mm, 80%이상은 28.6mm로 나타났다. 이러한 결과는 솔잎혹파리가 주로 산란하는 최적 대상엽의 길이를 1~3cm로 볼 때(이 1956, 전 1984, 倉永 1994), 전년도에 피해를 심하게 받을수록 신엽 생장이 지연되는 결과를 초래하여 누적적인 피해를 받을 가능성이 높아지는 것으로 판단이 된다.

Table 16. comparison of expected and actual dates of 10, 30 and 50 cumulative percentages of *T. japonensis* adult emergence.

Location	Year	10%			30%			50%		
		Expected	Actual	Dv**	Expect	Actual	Dv	Expect	Actual	Deviation
Seoul	1977	May 29	May 24	5	June 7	May 28	10	June 12	June 1	11
	1978	May 29	June 4	-6	June 8	June 16	-8	June 13	June 20	-7
	1979	June 2	June 3	-1	June 11	June 8	3	June 17	June 10	7
	1980	June 6	June 7	-1	June 14	June 11	3	June 19	June 13	6
	1981	June 1	June 4	-3	June 11	June 7	4	June 16	June 9	7
	1982	May 28	May 29	-1	June 6	June 4	2	June 11	June 8	3
	1983	May 24	May 27	-3	June 2	May 31	2	June 13	June 7	6
	1988	May 31	June 3	-3	June 10	June 7	3	June 15	June 13	2
	1989	May 23	May 24	-1	June 2	May 29	4	June 7	June 5	2
	1995	June 2	June 5	-3	June 11	June 7	4	June 16	June 12	4
	1996	June 1	June 3	-2	June 8	June 4	4	June 14	June 10	4
	Ave.*			2.6			4.3			5.4
Chunchon	1976	June 1	June 3	-2	June 10	June 5	5	June 16	June 11	5
	1977	May 26	June 7	-12	June 4	June 15	-11	June 9	June 21	-12
	1978	May 28	May 29	-1	June 6	June 3	3	June 11	June 6	5
	1989	May 24	May 24	0	June 2	May 28	5	June 7	June 5	2
	1991	May 29	May 31	-2	June 6	June 4	2	June 11	June 8	3
	1992	May 30	May 30	0	June 7	June 5	2	June 14	June 9	5
	1993	May 29	May 28	1	June 7	June 1	6	June 12	June 5	7
	1994	May 25	May 25	0	June 3	May 27	7	June 9	May 29	11
	1995	June 5	May 31	5	June 14	June 4	10	June 19	June 8	11
	1996	June 1	May 31	1	June 8	June 2	6	June 13	June 6	7
	Ave.*			2.4			5.7			6.8
Chongju	1989	May 27	May 24	3	June 3	June 1	2	June 8	June 11	-3
	1990	June 2	June 3	-1	June 9	June 6	3	June 14	June 10	4
	1991	May 31	May 29	2	June 7	June 2	5	June 11	June 6	5
	1992	June 1	May 31	1	June 9	June 4	5	June 15	June 6	9
	1993	June 2	June 4	-2	June 9	June 8	1	June 14	June 10	4
	1995	June 4	June 8	-4	June 11	June 11	0	June 16	June 13	3
	1996	June 4	June 7	-3	June 10	June 12	-2	June 14	June 16	-2
	Ave.*			2.3			2.6			4.3
Taejon	1981	May 26	May 24	2	June 4	May 28	7	June 9	May 30	10
	1982	May 24	May 23	1	May 31	May 25	6	June 6	May 28	9
	1983	May 21	May 23	-2	May 29	May 27	2	June 2	June 2	0
	1984	May 26	May 27	-1	June 2	May 31	2	June 6	June 3	3
	1985	May 24	May 22	2	June 1	May 26	6	June 6	May 29	8
	1987	May 28	May 26	2	June 4	May 31	4	June 9	June 4	5
	1988	May 27	May 27	0	June 4	June 1	3	June 9	June 6	3
	1989	May 19	May 22	-3	May 27	May 25	2	June 1	May 28	4
	1990	May 27	May 27	0	June 4	May 29	6	June 8	June 3	5
	1991	May 23	May 26	-3	June 1	May 29	3	June 6	June 3	3
	1992	May 23	June 1	-9	June 1	June 4	-3	June 6	June 9	-3
	1993	May 26	June 1	-6	June 3	June 5	-2	June 8	June 7	1
	Ave			2.6			3.8			4.5

* averaged absolute of deviations ** deviation

Table 17. Effect of previous-year damage of *T. japonensis* on the top shoot growth of *Pinus densiflora* saplings

Percentages of infested needle pairs in previous year	Shoot length (mm, mean±SEM)		Growth ratio (B/A)
	Previous year (A)	Current year (B)	
Above 80%	53.8±3.75	40.0±6.00	0.76±0.164b*
50 ~ 80%	55.4±1.74	61.4±2.59	1.12±0.063ab
Below 50%	46.5±6.02	60.1±4.46	1.33±0.090a

*Means followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

4) 솔잎혹파리 성충 우화시기와 소나무 신엽 생장시기와의 관계

솔잎혹파리의 성충 우화시기와 소나무의 신엽생장시기와의 관계를 비교하기 위해 1995년에 신엽생장조사지 인접에 위치한 강릉시 연곡면 삼산리 소금강 지역내 소나무임지에서 솔잎혹파리의 야외우화 상황을 조사한 결과 솔잎혹파리의 50%우화일은 6월 24일로서 비교적 늦은 편이었으며 6월상순부터 7월중순까지 거의 균일하게 지속적으로 우화되어 누적우화율 곡선이 직선에 가까운 특성을 나타냈다.

표 19는 신엽생장 조사결과를 토대로 6월상순부터 7월상순까지 소나무의 신엽이 직선적으로 생장하는 것을 가정하여 각각 솔잎혹파리의 누적우화율 10, 30, 50, 70, 90에 해당되는 6월 8일, 6월 14일, 6월 24일, 6월 30일, 7월 10일에 있어서의 지계별, 주초와 측초의 신초종류별, 신초내 신엽의 부착위치별로 잎의 길이를 나타낸 것이다.

50%우화일에서의 잎의 길이는 지계와 신초 종류에 관계없이 기부와 중간부는 3cm이상으로 최적 산란 대상잎으로는 볼 수 없으며 선단부의 잎만이 3cm이하로 솔잎혹파리가 산란하기에 적절한 잎의 길이를 유지하고 있는 것으로 나타났다.

표 20은 지계별, 신초종류별, 신초내 신엽의 부착위치별로 평균 충영형성율을 나타낸 것으로 우화최성기때의 최적 산란 대상잎이 주로 신초의 선단부 쪽에 집중 분포하는 것(표 19)과는 달리 실제 충영형성율에 있어서는 신초내 신엽의 부착위치별

로 차이가 없는 것으로 나타났다.

Table 18. Effect of previous-year infestation rates on the needle growth of *Pinus densiflora* in 1995 and 1996

Year	Date	Needle length (mm) by previous-year damage classes		
		Above 80%	50 - 80%	Below 50%
1995	May 10	0.9±0.37b*	1.8±0.18ab	2.6±0.32a
	May 24	8.1±0.51b	10.8±0.35a	11.2±0.69a
	June 8	16.2±0.82b	20.9±0.64a	22.1±1.39a
	June 19	23.2±0.87b	29.5±0.79a	31.3±1.63a
	July 4	31.5±0.94b	46.9±0.88a	43.3±1.85a
	July 21	42.7±1.42b	57.2±0.92a	59.6±1.99a
	Aug. 18	64.7±2.87b	78.2±1.27a	79.9±2.63a
	Oct. 3	66.1±3.07b	78.9±1.56a	77.8±2.76a
1996	May 10	2.2±0.44a	2.6±0.22a	3.0±0.33a
	May 24	8.6±0.62b	9.1±0.31b	11.0±0.56a
	June 4	18.9±1.23a	19.5±0.72a	21.7±0.95a
	June 18	28.6±2.14b	30.8±1.14b	35.4±1.48a
	July 5	48.2±2.54b	52.8±1.41b	59.6±1.52a
	July 19	56.2±3.21b	62.9±1.55b	72.1±1.69a
	Oct. 8	82.8±4.81b	85.8±1.47b	95.0±1.52a

*Means within a row followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 19. Length of needles attached in various parts of shoots within branch orders of *Pinus densiflora* during emergence period of *T. japonensis* adult in 1995

Branch order	Location of shoots	Needle parts	Needle length (mm)				
			June 8	June 14	June 24	June 30	July 10
1st	Top	Basal	27.7	32.6	37.6	45.7	53.9
		Middle	24.4	29.5	34.5	42.9	51.3
		Frontal	15.0	19.3	26.3	30.5	37.6
	Lateral	Basal	27.2	32.2	37.2	45.5	53.8
		Middle	23.7	28.7	33.7	42.0	50.3
		Frontal	15.2	19.2	25.9	30.0	36.7
2nd	Main	Basal	27.0	31.9	36.8	45.0	53.1
		Middle	24.0	28.8	33.7	41.7	49.7
		Frontal	15.8	19.5	25.8	29.6	35.9
	Lateral	Basal	26.1	30.7	35.3	42.9	50.5
		Middle	22.4	26.8	31.2	38.5	45.9
		Frontal	15.8	19.7	26.1	29.9	36.3
3rd	Main	Basal	28.2	33.2	38.2	46.6	55.0
		Middle	24.5	29.3	34.2	42.3	50.4
		Frontal	16.7	20.7	27.5	31.5	38.3
	Lateral	Basal	25.0	29.4	33.9	41.3	48.8
		Middle	22.1	26.5	31.0	38.4	45.8
		Frontal	15.6	19.3	25.5	29.2	35.4

*Lines drawn means the optimal range of needle lengths for oviposition of *T. japonensis*.

Table 20. A comparison of percentages of infested needle pairs in three needle attached parts of shoot within branch orders of *Pinus densiflora* saplings in 1995.

Branch order	Location of shoots	Percentages of infested needle pairs of needles attached in various part of shoots		
		Basal	Middle	Frontal
1st	Top	88.1±2.69	95.1±0.91	92.3±2.49
	Lateral	80.3±6.06	84.1±4.68	80.8±4.88
2nd	Main	78.0±4.57	76.5±5.25	70.7±6.35
	Lateral	69.6±5.63	65.1±6.92	63.4±6.64
3rd	Main	65.2±5.95	69.3±6.28	62.5±6.40
	Lateral	60.4±8.14	44.9±5.94	50.9±5.60

다. 솔잎혹파리 피해와 소나무의 상호관계

1) 솔잎혹파리 피해와 소나무 잎의 형태적 특성

가) 산란기 잎의 특성

솔잎혹파리의 피해를 심하게 받았을 때와 거의 피해를 받지 않았을 때, 그리고 피해가 회복되었을 때, 솔잎혹파리의 산란 최성기로서 충영을 형성하기 직전인 6월 중순에 있어서의 기주식물인 소나무와 곰솔 잎의 특성을 구명하기 위해 피해선단지의 피해도 '심' 지역과 '경' 지역, 회복지에서 소나무와 곰솔의 치수를 대상으로 각각 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 길이와 폭, 무게 등을 조사하여 분산분석한 결과, 표 21과 같다. 소나무와 곰솔의 수종간에는 잎의 길이에만 유의성이 있었고 잎의 폭 및 무게는 유의성이 없었다. 조사구별로는 잎의 길이와 폭, 무게에서 전부 유의성은 나타내어 피해도에 따른 잎의 생장에 차이가 있는 것으로 조사되었다. 지계별로는 잎의 길이와 폭, 무게에 있어서 유의성이 없었으나 나무간의 지계에 따른 잎의 길이와 폭, 무게에서는 고도의 유의차가 있는 것으로 나타났다. 지계내의 주초와 측초의 신초 종류별로는 잎의 길이에서는 유의차가 없었으나 잎의 폭과 무게에는 고도의 유의차가 있었으며 신초내 잎의 부착위치별로는 잎의 길이, 폭, 무게, 모두 고도의 유의차가 있었다.

표 22는 소나무와 곰솔의 전년도 피해도별 잎의 길이와 폭, 무게, 신엽길이당 무게의 차이를 나타낸 것으로 수종별로 볼 때, 6월 중순의 소나무 잎의 길이는 곰솔 잎의 길이보다 전반적으로 긴 편이었으나 곰솔의 잎이 더 두껍고 무거운 것으로 나타났다. 특히, 신엽 cm당 무게는 훨씬 무거운 것으로 나타났다. 수종별로 피해도를 기준으로 볼 때, 소나무의 경우 잎의 평균 길이는 피해회복지가 37.5mm로 가장 길었고 피해도 '경' 지역이 32.4mm였으며, 피해도 '심' 지역은 27.5mm로 가장 짧았으며, 잎의 폭에 있어서는 피해도 '경' 지역이 평균 0.78mm로 가장 가는 것으로 나타났고 회복지는 평균 1.03mm로 가장 두꺼운 것으로 나타났다. 잎의 무게에 있어서는 잎의 길이와 비슷한 경향을 나타냈다.

곰솔 잎의 경우 평균 길이의 차이를 보면 소나무의 잎과는 달리 피해도 '심' 지역이 23.7mm로 가장 길게 나타났으며 피해도 '경' 지역이 18.5mm로서 가장 짧은 것으

로 조사되었다. 잎의 폭과 무게에 있어서는 잎의 길이가 가장 짧은 피해도 '경'지역이 평균 폭 1.25mm, 무게 0.028g으로 가장 두껍고 무거운 것으로 조사되었으며 피해도 '심' 지역의 잎이 가장 가늘고 무게도 적게 나가는 것으로 나타났다

Table 21. ANOVA for needle characteristics of *P. densiflora* and *P. thunbergii* before gall formations in mid-June.

		Length		Width		Weight	
Source of variation	d.f.	M.S.	F-value	M.S.	F-value	M.S.	F-value
Tree species	1	81892.95	11.32*	37.959	5.32	0.000035	0.00
Plots within tree species	4	7234.69	5.20**	7.141	8.82***	0.020892	3.43*
Trees within plots	24	1390.86	0.66	0.810	0.90	0.006092	0.84
Branch orders	2	2114.70	16.90	0.902	14.08	0.007248	3.85
Tree species ×branch orders	2	125.13	0.11	0.064	0.37	0.001881	1.01
Plots×branch orders	8	1149.28	1.91	0.174	0.60	0.001866	1.40
Trees×branch orders	48	600.51	8.38***	0.290	2.78***	0.001331	5.09***
Location of shoots within branch orders	90	71.64	0.82	0.105	3.87***	0.000262	1.86***
Needle attached parts within shoots	360	87.10	20.73***	0.027	2.51***	0.000141	13.73***
Error	2160	4.20		0.011		0.000010	

표 23은 6월중순의 피해도별, 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별 소나무 잎의 평균 길이와 폭, 무게를 나타낸 것이다. 주초와 측초의 신초 종류별로는 주초의 잎이 측초의 잎에 비해 길이와 폭, 무게 등에 있어서 전반적으로 큰 값을 나타냈으며 지계별로는 피해도에 따라 차이가 있었다. 피해도 '심' 지역의 경우 제 2지계 주초의 잎 길이가 31.3mm로 가장 길고 제 1지계의 측초가 23.2mm, 정아신초가 23.7mm로 상대적으로 짧은 것으로 나타났으나 피해도 '경' 지역의 경우 오히려 제 1지계의 정아신초와 측초의 잎이 가장 긴 것으로 나타났다. 피해회복지역에서는 제 2지계의 주초와 측초의 잎이 가장 긴 것으로 나타났다. 잎의 폭은 피해도에 관계없이 제 2지계의 주초에서 가장 두꺼운 것으로 조사되었으며 잎의 무게는 잎의 길이와 밀접한 관계가 있어 길이가 길수록 무게가 증가하는 경향을 보였다.

Table 22. Needle characteristics between *Pinus densiflora* and *P. thunbergii* by damage levels in previous year.

Species	Damage levels in previous year	Needle characteristics (mean±SEM)*			
		Length (mm)	Width (mm)	Weight (g)	Weight per 1cm needle
P. densiflora	Severe	27.5±0.40c	0.83±0.006e	0.020±0.0005d	0.0071±0.00008d
	Light	32.4±0.36b	0.78±0.006d	0.021±0.0004d	0.0064±0.00007e
	Endemic	37.5±0.45a	1.03±0.008c	0.037±0.0008a	0.0096±0.00014c
P. thunbergii	Severe	23.7±0.38d	1.01±0.010c	0.024±0.0006c	0.0097±0.00013c
	Light	18.5±0.24f	1.25±0.011a	0.028±0.0005b	0.0146±0.00013a
	Endemic	22.2±0.23e	1.09±0.008b	0.027±0.0005b	0.0119±0.00013b

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

표 24는 신초내 잎의 부착위치에 따른 길이와 폭, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 피해도에 관계없이 잎의 길이와 폭, 무게 등에 있어서 신초의 기부에 위치한 잎이 가장 큰 값을 나타냈으며 선단부 쪽으로 갈수록 감소하는 경향이 뚜렷하였다. 표 25는 곰솔에 있어서 6월중순의 피해도별, 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별 잎의 평균 길이와 폭, 무게를 나타낸 것이다. 잎의 길이는 소나무에서와 마찬가지로 피해도 '심' 지역의 경우 제 2지계 측초가 평균 28.7mm로 가장 길고 제 1지계의 정아 신초와 측초의 잎이 가장 짧은 것으로 나타났다. 피해도 '경' 지역의 경우 오히려 제 1지계의 정아 신초와 측초의 잎이 가장 긴 것으로 나타났으며 회복지역에서는 제 2지계의 주초와 측초의 잎이 가장 긴 것으로 나타났다. 잎의 폭은 전반적으로 제 2지계에서 가장 두꺼운 것으로 조사되어 소나무와 비슷한 경향을 보였으며 잎의 무게는 잎의 길이와 밀접한 경향을 보였다. 표 26은 곰솔 잎의 신초내 부착위치에 따른 길이와 폭, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 소나무와 마찬가지로 피해도에 관계없이 잎의 길이와 폭, 무게 등에 있어서 신초의 기부에 위치한 잎이 가장 큰 값을 나타내

었으며 선단부 쪽으로 갈수록 감소되는 경향을 명확하게 나타내고 있다.

Table 23. Length, width, and weight of *Pinus densiflora* needles before gall formations in mid-June by location of shoots within branch orders according to damage levels.

Damage level	Branch order	Location of shoots	Needle characteristics (mean±SEM)*		
			Length(mm)	Width(mm)	Weight(g)
Severe	1st	Top	23.7±0.81c	0.83±0.012abc	0.015±0.0007d
		Lateral	23.2±0.75c	0.81±0.014bc	0.016±0.0007d
	2nd	Main	31.3±1.22a	0.88±0.012a	0.026±0.0015a
		Lateral	28.9±0.94ab	0.82±0.013bc	0.021±0.0012bc
	3rd	Main	30.6±0.89ab	0.85±0.015ab	0.025±0.0013ab
		Lateral	27.5±0.80b	0.79±0.016c	0.019±0.0010cd
Light	1st	Top	35.5±1.04a	0.77±0.015ab	0.025±0.0010ab
		Lateral	35.2±1.00a	0.81±0.017a	0.027±0.0014a
	2nd	Main	32.6±0.78ab	0.81±0.010a	0.021±0.0009bc
		Lateral	30.8±0.72bc	0.77±0.013ab	0.019±0.0007cd
	3rd	Main	31.2±0.79bc	0.76±0.012ab	0.020±0.0008cd
		Lateral	29.0±0.70c	0.74±0.011b	0.017±0.0006d
Endemic	1st	Top	38.3±1.23ab	0.95±0.023c	0.037±0.0026ab
		Lateral	35.5±1.30b	0.97±0.025bc	0.033±0.0024b
	2nd	Main	40.5±0.80a	1.09±0.019a	0.042±0.0017a
		Lateral	38.9±0.92ab	1.06±0.015a	0.039±0.0016ab
	3rd	Main	37.3±1.10ab	1.09±0.018a	0.039±0.0016ab
		Lateral	34.9±1.12b	1.03±0.018ab	0.033±0.0017b

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 24. Length, width, and weight of *Pinus densiflora* needles attached in various parts of shoots according to damage levels before gall formations in mid-June.

Damage level	Parts of shoots	Needle characteristics (mean±SEM)*		
		Length(mm)	Width(mm)	Weight(g)
Severe	Basal	33.9±6.99a	0.86±0.093a	0.026±0.0010a
	Basal-middle	31.9±6.99a	0.86±0.093a	0.025±0.0100ab
	Middle	27.9±7.18b	0.84±0.092a	0.021±0.0010b
	Middle-frontal	24.3±6.65c	0.82±0.094ab	0.017±0.0079c
	Frontal	19.7±5.54d	0.77±0.100b	0.013±0.0064d
Light	Basal	39.3±5.74a	0.82±0.075a	0.028±0.0078a
	Basal-middle	37.2±4.64a	0.79±0.124ab	0.026±0.0073a
	Middle	33.0±5.28b	0.80±0.100ab	0.022±0.0072b
	Middle-frontal	28.8±5.04c	0.76±0.080bc	0.018±0.0060c
	Frontal	23.6±3.92d	0.71±0.108c	0.013±0.0046d
Endemic	Basal	43.6±8.63a	1.03±0.184a	0.044±0.0211a
	Basal-middle	41.3±8.53ab	1.05±0.171a	0.042±0.0185a
	Middle	39.1±7.52b	1.05±0.171a	0.039±0.0147ab
	Middle-frontal	34.7±7.04c	1.03±0.134a	0.033±0.0103bc
	Frontal	29.0±6.55d	0.98±0.150a	0.027±0.0124c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 25. Length, width, and weight of *Pinus thunbergii* needles before gall formations in mid-June by location of shoot within branch orders according to damage levels.

Damage level	Branch order	Location of shoots	Needle characteristics (mean±SEM)*		
			Length(mm)	Width(mm)	Weight(g)
Severe	1st	Top	20.9±0.84cd	0.98±0.029b	0.020±0.0017cd
		Lateral	18.8±0.64d	0.99±0.022b	0.016±0.0011d
	2nd	Main	27.3±0.96ab	0.98±0.027b	0.027±0.0011b
		Lateral	28.7±0.94a	1.13±0.021a	0.034±0.0013a
	3rd	Main	24.2±0.84bc	0.99±0.018b	0.023±0.0013bc
		Lateral	22.1±0.85cd	1.02±0.018b	0.023±0.0013bc
Light	1st	Top	20.4±0.73a	1.21±0.034ab	0.027±0.0014ab
		Lateral	18.7±0.53ab	1.27±0.030ab	0.027±0.0011ab
	2nd	Main	19.2±0.64a	1.31±0.023a	0.031±0.0015a
		Lateral	18.2±0.60ab	1.26±0.028ab	0.027±0.0013ab
	3rd	Main	18.1±0.45ab	1.22±0.024ab	0.028±0.0008ab
		Lateral	16.5±0.49b	1.20±0.022b	0.024±0.0009b
Endemic	1st	Top	23.1±0.66a	0.98±0.022c	0.022±0.0010c
		Lateral	20.7±0.45b	1.07±0.021b	0.024±0.0008c
	2nd	Main	23.4±0.54a	1.08±0.016b	0.029±0.0010b
		Lateral	25.2±0.68a	1.21±0.020a	0.037±0.0015a
	3rd	Main	20.2±0.41b	1.10±0.014b	0.024±0.0010c
		Lateral	20.8±0.43b	1.10±0.013b	0.026±0.0009bc

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 26. Length, width, and weight of *Pinus thunbergii* needles attached in various parts of shoots according to damage levels before gall formations in mid-June.

Damage level	Needles attached in various parts of shoot	Needle characteristics (mean±SEM)*		
		Length (mm)	Width (mm)	Weight (g)
Severe	Basal	28.2±7.16a	1.00±0.183a	0.029±0.0135a
	Basal-middle	27.0±7.77ab	1.06±0.210a	0.028±0.0124a
	Middle	24.5±7.26bc	1.00±0.195a	0.025±0.0117ab
	Middle-frontal	22.0±6.46c	1.00±0.183a	0.022±0.0102b
	Frontal	16.6±5.78d	1.01±0.143a	0.016±0.0089c
Light	Basal	21.2±5.44a	1.26±0.184a	0.032±0.0105a
	Basal-middle	20.2±5.07ab	1.25±0.191a	0.030±0.0104a
	Middle	19.0±4.26bc	1.26±0.214a	0.029±0.0093ab
	Middle-frontal	17.7±4.07c	1.23±0.216a	0.026±0.0088b
	Frontal	14.4±3.54d	1.23±0.263a	0.021±0.0083c
Endemic	Basal	25.1±5.04a	1.10±0.140a	0.032±0.0115a
	Basal-middle	23.8±4.65ab	1.09±0.150a	0.029±0.0106ab
	Middle	22.4±4.31bc	1.08±0.128a	0.027±0.0096b
	Middle-frontal	21.2±4.04c	1.09±0.146a	0.025±0.0092bc
	Frontal	18.6±3.86d	1.08±0.172a	0.022±0.0080c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level(Tukey's studentized range test).

Table 27. ANOVA for healthy needle characteristics of *Pinus densiflora* during early gall forming mid-July.

Source of variation	d.f.	Length		Width		Weight	
		M.S.	F-value	M.S.	F-value	M.S.	F-value
Trees	4	1797.30	1.04	0.0684	1.80	0.001974	0.93
Branch orders	2	1736.43	2.16	0.0379	0.70	0.002115	3.51
Trees × branch orders	8	802.99	1.47	0.0544	2.70*	0.000603	1.15
Location of shoots within branch orders	15	545.39	1.31	0.0201	1.57	0.000526	1.69
Needle attached parts within shoots	60	415.14	9.72***	0.0128	1.99***	0.000311	7.90***
Error	180	42.69		0.0064		0.000039	

Table 28. ANOVA for infested needle characteristics of *Pinus densiflora* during early gall forming mid-July.

Source of variation	d.f.	Length		Gall size (length × width)		Weight	
		M.S.	F-value	M.S.	F-value	M.S	F-value
Trees	4	207.19	0.37	122.17	4.44	0.000328	0.30
Branch orders	2	561.63	1.72	27.50	1.36	0.001099	3.39
Trees × branch orders	8	325.92	3.41*	20.17	1.67	0.000324	2.31
Location of shoots within branch orders	15	95.53	0.72	12.10	1.24	0.000140	1.06
Needle attached parts within shoots	57	132.97	5.31***	9.74	2.24***	0.000132	7.25***
Error	162	25.05		4.35		0.000018	

나) 충영 형성 초기 잎의 특성

솔잎혹파리의 충영형성 초기인 7월 중순의 건전엽과 충영이 형성된 잎의 특성을 비교하기 위해 피해선단지중 전년도 솔잎혹파리의 피해도가 '중' 지역인 강원도 양양군 현북면 어성전리에 위치한 소나무 치수 자생지에서 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 건전엽과 충영형성엽을 구분하여 건전엽의 경우, 잎의 길이와 폭, 무게를 조사하고 충영형성엽은 잎의 길이와 무게, 충영의 크기(충영의 폭×길이)를 조사하여 분산분석한 결과, 각각 표 27, 28과 같다.

건전엽의 경우 소나무간과 지계간, 주초와 측초의 신초 종류별로 잎의 길이와 폭, 무게 등에 있어 유의차가 없었으며 소나무간의 지계에 따라 잎의 폭에 있어서만 유의차가 있었다. 신초내 잎의 부착위치별로는 충영형성전의 잎의 특성과 마찬가지로 잎의 길이와 폭, 무게에 있어서 고도의 유의차가 있었다. 충영형성엽도 건전엽과 마찬가지로 잎의 길이와 충영의 크기, 잎의 무게 등에 있어 소나무간과 지계간, 주초와 측초의 신초 종류별로 유의차가 없었으며 신초내 잎의 부착위치별로만 고도의 유의차가 있었다.

표 29는 충영형성초기인 7월중순의 건전엽의 신초내 부착 위치에 따른 잎의 길이와 폭, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 기부에 위치한 잎의 평균 길이는 62.9mm인 데 비해 중간부는 54.7mm, 선단부는 41.9mm로 뚜렷한 차이가 있으며 잎의 폭과 무게에서도 비슷한 경향을 나타냈다.

Table 29. Characteristics of healthy needle attached in various parts of shoots of *Pinus densiflora* during early gall forming mid-July.

Needles attached in various parts of shoots	Characteristics of healthy needle (mean±SEM)*		
	Length(mm)	Width(mm)	Weight(g)
Basal	62.9±1.46a	0.81±0.010a	0.044±0.0014a
Middle	54.7±1.23b	0.79±0.011a	0.037±0.0012b
Frontal	41.9±1.04c	0.74±0.011b	0.027±0.0010c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

표 30은 충영형성 초기에 있어서 충영형성엽의 신초내 부착 위치에 따른 잎의 길이와 충영의 크기, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 기부에 위치한 충영잎의 평균 길이는 39.6mm, 충영의 길이와 폭을 곱한 크기는 9.93㎟, 무게는 0.031g로서 중간부와 선단부의 잎과는 뚜렷한 차이가 있었다.

Table 30. Characteristics of infested needle attached in various parts of shoots of *Pinus densiflora* during early gall forming mid-July.

Needles attached in various parts of shoots	Characteristics of infested needle*		
	Length(mm)	Gall size	Weight(g)
Basal	39.6±0.92a	9.93±0.327a	0.031±0.0009a
Middle	32.0±0.68b	9.42±0.335a	0.024±0.0008b
Frontal	28.2±0.66c	8.30±0.272b	0.020±0.0007c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

다) 충영내 유충의 발육 완료 시기 잎의 특성

충영내 솔잎혹파리 유충이 발육을 거의 완료한 1996년 10월 상순의 소나무의 건전엽과 충영형성엽의 특성을 구명하기 위해 피해선단지의 피해도 '중' 지역에서 치수를 대상으로 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 건전엽의 경우, 길이와 폭, 무게 등을 조사하고 충영형성엽은 길이와 충영의 크기, 무게를 조사하여 분산분석한 결과, 각각 표 31 및 표 32와 같다. 건전엽의 경우, 치수간에는 잎의 길이와 폭, 무게에 있어 유의차가 없었으나 지계별, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내 잎의 부착위치별로는 잎의 길이와 폭, 무게에 있어 고도의 유의성이 있었다. 충영형성엽의 경우, 건전엽과 마찬가지로 치수간에는 잎의 길이와 충영의 크기, 무게에 있어 유의차가 없었으며 지계간 및 신초내 잎의 부착위치별로는 잎의 길이와 충영의 크기, 무게에 있어 고도의 유의성이 있었고 주초와 측초의 신초 종류에 따라서는 잎의 무게에 있어 유의성이 있었다.

Table 31. ANOVA for healthy needle characteristics of *Pinus densiflora* in early October.

		Length		Width		Weight	
Source of variation	d.f.	M.S.	F-value	M.S.	F-value	M.S.	F-value
Trees	19	3479.55	0.36	0.2129	0.13	0.005292	0.19
Branch orders	2	9682.97	16.25***	1.5876	56.81***	0.028171	27.86***
Trees × branch orders	38	595.98	1.46	0.0279	0.99	0.001011	1.48
Location of shoots within branch orders	60	408.90	2.73***	0.0283	2.17***	0.000682	4.44***
Needle attached parts within shoots	240	149.87	3.58***	0.0130	1.17	0.000154	3.01***
Error	720	41.85		0.0111		0.000051	

Table 32. ANOVA for infested needle characteristics of *Pinus densiflora* in early October.

		Length		Gall size		Weight	
Source of variation	d.f.	M.S.	F-value	M.S.	F-value	M.S.	F-value
Trees	19	1510.65	0.42	36.72	0.11	0.002037	0.19
Branch orders	2	3571.88	15.15***	325.41	27.13***	0.010865	28.27***
Trees × branch orders	38	235.71	1.80*	11.99	1.38	0.000384	1.79*
Location of shoots within branch orders	60	130.82	0.70	8.66	1.28	0.000215	1.40*
Needle attached parts within shoots	228	185.62	3.28***	6.74	1.71***	0.000154	3.08***
Error	623	56.57		3.93		0.000050	

표 33은 건전엽의 지계별, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별잎의 길이와 폭, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 잎의 길이와 폭, 무게를 지계별로 보면 제 1지계> 제 2지계> 제 3지계의 순이며 주초와 측초의 신초 종류별로는

주초> 측초, 잎의 신초내 부착위치별는 기주 및 중간부> 선단부의 경향을 보이고 있다.

충영형성엽의 지계별, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내 잎의 부착위치별 잎의 길이와 충영의 크기, 무게의 차이를 보면 표 34와 같이 건전엽과 마찬가지로 지계별로는 제 1지계> 제 2지계> 제 3지계의 순이며 주초와 측초의 신초 종류별로는 주초> 측초, 잎의 신초내 부착위치별로 보면 기주 및 중간부 > 선단부의 경향을 나타내고 있다.

Table 33. Length, width, and weight of *Pinus densiflora* healthy needles attached in various parts of shoots within branch orders in early October.

Branch order	Shoots Location	Shoots parts	Healthy needle characteristics(mean±SEM)*		
			Length(mm)	Width(mm)	Weight(g)
1st	Top	Basal	80.3±1.38ab	0.99±0.018ab	0.067±0.0017a
		Middle	80.7±1.71a	0.99±0.016ab	0.068±0.0024a
		Frontal	72.9±1.63c	1.02±0.023a	0.069±0.0028a
	Lateral	Basal	72.3±1.77c	0.91±0.018c	0.055±0.0020b
		Middle	73.8±1.78bc	0.94±0.018bc	0.058±0.0022b
		Frontal	64.8±1.64d	0.95±0.019abc	0.054±0.0025b
2nd	Main	Basal	75.1±1.35a	0.91±0.014ab	0.058±0.0016a
		Middle	71.5±1.56a	0.91±0.015ab	0.055±0.0018ab
		Frontal	62.9±1.73b	0.92±0.016a	0.050±0.0017bc
	Lateral	Basal	64.1±1.37b	0.86±0.017bc	0.046±0.0017cd
		Middle	64.4±1.08b	0.85±0.014c	0.046±0.0013cd
		Frontal	57.1±1.18c	0.82±0.013c	0.040±0.0012d
3rd	Main	Basal	72.4±1.50a	0.84±0.014a	0.052±0.0017a
		Middle	69.8±1.53ab	0.86±0.013a	0.051±0.0017a
		Frontal	62.7±1.58c	0.85±0.015a	0.043±0.0016b
	Lateral	Basal	63.8±1.47bc	0.85±0.016a	0.044±0.0015b
		Middle	62.7±1.33c	0.82±0.017a	0.041±0.0013bc
		Frontal	56.3±1.50d	0.80±0.014a	0.037±0.0016c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level(Tukey's studentized range test).

Table 34. Length, width, and weight of *Pinus densiflora* infested needles attached in various parts of shoots within branch orders in early October.

Branch order	Location of shoots	Needles attached in various parts of shoots	Infested needle characteristics(mean±SEM)*		
			Length(mm)	Gall size	Weight(g)
1st	Top	Basal	51.3±1.39ab	10.44±0.261ab	0.045±0.0015a
		Middle	46.9±1.37ab	10.62±0.330ab	0.041±0.0014a
		Frontal	42.1±1.51bc	11.48±0.403a	0.041±0.0024a
	Lateral	Basal	52.5±1.59a	9.82±0.289b	0.044±0.0019a
		Middle	45.8±1.66b	9.89±0.322b	0.039±0.0019ab
		Frontal	37.3±1.19c	10.69±0.363ab	0.033±0.0016b
2nd	Main	Basal	49.5±1.66a	8.72±0.316bc	0.040±0.0015a
		Middle	44.3±1.35ab	10.38±0.334a	0.037±0.0014ab
		Frontal	36.3±1.17bc	9.76±0.338ab	0.030±0.0012bc
	Lateral	Basal	44.0±1.10ab	9.22±0.324abc	0.033±0.0013b
		Middle	41.6±1.30b	8.05±0.309c	0.031±0.0013bc
		Frontal	35.3±1.29c	8.77±0.337bc	0.027±0.0012c
3rd	Main	Basal	49.4±1.52a	8.69±0.280ab	0.037±0.0016a
		Middle	41.6±1.08b	9.08±0.302a	0.032±0.0011b
		Frontal	34.8±1.12cd	9.24±0.279a	0.026±0.0011c
	Lateral	Basal	43.4±1.38b	8.22±0.320ab	0.032±0.0013ab
		Middle	38.6±1.53bc	7.74±0.255b	0.026±0.0014c
		Frontal	31.3±1.07d	8.33±0.321ab	0.022±0.0011c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level(Tukey's studentized range test).

표 35는 10월상순에 피해선단지의 피해도 '중' 지역에서 곰솔 치수의 건전엽을 대상으로 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 길이와 폭, 무게를 조사하여 분산분석한 결과이다. 소나무 치수와 마찬가지로 잎의 길이와 폭, 무게에 있어 치수간에는 유의차가 없었으나 지계별, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내

잎의 부착위치별로는 높은 유의성이 있었다.

Table 35. ANOVA for healthy needle characteristics of *Pinus thunbergii* in early October

		Length		Width		Weight	
Source of variation	d.f.	M.S.	F-value	M.S.	F-value	M.S.	F-value
Trees	9	9234.17	0.38	0.445	0.77	0.13471	0.65
Branch orders	2	24105.65	27.44***	0.579	4.86***	0.20591	16.73***
Trees × branch orders	18	878.58	1.84	0.119	1.87	0.01231	2.23*
Location of shoots within branch orders	30	476.24	3.38***	0.064	1.44	0.00551	4.51***
Needle attached parts within shoots	120	141.03	3.22***	0.044	1.58***	0.00122	2.62***
Error	358	43.76		0.028		0.00047	

표 36는 충영형성엽을 대상으로 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 길이와 충영의 크기, 무게를 조사하여 분산분석한 결과이다. 잎의 길이에 있어서는 주초와 측초의 신초 종류와 신초내 잎의 부착위치에 있어 유의성이 있었으며 충영의 크기는 지계간 및 주초와 측초의 신초 종류에서, 잎의 무게는 지계간 및 신초내 잎의 부착위치별로 각각 유의성이 있었다.

표 37은 곰솔의 지계별, 주초와 측초의 신초종류별 건전엽의 길이, 폭, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 잎의 길이와 폭, 무게를 지계별로 보면, 소나무와 마찬가지로 제 1지계> 제 2지계> 제 3지계의 순이며 주초와 측초의 신초 종류별로는 주초가 측초에 비해 큰 경향을 보였다. 충영형성엽의 지계별, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 잎의 길이와 충영의 크기, 무게의 차이를 보면 표 38과 같이 건전엽과 마찬가지로 지계별로는 제 1지계> 제 2지계> 제 3지계의 순이며 주초와 측초의 신초 종류별로는 주초> 측초의 경향을 나타냈다.

Table 36. ANOVA for infested needle characteristics of *Pinus thunbergii* in early October.

Source of variation	d.f.	Length		Gall size		Weight	
		m.s.	F-value	m.s.	F-value	m.s	F-value
Trees	9	963.13	0.40	135.63	0.34	0.02487	1.28
Branch orders	2	2416.82	7.15	393.37	8.03**	0.01945	5.67*
Trees×branch orders	18	337.88	1.09	48.99	1.49	0.00343	2.07*
Location of shoots within branch orders	30	309.57	1.80*	32.87	2.18**	0.00166	1.47
Needle attached parts within shoots	118	172.20	1.46***	15.09	1.18	0.00113	1.99***
Error	343	117.85		12.74		0.00057	

Table 37. Length, width, and weight of healthy needle by location of shoots within branch orders of *Pinus thunbergii* in early October.

Branch order	Location of shoots	Length (mm)	Width (mm)	Weight (g)
1st	Top	119.6±1.79a	1.52±0.023a	0.254±0.0075a
	Lateral	111.9±2.05b	1.42±0.025bcd	0.217±0.0074b
2nd	Main	111.4±1.62bc	1.49±0.017ab	0.231±0.0058ab
	Lateral	104.9±1.65bc	1.46±0.019abc	0.214±0.0051b
3rd	Main	96.0±1.76d	1.38±0.025cd	0.180±0.0063c
	Lateral	89.6±1.23d	1.37±0.021d	0.161±0.0040c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 38. Length, gall size, and weight of infested needle by location of shoots within branch orders of *Pinus thunbergii* in early October

Branch order	Location of shoots	Length (mm)	Gall size	Weight(g)
1st	Top	56.2±1.61a	16.1±0.56a	0.112±0.0044a
	Lateral	51.4±1.43ab	14.1±0.68b	0.096±0.0045b
2nd	Main	49.5±1.13bc	14.4±0.34ab	0.098±0.0030ab
	Lateral	51.2±1.33ab	13.3±0.34bc	0.100±0.0032ab
3rd	Main	47.9±1.37bc	12.7±0.30bc	0.089±0.0040bc
	Lateral	45.2±1.27c	11.5±0.26c	0.080±0.0034c

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

표 39는 건전엽의 신초내 부착 위치에 따른 잎의 길이와 폭, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 중간부에 위치한 잎의 평균 길이는 107.8mm로 가장 길었으며 선단부에 위치한 잎은 길이는 가장 짧았으나 폭과 무게는 가장 큰 것으로 나타났다.

Table 39. Characteristics of healthy needle attached in various parts of shoots of *Pinus thunbergii* in October

Needles attached in various parts of shoots	Characteristics of healthy needle*		
	Length (mm)	Width (mm)	Weight (g)
Basal	106.4±1.46ab	1.43±0.015ab	0.203±0.0046a
Middle	107.8±1.41a	1.41±0.015b	0.208±0.0048a
Frontal	102.6±1.36b	1.48±0.017a	0.218±0.0053a

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

표 40은 신초내 부착 위치에 따른 충영형성엽의 길이와 충영의 크기, 무게의 차이를 나타낸 것이다. 잎의 길이와 무게는 기부> 중간부> 선단부의 순이었으나, 충영의 크기는 선단부쪽이 가장 큰 것으로 나타났다.

Table 40. Characteristics of infested needle attached in various parts of shoots of *Pinus thunbergii* in October

Needles attached in various parts of shoots	Characteristics of infested needle*		
	Length (mm)	Gall size	Weight (g)
Basal	52.2±0.92a	13.4±0.28a	0.097±0.0025a
Middle	50.6±1.04ab	13.8±0.39a	0.095±0.0027a
Frontal	48.2±0.97b	13.9±0.33a	0.096±0.0031a

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

2) 솔잎혹파리 피해와 충영당 유충수의 관계

솔잎혹파리 충영내 유충이 발육을 거의 완료한 10월 상순에 있어서의 피해선단지의 피해도 '중' 지역과 '심' 지역에서 소나무 치수를 대상으로 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 충영당 유충수를 조사하여 분산분석한 결과, 표 41과 같다. 피해도 '중' 지역은 충영당 유충수에 있어 지계별로는 고도의 유의성이 있었으나 치수간, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내 잎의 부착위치별로는 유의성이 없는 것으로 나타났다. 반면 피해도 '심' 지역의 경우, 치수간에만 유의성이 없고 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내 잎의 부착위치별로 고도의 유의성을 보였다.

피해도별로 소나무 치수의 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별 충영당 평균 유충수의 차이를 보면, 표 42와 같이 피해도 '심' 지역의 충영당 유충수가 '중' 지역에 비해 더 많은 것으로 나타났다. 지계별로는 피해도에 관계없이 제 1지계> 제 2지계>

제 3지계의 순이었고 주초와 측초별로는 주초의 충영당 평균 유충수가 측초에 비해 더 많은 것으로 나타났다. 특히 정아 신초의 충영당 평균 유충수는 피해도 '중' 지역의 경우 5.89마리, '심' 지역은 8.25마리로 가장 많은 것으로 나타났다.

Table 41. ANOVA for the number of larvae in a gall of *Pinus densiflora* in early October

Source of variation	Damage class					
	Moderate			Severe		
	d.f.	M.S.	F-value	d.f.	M.S.	F-value
Trees	19	15.67	0.09	9	105.35	0.23
Branch orders	2	171.99	17.00***	2	453.60	8.21**
Trees×branch orders	38	10.12	1.21	18	55.28	2.17*
Location of shoots within branch orders	60	8.39	1.03	30	25.47	1.96**
Needle attached parts within shoots	228	8.15	1.18	120	13.02	1.87***
Error	623	6.89		720	6.98	

Table 42. The number of larvae in a gall by location of shoots within branch orders of *Pinus densiflora* according to damage levels in early October

Branch order	Location of shoots	Number of larvae per gall* in damage levels	
		Moderate	Severe
1st	Top	5.89±0.245a	8.25±0.322a
	Lateral	5.61±0.219ab	7.22±0.271ab
2nd	Main	5.25±0.218abc	6.39±0.239bc
	Lateral	5.01±0.224bcd	5.78±0.230c
3rd	Main	4.52±0.185cd	6.21±0.249bc
	Lateral	4.13±0.185d	4.45±0.228d

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

표 43은 곰솔의 치수를 대상으로 피해선단지의 피해도 '중' 지역에서 지계별, 신초 종류별, 신초내 잎의 부착 위치별로 충영당 유충수를 조사하여 분산분석한 결과이다. 소나무 치수의 피해도 '중' 지역과 마찬가지로 지계별로만 유의성이 있고 치수간, 지계내 주초와 측초의 신초 종류별, 신초내 잎의 부착위치별로는 유의성이 없었다.

Table 43. ANOVA for the number of larvae in a gall of *Pinus thunbergii* in early October

Source of variation	d.f.	M.S.	F-value
Trees	9	116.93	1.19
Branch orders	2	98.51	6.85**
Trees × branch orders	18	14.37	0.77
Location of shoots within branch orders	30	18.63	1.23
Needle attached parts within shoots	118	15.18	1.25
Error	343	12.13	

곰솔 치수의 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별 충영당 평균 유충수는 표 44와 같이 뚜렷한 차이가 없었으나 지계별로는 소나무 치수와는 달리 제 2지계> 제 1지계> 제 3지계의 순이었으며 주초와 측초별로는 소나무 치수와 마찬가지로 주초의 충영당 평균 유충수가 측초에 비해 더 많은 경향을 보였다.

표 45는 소나무와 곰솔 치수의 신초내 잎의 부착위치별 충영당 평균 유충수의 차이를 나타낸 것이다. 소나무 치수는 신초내 선단부의 충영당 평균 유충수가 많은 편이었으나 곰솔의 경우 뚜렷한 차이가 없었다.

Table 44. The number of larvae in a gall by location of shoots within branch orders of *Pinus thunbergii* in early October

Branch orders	Number of larvae per gall* by location of shoots	
	Main	Lateral
1st	5.63±0.43	5.19±0.39
2nd	5.91±0.47	5.51±0.42
3rd	4.34±0.40	4.36±0.39

*Means are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

Table 45. The number of larvae in a gall attached in various parts of shoots between *Pinus densiflora* and *P. thunbergii* in early October

Needles attached in various parts of shoots	*P. densiflora*		*P. thunbergii*
	Moderate	Severe	Moderate
Basal	5.13±0.154a	5.72±0.184b	5.20±0.304a
Middle	4.94±0.158a	6.65±0.193a	5.19±0.286a
Frontal	5.25±0.156a	6.79±0.200a	5.14±0.305a

*Means within a column followed by the same letter are not significantly different at the 5% probability level (Tukey's studentized range test).

4. 고 찰

가. 솔잎혹파리 피해의 공간분포 양식

솔잎혹파리 피해가 확대되어 가는 피해선단지에 있어서 충영형성율의 소나무간 및 소나무내 분포의 특징은 수고별로는 충영형성율에 있어 큰 차이를 보이지 않으나 수관부위별로는 뚜렷한 차이를 보이는 점을 들 수 있다. 수고별 충영형성율 결과(표 4)는 임업시험장(1969)과 현(1980) 등의 보고와 대체로 일치하였으나 수관부위별 충

영형성율(표 5)에 있어서는 차이를 나타내고 있다. 임업시험장(1969)과 현(1980)은 수관부위별 충영형성율은 상부> 중부> 하부의 순이지만 그 차이가 뚜렷하지 않다고 보고하였지만, 본 연구결과(표 5)에서는 수관 부위별로 상부, 중부, 하부의 평균 충영형성율이 피해도 '중' 지역의 경우 각각 38.6%, 29.3%, 19.2%, 피해도 '심' 지역이 각각 77.3%, 61.7%, 53.7%로서 피해도에 관계없이 약 10%정도씩 차이가 있는 것으로 조사되었다. 이러한 차이는 임업시험장(1969)과 현(1980)은 피해 발생이 오래된 회복지에서 조사하였고 표 5의 결과는 선단지에서 조사하였기 때문에 솔잎혹파리 피해 발생 역사의 차이에 따른 것으로 판단이 된다. 치수에 있어서도 소나무와 곰솔, 모두 피해도에 관계없이 정아신초의 충영형성율이 가장 높고 수관 하부 쪽으로 갈수록 충영형성율이 낮아지는 것으로 나타났다(표 7, 10).

솔잎혹파리 피해율이 기주식물의 수관 부위에 따라 차이를 나타내고 정아 신초를 포함한 수관 상부에서 높게 나타나는 원인은 성충의 산란 행동도 고려할 수 있지만, 본 논문에서는 대체로 다음의 세가지 요인으로 판단을 할 수 있다.

첫째, 정아신초나 수관 상부의 잎들이 먹이로서 질적인 면에서 우수하기 때문으로 생각할 수 있다. 표 33과 표 36에서 보는 바와 같이, 소나무와 곰솔 모두 정아신초의 잎이 길이와 폭, 무게에 있어 가장 큰 것으로 조사되었고, 충영형성엽의 경우도 잎의 길이와 무게, 충영의 크기가 가장 큰 것으로 조사되었다(표 34, 37). 따라서 솔잎혹파리가 먹이 조건으로 상대적으로 유리한 기주 식물의 수관 상부를 선택하는 것은 당연한 것으로 해석할 수 있다. 기주식물의 수관부위에 따른 먹이의 질적인 차이가 해충의 발육에 미치는 예를 보면, Beckwith(1976)는 Douglas-fir tussock moth의 실내 사육시험에서 기주식물의 수관 부위중 정아와 하부에 위치한 신엽을 각각 먹이로 주었을 때, 정아 부위를 먹이로 한 개체들에서 번데기의 체중이 더 무겁고 포란수가 훨씬 많아지는 것을 보고한 바 있다.

둘째, 야외에서 소나무의 신엽생장은 솔잎혹파리가 우화되기 이전부터 시작되는 것으로 조사되었다. 신엽생장의 두드러진 특징은 그림 1과 표 19에서 보는 바와 같이 지계별, 주초와 측초의 신초 종류별로는 차이가 거의 없다는 점이다. 따라서 솔잎혹파리의 측면에서는 신엽의 생장 전기간을 통해 상대적으로 잎의 길이와 무게 등 조건이 양호한 수관 상부를 서식처로 선택하는 것이 유리할 것으로 생각되며, 이에 따라 수관 상부의 피해율이 높아지는 것으로도 판단이 된다(표 23, 29, 33). 한편,

신엽의 길이는 신초내 부착위치에 따라서는 큰 차이를 나타내고 있다. 솔잎혹파리의 우화최성기 때 신엽 길이의 분포를 보면, 표 19와 같이 선단부에 위치한 잎들은 대부분 솔잎혹파리의 최적 산란 대상엽으로 생각되는 솔잎 길이 1~3cm 범위(이 1956, 전 1984, 倉永 1994)내에 있으나 기부나 중간부의 잎들은 그 범위를 벗어나고 있다. 따라서 신초내 충영형성율은 기부나 중간부보다 선단부에서 높을 것으로 예상되나, 실제 충영형성율 조사 결과는 표 20과 같이 기부와 중간부, 선단부에 있어서 차이가 없는 것으로 나타났다. 이러한 원인으로는 phenology 측면에서는 선단부의 신엽이 유리하나 잎의 특성을 보면 생장 전기간을 통해 기부나 중간부의 잎이 선단부의 잎보다 유리하기 때문에 솔잎혹파리의 우화기간중 초기에 우화한 개체들은 주로 기부와 중간부에 집중적으로 산란을 했기 때문에 신엽의 부착위치별로 충영형성율에 차이가 없게 나타나는 것으로 판단이 된다(표 23, 29, 33).

셋째, Lyytikäinen과 Niemelä(1995)는 전년도의 피해율과 잎벌류의 산란선호성을 조사한 결과, *Diprion pini*는 피해목을 선호하고 솔노랑잎벌(*Neodiprion sertifer*)은 무피해목을 더 선호하여 종에 따라 차이가 있다고 보고하였다. 솔잎혹파리의 경우 피해도에 따른 산란 선호성이 있는지는 구명된 바 없으나 신초가 고사되고 임목이 고사될 정도로 피해를 주는 것으로 보아 피해도에 따른 산란 선호성은 없는 것으로 판단이 된다. 표 18에서 보는 바와 같이 충영형성율이 50%미만으로 상대적으로 낮은 잎은 우화최성기인 6월중순에 잎의 길이가 평균 3cm이상으로 솔잎혹파리가 산란하기에 적절한 길이인 1~3cm의 범위를 벗어나고 있으나, 전년도에 심한 피해를 받은 잎은 신엽 생장이 지연되어 솔잎혹파리가 산란하기에 적절한 잎의 길이를 유지하고 있다. 따라서 상대적으로 솔잎혹파리의 피해율이 높은 수관 상부는 중부나 하부에 비해 누적적인 피해로 인해 신초 생장과 신엽 생장이 지연되고 이러한 영향이 결과적으로 정상적인 잎에 비해 솔잎혹파리가 산란하기에 적절한 길이의 잎이 되기 때문에 피해가 높아지는 순환을 반복하는 것으로 판단할 수 있다.

나. 솔잎혹파리와 소나무의 Phenology

솔잎혹파리의 유력한 방제수단인 침투성살충제인 포스팜액제의 나무주사 및 솔잎혹파리먹좀벌, 혹파리살이먹좀벌 등의 천적기생봉 이식의 방제효과는 솔잎혹파리의 발생시기와 밀접한 관계가 있어 이들 방제방법의 최적기는 침투성살충제의 나무주사

의 경우, 솔잎혹파리의 우화최성일 전 5일과 후 10일 동안, 천적기생봉의 이식은 우화최성일을 전후한 3일정도의 기간으로 인식되고 있다. 따라서 솔잎혹파리 성충의 발생시기 예측은 본 해충의 방제에 있어 매우 중요하며 효율적인 예측방법의 개발이 절실하게 필요한 실정이다.

솔잎혹파리의 발육에 있어서는 대부분의 다른 곤충들과 마찬가지로 온도가 결정적인 영향을 하는 것으로 판단이 되나 온도와 발육과의 관계를 구명하는 데는 많은 어려움이 있다. 본 해충은 수상의 충영내에서 발육을 완료한 후, 9월하순부터 이듬해 2월상순 사이에 충영에서 탈출하여 지면으로 낙하한 후, 주로 1~2cm 깊이의 토양내에서 월동을 하고 5월중순부터 7월상순사이에 성충으로 우화되기 전까지 토중에서 서식을 한다. 온도가 솔잎혹파리의 발육에 미치는 영향을 조사하기 위한 온도발육시험은 이러한 토중유충을 대상으로 해야 하기 때문에 첫째, 실내에서 토양내 조건과 같은 서식환경으로 조절하기가 사실상 불가능하고, 둘째, 충체가 작고 토양내에서 쉽게 선별이 안되기 때문에 수선(水選)을 하거나 샤레 등에 토양을 조금씩 담아서 정밀 조사하여 선별해야 하므로 시간이 많이 걸리고 선별한 유충의 활력이 저하되거나 충체의 표면에 상처를 주기 쉬우며, 셋째, 실내 온도발육시험에서는 본 충의 서식지 조건과 비슷하게 온도뿐만 아니라 습도와 일장 등의 조절이 어려운 점을 들 수 있다. 따라서 실내에서의 온도발육시험은 그 자체가 매우 어렵고 어느 정도 시험에 성공한다고 하더라도 공시충이 성충으로 정상적으로 생존하여 우화되는 비율이 극히 낮아 정상적인 온도 발육관계를 구명하기가 매우 어렵다. 이러한 어려운 여건 속에서도 이와 우(1987)는 비록 선형모델이지만 온도발육모델을 개발한 바가 있다.

현재까지는 솔잎혹파리의 우화최성기 예측을 위해 피해임지에 우화상을 설치한 후, 약 2개월 가까이 1~2일 간격으로 일별 우화수를 조사하고 있다. 이렇게 막대한 인력과 노력이 소요되는 우화조사도 실제 적용에 있어서는 우화기간동안에는 우화최성기의 파악이 어렵고 우화가 종료된 시점에서 전체 우화수로서 우화최성일과 같은 특정 시점의 우화율이 산출된다는 문제점이 있다.

따라서 이러한 점들을 개선하고 우화조사에 소요되는 인력과 노력을 절감하면서도 솔잎혹파리 우화시기를 예측할 수 있는 유효적산온도(표 15)의 활용을 고려해 볼 수 있다. 표 15의 결과는 이와 우(1987)의 온도발육모델을 토대로 하여 그 지역의 기상 관측자료를 이용하였기 때문에, 실제 소나무임지에서의 미기상 조건과 기상관측

소의 관측치와는 차이가 많을 것으로 예상되어 정확도가 떨어질 가능성도 많으나, 임지의 표고나 방위 등을 판단하여 적절하게 보정을 한다면 충분히 활용될 수 있을 것으로 판단이 되며 무엇보다도 우화조사를 하지 않고도 기상 관측자료만으로 솔잎혹파리 성충의 우화시기 예측이 가능하다는 커다란 장점이 있다.

일반적으로 솔잎혹파리와 같이 침엽수의 잎을 가해하는 해충이 기주식물에 미치는 영향으로 우선적으로 기주식물의 광합성 능력을 저해하여 신초나 신엽의 생장을 저해하는 것을 들 수 있다(Piene과 Percy 1984).

솔잎혹파리의 피해를 심하게 받은 소나무나 곰솔에 있어서도 전년도의 피해도에 따른 신초생장(표 17)과 신엽생장(표 18)의 저해가 명확한 것으로 나타났다. 특히, 신엽생장의 경우 피해를 심하게 받았을 때는 잎의 길이만 짧아지는 것이 아니라 잎의 생장이 상대적으로 지연되는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 앞에서 언급한 바와 같이 솔잎혹파리가 산란을 하기에 적절한 잎의 길이로 유지되는 기간이 그만큼 길어졌다는 것으로 해석할 수도 있다. 따라서 소나무가 극심한 피해를 계속 받아서 고사까지 되는 근본적인 원인은 솔잎혹파리의 누적적인 피해를 인해 소나무와 솔잎혹파리간에 phenological interaction의 측면이 상호 일치하기 때문으로 판단이 된다.

다. 솔잎혹파리 피해와 소나무의 상호관계

솔잎혹파리는 일생중 소나무나 곰솔의 잎 하나를 먹이로 하여 평균 5~6마리의 유충이 영양분을 흡수하면서 발육을 한다. 따라서 잎의 조건은 생육에 있어 매우 중요한 요인으로 생각이 된다. 솔잎혹파리가 충영을 형성하기 전으로 산란시기에 해당되는 6월중순에 있어서 소나무(표 23)와 해송 잎의 특성(표 25)을 비교해 보면, 잎의 길이나 폭, 무게 등에서 솔잎혹파리의 생존에 더욱 유리한 형태를 지니고 있는 것으로 생각이 된다. 그렇지만 곰솔의 경우, 야외에서 극심한 피해를 받아 고사되는 현상이 거의 없는 점으로 미루어 볼 때, 잎의 형태적 특성 외에 양료 조성이나 생리활성물질의 차이 등 잎의 화학적 성질에서 소나무와는 다른 특성이 있을 것으로 추정이 된다.

인용문헌

Beckwith, R. C. 1976. Influence of host foliage on the Douglas-fir tussock moth.

Environ. Entomol. 5: 73-77.

Beckwith, R. C., and W. P. Kemp. 1984. Shoot growth models for Douglas-fir and grand fir. For. Sci. 30: 743-746.

Cameron, D. G., McDougall, G. A., and C. W. Bennett. 1968. Relation of spruce budworm development and balsam fir shoot growth to heat units. J. Econ. Entomol. 61: 857-858.

Hein, G. L., Tollefson, J. J., and P. N. Hinz. 1985. Design and cost considerations in the sampling of northern and western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) eggs. J. Econ. Entomol. 78: 1495-1499.

Hong, S. H., Jhun, G. S., Sohn, S. I., Kim, K. S., and H. S. Park. 1985. Research on breeding pines resistant to the pine gall midge in Korea. *in* Ko, J. H., and Y. J. La (eds.). Proceedings of the Joint Conference of IUFRO Working Parties on Forest Gall Midges and Rusts of Pines, September 16-21, 1985, Seoul, Korea. pp. 87-99.

Lyytikäinen, P., and P. Niemelä. 1995. Oviposition preference of Diprionid sawflies on scots pine in relation to fertilization and defoliation history. *in* pp. 428-432. Hain, F. P., Salom, S. M., Ravlin, W. F., Payne, T. L., Raffa, K. F. (eds.). Behavior, Population Dynamics and Control of Forest Insects. Ohio State Univ.

Piene, H., and K. Percy. 1984. Changes in needle morphology, anatomy, and mineral content during the recovery of protected balsam fir trees initially defoliated by the spruce budworm. Can. J. For. Res. 14: 238-245.

SAS Institute Inc. 1987. SAS/STAT™ Guide for Personal Computer, version 6. SAS Institute, Cary, N.C.

Sheehan, K. A., Kemp, W. P., Colbert, J. J., and N. L. Crookston. 1989. The western spruce budworm model: structure and content. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. PNW-241. 70p.

Shepherd, R. F. 1961. A comparison of the developmental rates of one- and two-year cycle spruce budworm. Can. Entomol. 93: 764-771.

Skuhravý, V. 1994. On the differences between *Thecodiplosis brachyntera*

Schwäg. and *Thecodiplosis japonensis brachyntera* Uch. et In. (Diptera, Cecidomyiidae) on the genus *Pinus*. Anz. Schädlinske. 67: 156-160.

Snedecor, G. W., and W. G. Cochran. 1967. Statistical Methods (6th ed.). Iowa State Univ. Press.

Southwood, T. R. E. 1978. Ecological Methods, 2nd ed. Chapman and Hall, London. 391pp.

Steffey, K. L., Tollefson, J. J., and P. N. Hinz. 1982. Sampling plan for population estimation of northern and western corn rootworm adults in Iowa cornfields. Environ. Entomol. 11: 287-291.

Thomson, A. J., and S. M. Moncrieff. 1982. Prediction of bud burst in Douglas-fir by degree-day accumulation. Can. J. For. Res. 12: 448-452.

Wagg, J. W. B. 1958. Environmental factors affecting spruce budworm growth. Oregon State Board of Forestry, Res. Bull. 11. 27p.

Wickman, B. E. 1976a. Douglas-fir tussock moth egg hatch and larval development in relation to phenology of grand fir and Douglas-fir in northeastern Oregon. USDA For. Serv., Res. Pap. PNW-206. 13p.

Wickman, B. E. 1976b. Phenology of white fir and Douglas-fir tussock moth egg hatch and larval development in California. Environ. Entomol. 5: 316-322.

Wickman, B. E. 1977. Douglas-fir tussock moth egg hatch and larval development in relation to phenology of white fir in southern Oregon. USDA For. Serv., Res. Note PNW-295. 9p.

Wickman, B. E. 1981. Degree-day accumulation related to the phenology of Douglas-fir tussock moth and white fir during five seasons of monitoring in southern Oregon. USDA For. Serv., Res. Note PNW-392. 10p.

高木五六. 1929. 恐るべき赤松の新害蟲發生す. 朝鮮山林會報, 53: 43-44.

金昌煥. 1955. 솔잎혹파리(松五倍子蠅) *Thecodiplosis pinicola* Takagi (sp. nov.)에 關한 硏究. 고려대문리논집. 1: 231-243.

朴基南, 玄在善. 1983a. 솔잎혹파리가 소나무生長에 미치는 影響에 관한 硏究 (Ⅰ) 충영형성율의 變動. 韓國林學會誌, 61: 20-26.

朴基南, 玄在善. 1983b. 솔잎혹파리가 소나무生長에 미치는 影響에 관한 硏究 (Ⅱ) 소나무의 被害. 韓國林學會誌, 62: 87-95.

朴基南, 玄在善. 1984. 솔잎혹파리가 소나무生長에 미치는 影響에 관한 硏究 (Ⅲ) 直徑生長 沮害. 韓國林學會誌, 65: 48-53.

小田久五, 岩崎 厚. 1953. マツバノタマバエ(マツノゴバイシバエ)に關する硏究 (第1報) 熊本地方における生活史. 日本林業試驗場硏究報告, 59: 67-79.

李德象. 1956. 소나무의 害蟲 솔잎혹파리(松五倍子蠅)에 對하여. 임업시험장연구보고, 5: 1-38.

이돈구. 1970. 소나무(*Pinus densiflora*)와 리기다소나무(*Pinus rigida*)에 대한 솔잎혹파리 가해현상의 생리학적 비교연구. 임목육종연구소연구보고, 8: 33-47.

이범영, 우건석. 1987. 솔잎혹파리 발생지역에 따른 온도별 발육기간의 차이. 한국곤충학회지, 17: 185-190.

李範英, 鄭榮鎭, 邊炳浩, 崔炳會. 1991. 環境因子에 의한 솔잎혹파리 被害危險度 豫測. 林業硏究院硏究報告, 42: 127-134.

李範英. 1987. 솔잎혹파리 分布擴大地域에서의 個體群動態에 關한 硏究. 慶熙大學校 大學院 博士學位論文. 110pp.

李範英. 1992. 솔잎혹파리의 生態特性과 管理戰略. '92 강원대학교 임과대학 국제학술심포지움, pp. 118-134.

이창근, 박기남, 송유한, 정영진. 1995. 솔잎혹파리에 의한 산림 피해 및 해석. pp. 3~40. 솔잎혹파리의 생물적방제 국가대책수립을 위한 조사연구. 과학기술처.

林業試驗場. 1969. 광능시험림의 솔잎혹파리 구제에 관한 보고. 임업시험장 연구자료 제7호. 95pp.

林業試驗場. 1985. 솔잎혹파리硏究白書. 임업시험장. 278pp.

林業硏究院. 1994. 山林病害蟲發生豫察調査年報. 林業硏究院. 116pp.

林業硏究院. 1995. 솔잎혹파리논문집 (Ⅰ,Ⅱ,Ⅲ). 林業硏究院 硏究資料 103-105號.

全文章. 1984. マツバノタマバエとその寄生蜂マツタマヤドリハラビロコバチ及びマツタマヤドリクロゴバチの生態學的硏究. 九州大學校 博士學位論文. 180pp.

鄭榮鎭, 玄在善. 1986. 솔잎혹파리의 越冬後 密度變動에 미치는 主要因子에 關한 硏究. 한국식물보호학회지, 25: 1-9.

倉永善太郎, 全文章, 竹谷昭彦. 1981. マツバノタマバエの生態に關する研究(Ⅷ) マツバノタマバエとその寄生蜂2種の發育速度. 日本林學會九州支部研究論文集, 34: 227-228.

倉永善太郎. 1994. マツバノタマバエ. pp. 464-468. 小林富士雄, 竹谷昭彦 (編著), 森林昆蟲. 養賢堂. 東京.

玄在善. 1980. 솔잎혹파리의 樹上分布樣式에 關한 硏究. 서울大農學硏究, 5(1): 25-41.

제 3 절 피해회복지역에서 충영형성율 변동

1. 서 론

생물학적 측면에서 침입은 '특정종이 새로운 지역으로 분포영역을 확대하는 것'을 의미하며 침입종 중에는 심한 피해를 나타내지 않는 종도 드물게 있으나 대부분 침입 초기에는 기주식물과 草食者(herbivore)간의 진화를 통한 균형이 미비하여 극심한 피해를 나타낸다(Liebhold *et al.*, 1994).

솔잎혹파리는 소나무류에 극심한 피해를 주는 전형적인 침입종으로서 새로운 지역으로 확산되었을 때 불과 6-7년의 짧은 기간동안에 그 밀도가 폭발적으로 증가하여 생태적, 경제적, 사회적으로 극심한 피해를 나타내며 그 이후에는 안정상태를 유지하는 것으로 알려지고 있다(박기남과 현재선, 1983; 이범영, 1987, 1992; 이창근 등, 1995). 그러나 우리나라에서 솔잎혹파리의 피해가 1929년 서울과 전남 무안에서 최초로 확인된 후(高木, 1929), 전국으로 확산되어 토착해충화 하는 과정에서(이범영 등, 1997), 금후 침입해충으로서 지니고 있는 속성과는 다른 양상을 보일 것으로 예견된다. 현재까지 솔잎혹파리가 침입초기의 급격한 밀도변동과정을 겪은 후의 세대간 밀도변동에 대해서는 보고된 바가 없으나, 유럽에 분포하는 종으로 솔잎혹파리와 같은 속에 속하는 *Thecodiplosis brachyntera*가 10-12년의 주기로 피해가 나타난다는 것을 고려해 볼 때(Skuhravý, 1994), 피해의 재발 가능성은 내재하고 있다고 볼 수 있다.

따라서 본 연구에서는 솔잎혹파리 대발생 후의 충영형성율 변동과정을 유형화하여 지역별 발생 특성을 분석하고, 아울러 충영형성율 변동의 주기성을 구명함으로서 금후 발생량을 예측하여 종합적인 방제전략 수립을 위한 기본자료로 활용될 수 있도록 하였다.

2. 재료 및 방법

산림청 임업연구원과 경기, 강원, 충북, 충남, 전북, 전남, 경북, 경남 등 8개도 산림환경연구소(구 임업시험장)에서는 소나무류에 극심한 피해를 주고 있는 솔잎혹파리를 방제하기 위해 1980년부터 솔잎혹파리의 천적기생봉인 솔잎혹파리먹좀벌, 혹파리살이먹좀벌 등을 실내에서 사육하여 천적 기생율이 낮은 지역에 방사하는 이식사

업을 솔잎혹파리 방제수단으로 이용하고 있으며, 이 과정에서 솔잎혹파리가 분포하는 시군을 대상으로 충영형성율을 조사해 오고 있다. 충영형성율은 매년 10월에 각 시군별로 소나무 임지중 임의로 1~8개소에서 각 1ha를 고정조사구로 선정한 후, 조사구내에서 임의의 5본을 대상으로 4방위에서 각 2신초씩을 표본 채취하여 충영이 형성된 잎과 총 잎수의 백분율을 산출하여 조사하고 있다.

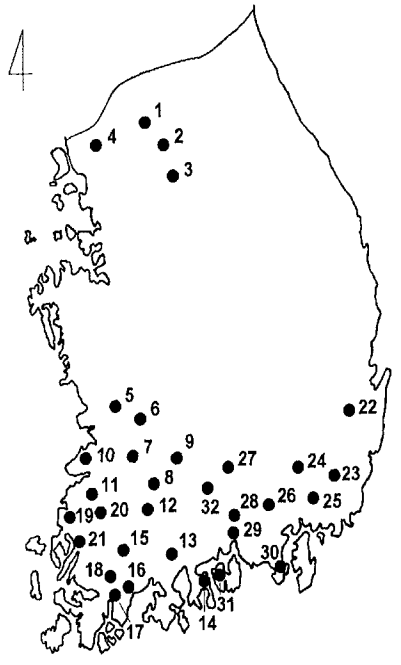


Fig. 1. Map of study sites. 1 Pochon, 2 Kapyong, 3 Yangpyong, 4 Paju, 5 Iksan, 6 Wanju, 7 Imshil, 8 Namwon, 9 Changsu, 10 Puan, 11 Kochang, 12 Koksung, 13 Sunchon, 14 Yochon, 15 Hwasun, 16 Changhung, 17 Kangjin, 18 Yongam, 19 Yonggwang, 20 Changsong, 21 Hampyong, 22 Kyongju, 23 Yangsan, 24 Miryang, 25 Kimhae, 26 Haman, 27 Hapchon, 28 Chinju, 29 Sachon, 30 Tongyong, 31 Namhae, 32 Sanchong

본 연구에 이용된 자료는 솔잎혹파리의 충영형성율 조사가 이루어진 73개 시군, 217개 고정조사구의 자료중 피해 발생 역사가 15년 이상 되는 지역중 동일 장소에서 연속적으로 조사가 이루어진 32개 시군 92개소의 충영형성율 자료만을 선별하여 시

군 단위로 평균치를 이용하였다(그림 1).

솔잎혹파리 충영형성율 변동 자료의 유형을 파악하기 위해 *STATISTICA*(StatSoft, 1997)를 이용하여 중요요인분석(principal components analysis; PCA)을 실시하였고, 유형의 일반화를 위해 K-means cluster 분석을 실시하였다. 충영형성율 변동의 주기성은 각 지역별로 충영형성율의 처음 정점(또는 골짜기)에서 다음 정점(또는 골짜기)까지 걸리는 기간을 계산하여 분석하였다.

3. 결과 및 고찰

지역별 충영형성율 변동

각 시군별 솔잎혹파리 충영형성율 변동 경향은 그림 2와 같다. 조사시군 32개소 중 포천(1), 가평(2), 양평(3), 파주(4) 등 경기지역은 충영형성율이 피해도 "심"에 속하는 50%이상까지 증가하면서 변동하여 대발생의 경향을 나타내었으며, 익산(5), 완주(6), 임실(7), 남원(8), 장수(9), 부안(10) 등 전북 지역은 충영형성율이 50%미만에서 증가와 감소를 반복하면서 전반적으로 서서히 증가하는 경향을 보였다. 전남(12-21)과 경남(23-32) 지역의 경우 대부분 충영형성율이 피해도 "경"에 속하는 20% 미만의 낮은 상태에서 서서히 증가와 감소를 반복하는 경향을 보였고 일부 시군의 경우 충영형성율이 20%이상으로 증가된 후 감소하는 경우도 있었다.

충영형성율 변동 유형화

그림 2의 충영형성율 변동 경향을 유형화하기 위해 *STATISTICA*(StatSoft, 1997)를 이용하여 중요요인분석을 실시한 결과는 그림 3과 같았다(요인 1; 아이겐값 10.4, 전체 분산의 35%, 요인 2; 아이겐값 6.33, 전체 분산의 19.2%). 유형은 일반화를 위해 사용된 K-means cluster 분석의 결과와 비교하여 각 시군의 충영형성율 변동을 지역별로 4가지 유형으로 나눌 수 있었다. 유형 Ⅰ은 전북의 고창(5), 완주(6), 익산(7), 임실(9), 장수(10) 등이 포함될 수 있었으며, 유형 Ⅱ에는 전북 부안(10)과 경북 경주(22), 경남 양산(23), 밀양(24), 김해(25) 등이 속하였다. 유형 Ⅲ은 전북 남원(8)과 전남 곡성(12), 순천(13), 여천(14), 화순(15), 장흥(16), 강진(17), 영암(18), 영광(19), 장성(20), 함평(21), 경남 함안(26), 합천(27), 진주(28), 사천(29), 통영(30), 남해

(31), 산청(32) 등 많은 지역이 포함되었으며, 유형 VI는 경기의 포천(1), 가평(2), 양평(3), 파주(4) 등이 속하였다. 이들 충영형성율 변동 유형은 지역간에는 차이가 있었으나 동일 지역내 인접 시군간에 서로 유사한 양상을 나타내었다.

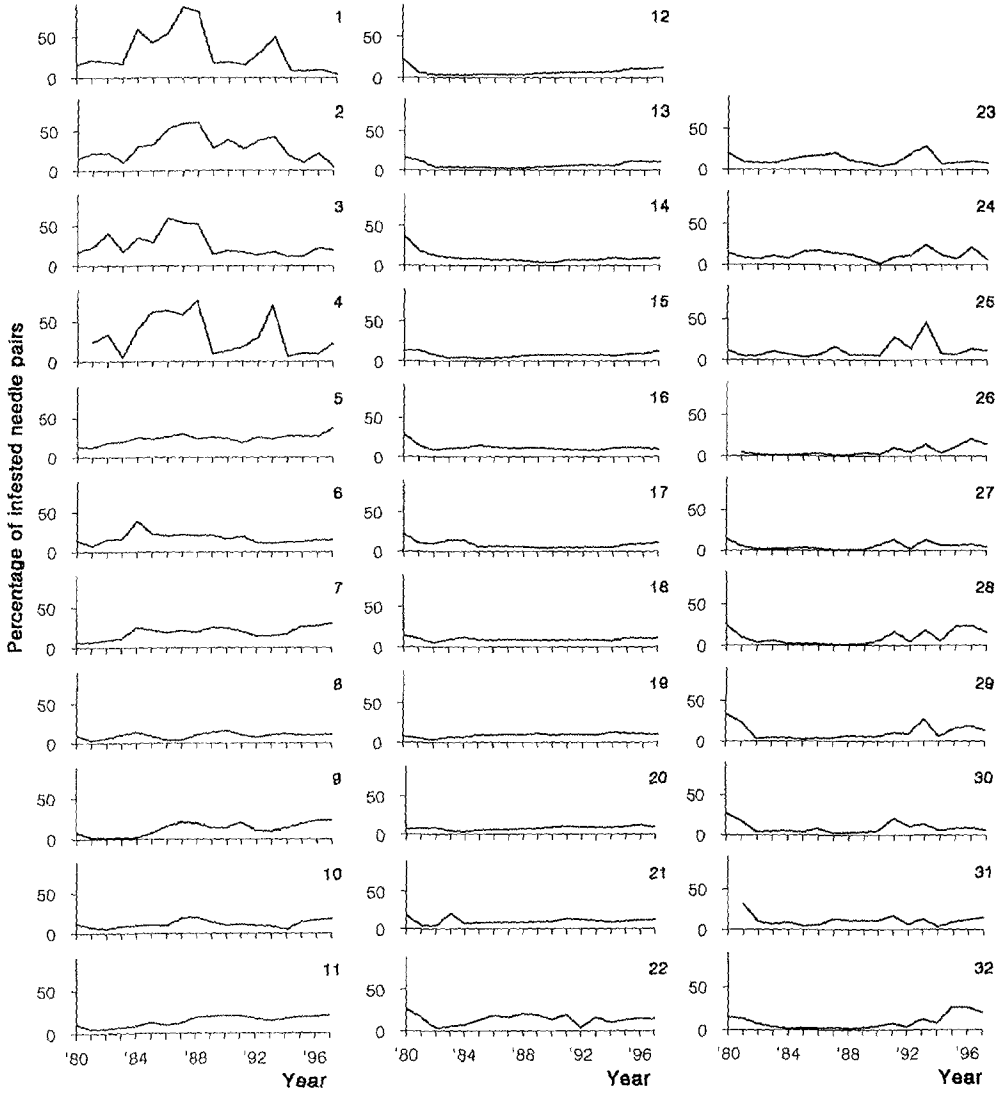


Fig. 2. Changes in percentages of pine needle pairs infested by pine needle gall midge at different study sites. The symbols representing study sites are explained in Fig. 1.

충영형성율 변동 유형의 일반화

중요요인분석에 의해 얻어진 4가지 충영형성율 변동의 기본유형을 찾기 위하여 *STATISTICA*(StatSoft, 1997)를 이용하여 K-means cluster 분석을 실시한 결과, 그림 4와 같다. 유형 Ⅰ은 충영형성율이 초기에는 10% 내외의 낮은 값을 보이지만 서서히 증가한 후 다시 증감을 하는 양상을 보였으며(그림 4, 유형 I), 유형 Ⅱ는 충영형성율이 20%이내에서 증가후 감소하는 주기적 변동을 보여주고 있는 것으로 나타났다(그림 4, 유형 II). 유형 Ⅲ은 충영형성율이 약 10%내외의 낮은 상태로 안정을 유지하면서 시간에 따라 매우 서서히 감소후 증가하는 양상을 보였으며(그림 4, 유형 III), 유형 Ⅳ는 충영형성율이 초기에 20-30%의 비교적 낮았지만 3-4년에 걸쳐 급격히 증가하여 50% 이상으로 높아진 후 짧은 기간내에 급격히 감소하고 다시 증가하는 변이를 보이면서 안정화되어 가는 양상을 나타내었다(그림 4, 유형 IV).

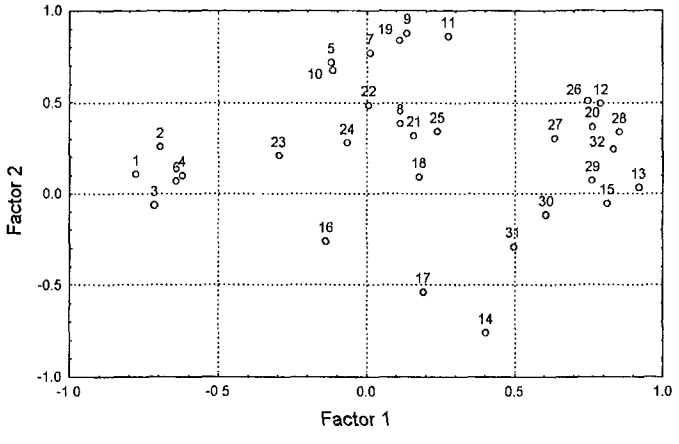


Fig. 3. Principal components analysis (PCA) of regions for percentages of pine needle pairs infested by pine needle gall midge. The symbols representing study sites are explained in Fig. 1.

충영형성율 변동의 주기성

충영형성율 변동에 대해 하나의 정점에서 다음 정점까지의 걸리는 시간을 계산함으로서 주기를 조사하였으며, 조사시군 32개소 전체의 주기 분포는 그림 5와 같다.

주기성은 지역에 따라 변이를 보이며, 그 범위는 짧게는 5-6년에서 길게는 16년 이상되는 주기를 보이는 경우도 있는 것으로 사료된다. 전체 조사지역의 50%에 해당하는 16개소의 충영형성율 변동이 10-12년의 주기를 가지는 것으로 나타났고, 7-9년의 주기를 가지는 것은 전체 조사지역의 약 22%에 해당하는 7개소였으며, 7년 미만의 주기는 3개소였다. 또한 13년 이상 되는 경우는 전체의 약 20%에 해당하는 6개소가 있었으며 이들 대부분은 장기간에 걸쳐서 서서히 변화하는 것이었다. 그러나 약 10년 이상의 주기를 가지는 경우에는 주기내에 보다 짧은 4-5년의 주기를 내포하고 있는 것이 많았으며 각 유형간에 주기의 뚜렷한 차이는 인정하기 어려웠다.

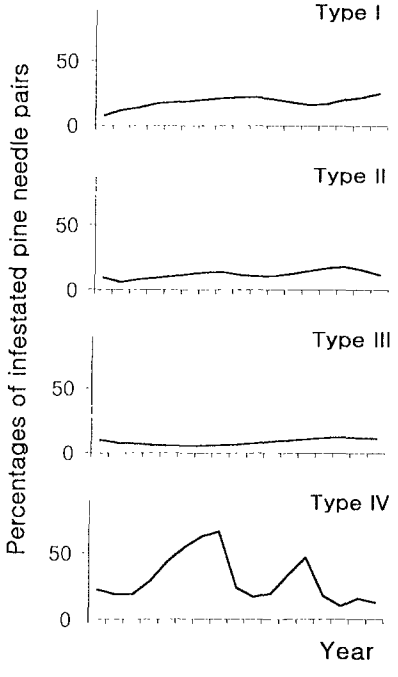


Fig. 4. Typical patterns of changes in percentages of pine needle pairs infested by pine needle gall midge.

솔잎혹파리가 새로운 지역으로 확산될 때 세대간 충영형성율의 변동은 지역에 따라 시간(연도)적, 공간적으로 다소 차이를 보이나 대체로 침입후 3-4년차에 급격히 증가하여 6-7년차에 정점을 이루고 그 직후에는 급격히 감소하며, 이와 같은 밀도변

동과정은 약 12년에 걸쳐 일어나고 그 이후에는 안정화되는 것으로 알려지고 있다(박기남과 현재선, 1983; 이범영. 1987, 1992). 그러나 그 이후의 시기, 즉 피해회복지에서의 솔잎혹파리 충영형성율 변동에 대해서는 아직 보고가 없다.

본 연구에서 솔잎혹파리의 피해발생이 15년이상된 지역을 대상으로 충영형성율의 변동을 유형화한 결과, 전남과 경남 지역은 충영형성율이 20%미만에서 안정화되어 있으면서 변이를 보이는 것으로 나타난 반면, 경기 지역의 경우 피해도 "심"에 해당되는 50%이상의 충영형성율을 나타내어 지역간 큰 차이를 보였다. 충영형성율 변동의 지역적인 차이는 솔잎혹파리가 비교적 최근에 확산된 강원, 충북, 충남, 경북 등의 자료가 포함되어 있지 않아 명확한 결론을 내리기는 어려우나 지리적 특성이 있는 것으로 판단된다.

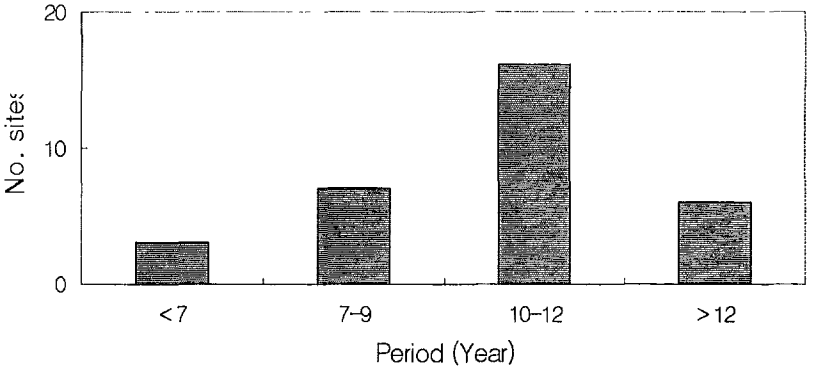


Fig. 5. Periodic variations of changes in percentages of pine needle pairs infested by pine needle gall midge.

솔잎혹파리 피해만성지역에서 개체군의 크기를 나타내 주는 충영형성율의 변동주기는 약 10-12년(전체 조사자료의 50%)으로 나타나 유럽에 분포하는 솔잎혹파리의 유사종인 *T. brachyntera*의 주기와 일치하였으며(Skuhravý 1994), 많은 산림 해충의 주기가 8-11년인 것(Varley *et al.*, 1973; Myers, 1988, 1998)과도 유사한 결과

를 나타내었다. 그러나 앞으로 보다 명확한 주기성 분석이 필요하며 이를 위해서는 스펙트럼 분석 등을 비롯한 보다 정량화된 분석과 보다 장기간에 걸친 조사자료가 요구된다.

피해만성지역에서의 충영형성율 변동은 선단지에서보다는 낮은 수준에서 서서히 변동되고 유지되는 독특한 양상을 보였다. 이렇게 만성지역에서의 충영형성율이 선단지에서보다 상대적으로 낮게 유지되고 있는 원인으로는 선단지의 경우, 솔잎혹파리가 외래 침입종으로 작용을 하기 때문에 본 종에 대한 천적이나 경쟁자가 부족하고, 기주식물의 방어기작 등이 없기 때문에 본 종의 개체수가 급격히 증가하여 대발생을 하는 것으로 보이나, 만성지역의 경우 침입 후 시간이 경과됨에 따라 생태계의 안정화 전략에 따라 이들을 조절할 수 있는 기작들이 작용하기 때문으로 판단된다.

만성지역에서 솔잎혹파리의 밀도억제에 관여하는 주요요인에 대해서는 금후 개체군동태 연구 등을 통해 구명되어져야 할 것으로 판단되며, 본 종의 밀도 조절에 관여하는 요인들의 영향이 약화되거나 없어질 경우, 본 종의 밀도는 급격히 증가하여 재차 대발생 할 가능성이 항상 내재하고 있는 것으로 판단된다. 따라서 솔잎혹파리의 효과적인 방제를 위해서는 지속적인 조사와 관심이 요구된다하겠다.

인용문헌

高木五六. 1929. 恐るべき赤松の新害蟲發生す. 朝鮮山林會報, 53: 43-44.

박기남, 현재선. 1983. 솔잎혹파리가 소나무생장에 미치는 영향에 관한 연구. (Ⅰ) 충영형성율의 변동. 한국임학회지 61: 20-26.

이범영. 1987. 솔잎혹파리 분포확대지역에서의 개체군동태에 관한 연구. 경희대학교 대학원 박사학위논문. 서울, 110pp.

이범영. 1992. 솔잎혹파리의 생태특성과 관리전략. '92 강원대학교 임과대학 국제학술심포지움, pp. 118-134.

이범영, 정영진, 박기남, 변병호, 배운익. 1997. 우리나라에서의 솔잎혹파리 피해 발생과 확산의 역사. 산림과학논문집, 56: 13-20.

이창근, 박기남, 송유한, 정영진. 1995. 솔잎혹파리에 의한 산림 피해 및 해석. pp. 3~40. 솔잎혹파리의 생물적방제 국가대책수립을 위한 조사연구. 과학기술처.

Liebhold, A.M., W.L. MacDonald, D. Bergdah, and V.C. Mastro. 1994. Invasion by

exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. Forest Science Monograph 30. 49pp.

Myers, J.H. 1988. Can a general hypothesis explain population cycles of forest Lepidoptera? Advances in Ecological Research, 18: 179-242.

Myers, J.H. 1998. Synchrony in outbreaks of forest Lepidoptera: a possible example of the Moran effect. Ecology, 79: 1111-1117.

Skuhravý, V. 1994. On the differences between *Thecodiplosis brachyntera* Schwäg. and *Thecodiplosis japonensis* Uch. et In. (Diptera, Cecidomyiidae) on the genus *Pinus*. Anz. Schädlinske. 67: 156-160.

StatSoft, Inc. 1997. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Inc., Tulsa, OK.

Varley, C.G., G.R. Gradwell, and M.P. Hassell. 1973. Insect Population Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 212pp.

제 4 절 피해회복지역에서의 충영형성율 변동과 기생율

1. 서 론

우리나라에서 현재까지 알려진 솔잎혹파리의 기생봉은 4종으로 솔잎혹파리먹좀벌, 혹파리살이먹좀벌, 혹파리등뿔먹좀벌 및 혹파리반뿔먹좀벌이 있다(고제호, 1965; 임업시험장, 1985). 산림청 임업연구원과 경기, 강원, 충북, 충남, 전북, 전남, 경북, 경남 등 8개도 산림환경연구소, 그리고 제주도에서는 1979년부터 이들 기생봉의 기생율이 높은 지역에서 秋期에 다량의 충영을 채집하여 실내에서 온도와 습도를 조절하여 사육한 후, 기생율이 낮은 지역에 ha당 20,000마리씩을 방사하는 이식사업을 솔잎혹파리의 방제수단으로 이용하고 있으며, 1998년 현재 68천여ha의 이식실적을 기록하고 있다. 그동안의 이식결과에 의하면 기생율이 15%이상 되면 솔잎혹파리의 충영형성율(밀도)이 안정상태를 나타내는 것으로 알려지고 있으나(임업시험장, 1985), 솔잎혹파리의 밀도변동에 미치는 기생봉의 역할은 보고된 바가 없다.

우리나라에서 솔잎혹파리는 침입종으로서 새로운 지역으로 확산되었을 때 불과 6-7년의 짧은 기간동안에 대발생 현상을 보이면서 신초와 임목 고사, 식생 및 산림생태계 변화 등의 극심한 피해를 나타낸다(박기남과 현재선, 1983; 이범영, 1987, 1992). 그러나, 이러한 현상을 보인 후의 충영형성율은 침입초기보다는 낮은 수준에서 서서히 변동되고 유지되는 독특한 양상을 보이며 약 10-12년 주기로 피해율이 높아지는 것으로 알려지고 있다(정영진 등, 1998). 따라서 솔잎혹파리의 기생봉은 확산선단지보다는 피해발생이 비교적 오래된 만성지역에서 솔잎혹파리의 밀도 조절에 관여하는 것으로 추론할 수 있다. 이에 본 연구에서는 솔잎혹파리 침입초기의 대발생 동태를 이미 겪은 지역을 대상으로 충영형성율 변동에 관여하는 기생봉의 역할을 분석하기 위해 수행되었다.

2. 재료 및 방법

임업연구원과 경기, 강원, 충북, 충남, 전북, 전남, 경북, 경남 등 8개도 산림환경연구소에서 솔잎혹파리 기생봉 이식사업의 일환으로 1980년부터 1997년까지 18년동안 전국 73개시군, 217개 조사구를 대상으로 조사한 솔잎혹파리의 충영형성율과 기생봉의 기생율 자료중, 연속적인 조사가 이루어졌고 피해발생역사가 15년이상된 24

개 시군, 72개 조사구의 자료만을 선별, 이용하였다(그림 1).

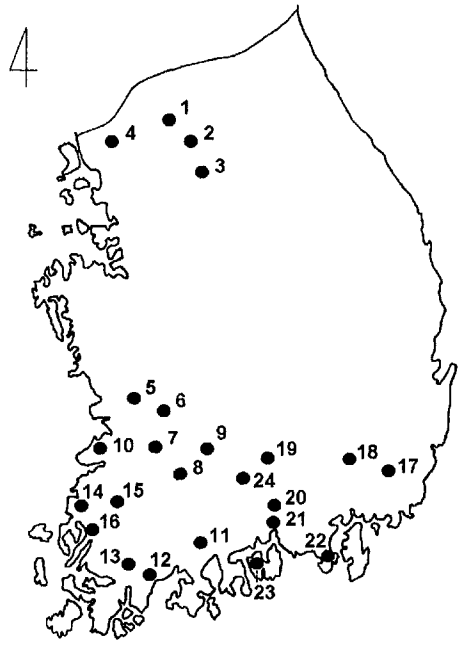


Fig. 1. Map of study sites. 1 Pochon, 2 Kapyong, 3 Yangpyong, 4 Paju, 5 Iksan, 6 Wanju, 7 Imshil, 8 Namwon, 9 Changsu, 10 Puan, 11 Sunchon, 12 Changhung, 13 Yongam, 14 Yonggwang, 15 Changsong, 16 Hampyong, 17 Yangsan, 18 Miryang, 19 Hapchon, 20 Chinju, 21 Sachon, 22 Tongyong, 23 Namhae, 24 Sanchong

솔잎혹파리 충영형성율의 조사방법은 정영진 등(1998)이 상술한 바 있으며 기생봉의 기생율은 각 조사구별로 충영형성율조사시 채취한 충영에서 솔잎혹파리 유충을 분리한 후, 3,000마리씩을 현미경으로 검경하여 기생봉을 종류별로 구분하지 않고 총 검경 유충수에 대한 기생유충수의 백분율로 산출하고 있다.

자료분석에서 기주인 솔잎혹파리의 밀도는 상대밀도인 충영형성율을 이용하였으며 기생봉의 밀도는 충영형성율과 기생율을 곱한 상대지수(Index of parasitoid densities)를 이용하였다. 충영형성율 변동과 기생봉 밀도 변동의 시간 지연 관계는

다음의 교차상관관계(Press *et al.*, 1986)로 분석하였으며(SPSS, 1997), 회귀식을 이용하여 솔잎혹파리 밀도와 기생봉의 밀도 및 기생율과의 관계를 분석하였다.

$$\Phi_{t,y(t)} = \int_{\infty}^{-\infty} x(\tau + t)y(\tau)d\tau$$

여기서 $\Phi_{t,y(t)}$: 교차상관관계 함수, $x(\tau+t)$와 $y(\tau)$: 시간 τ에서 각각 솔잎혹파리 충영형성율과 기생봉의 밀도, t: 시간 지연을 나타낸다.

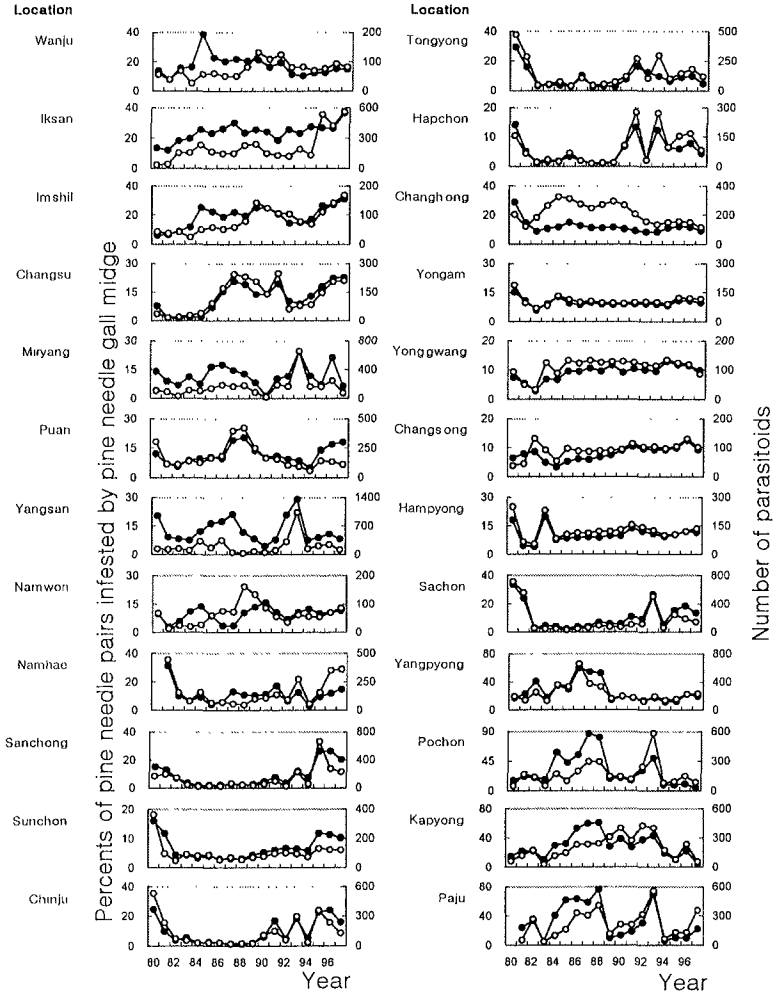


Fig. 2. Changes in percents of pine needle pairs infested by pine needle gall midge (black circle) and densities of parasitoids (white circle) at different study sites.

3. 결과 및 고찰

연구대상 24개 시군의 연도별 솔잎혹파리의 충영형성율과 기생봉 밀도지수의 변동 양상은 그림 2와 같다. 지역별로 충영형성율과 기생봉의 밀도는 큰 차이를 보이나, 시간적 변동 양상은 매우 유사하여 기생봉의 밀도는 솔잎혹파리의 밀도에 매우 의존적인 것으로 나타났다.

기주인 솔잎혹파리와 기생봉간의 시간적 밀도 변동의 교차상관관계는 표 1과 같다. 전북 완주와 남원, 전남 장흥 등 일부 지역을 제외한 대부분의 지역에서 시간 지연이 0일 때 상관관계가 0.61-0.97로서 가장 높게 나타났으며, 지역에 따라서 시간지연 -1, -2, 1 등에서도 비교적 높은 상관성을 보이는 경우도 있었다(표 1).

솔잎혹파리 충영형성율(밀도)과 기생봉의 밀도(밀도지수)와의 관계는 그림 3과 같이 회귀식의 결정계수(R^2) 값은 0.36으로 비교적 낮았지만 밀도의존적(density dependent)인 것으로 나타났다.그러나, 충영형성율이 낮은 경우에는 충영형성율이 증가함에 따라 기생봉의 밀도도 급격하게 증가하는 경향을 보이나 충영형성율이 대략 30%이상에서는 기생봉의 밀도가 크게 증가하지 않고 점근적으로 최고밀도에 도달하는 경향을 나타내었다.

솔잎혹파리의 밀도 변동에 따른 기생봉의 밀도 조절 능력을 검정하기 위하여 충영형성율에 따른 기생율의 반응을 분석한 결과(그림 4), 기생율은 충영형성율이 약 20-30%일 때부터 급격히 감소하였고 충영형성율이 높아짐에 따라 서서히 감소되는 양상을 보여 충영형성율과 기생율은 서로 負의 상관성, 즉 밀도역의존적(inverse density dependent)인 관계가 있는 것으로 나타났다.

솔잎혹파리 기생봉의 밀도는 시간의 지연이 없이 기주인 솔잎혹파리의 밀도에 의존적인 관계를 나타내었으며(그림 2와 표 1), 솔잎혹파리의 충영형성율이 30%이상에서는 기생봉의 밀도가 크게 증가하지 않고 점근적으로 최고밀도에 도달하는 경향을 나타내었다(그림 3). 솔잎혹파리와 기생봉간에 밀도의존적인 관계를 보이는 것은 솔잎혹파리의 기생봉인 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌 등이 기주의 범위가 넓은 일반자(generalist)가 아니라 솔잎혹파리에만 기생하는 전문자(specialist)이기 때문에(Hassell, 1986), 일반자에 비해 기주를 찾는 데 보다 많은 시간을 소비하므로 주로 기주의 밀도가 높은 곳으로 모이기 때문인 것으로 사료된다(Waage, 1983). 기주

인 솔잎혹파리의 밀도가 증가함에 따라 기생봉의 밀도가 직선적으로 증가하지 않고 일정 수준이하로 유지되는 것은 정영진과 류문일(1990)이 보고한 기생봉과 기주와의 우화시기 불일치, 과기생율, 기생봉의 기능적 반응 미약 등, 기생봉 자체가 지니고 있는 생물학적 특성이 그 원인으로 판단된다.

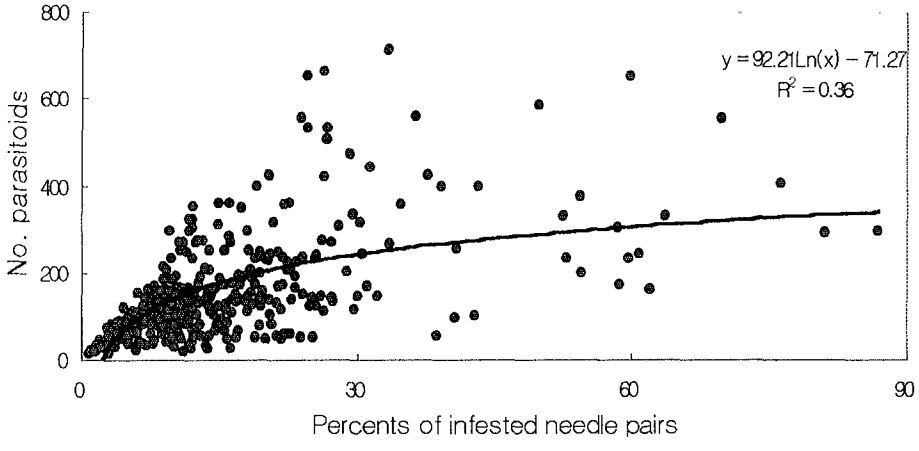


Fig. 3. The relationship between percents of pine needle pairs infested by pine needle gall midge and densities of its parasitoids.

한편, 기생봉의 기생율은 기주인 솔잎혹파리의 밀도와 밀도역의존적인 관계를 보여(그림 4), Hassell(1982)과 Hassell 등(1985)이 보고한 기주와 기생자간의 기능적 반응에서 기주의 밀도가 증가함에 따라 기생되는 기주의 수는 증가하나 기생율은 밀도역의존적이라는 것과 유사한 것으로 나타났다.

이상의 결과를 종합해 보면, 천적인 기생봉에 의한 솔잎혹파리의 밀도조절 효과는 솔잎혹파리의 밀도가 낮을 때는 효과적으로 작용을 하지만, 기주인 솔잎혹파리의 밀도가 높아지게 되면 상대적으로 밀도 조절 효과가 떨어지는 것으로 나타났다. 이러한 측면에서 보면, 솔잎혹파리의 밀도가 높은 확산선단지에서는 기생봉에 의한 솔잎혹파리의 밀도억제 효과가 미약할 것으로 판단되며 밀도가 비교적 낮은 만성지역에서는 어느 정도 밀도억제의 효과가 있을 것으로 사료된다.

따라서, 피해만성지역에서의 솔잎혹파리 대발생 억제를 위해서는 현재 실시하고 있는 기생봉 이식사업의 확대여부를 심도있게 고려해 볼 필요성이 있으며, 보다 효율적인 방제를 위해서는 금후 충영형성율과 기생율에 따른 기생봉의 방사수준과 이식효과, 솔잎혹파리 밀도에 대한 기생봉의 개체 및 개체군으로서의 반응에 대한 보다 상세한 연구가 필요할 것으로 사료된다.

Table 1. The values of cross-correlations between infestation rates of pine needle gall midge and parasitoid densities.

Location	Lag number						
	-3	-2	-1	0	1	2	3
Wanju	-0.60	-0.34	-0.46	0.00	-0.01	0.11	0.06
Iksan	-0.09	0.31	0.42	0.68	0.39	0.20	0.17
Imshil	-0.30	-0.08	0.27	0.73	0.57	0.40	0.06
Changsu	-0.01	0.23	0.58	0.92	0.63	0.27	-0.04
Miryang	0.15	-0.15	0.07	0.80	-0.02	-0.03	-0.34
Puan	-0.25	0.02	0.44	0.72	0.41	0.10	-0.04
Yangsan	-0.12	-0.14	0.07	0.73	0.22	-0.30	-0.38
Namwon	0.13	0.26	0.33	0.31	-0.09	-0.29	-0.15
Namhae	-0.04	-0.06	-0.01	0.73	0.00	-0.04	-0.02
Sanchong	0.08	0.46	0.62	0.87	0.35	0.34	0.00
Sunchon	-0.06	0.00	0.47	0.79	0.12	0.05	0.09
Chinju	0.08	0.19	0.28	0.89	0.23	0.32	0.07
Tongyong	-0.11	-0.03	0.30	0.92	0.35	-0.03	-0.11
Hapchon	0.17	0.27	0.16	0.92	0.11	0.28	0.08
Changhung	-0.13	-0.01	0.14	0.11	-0.21	-0.02	0.33
Yongam	-0.01	-0.50	0.13	0.92	0.06	-0.40	-0.15
Yonggwang	0.26	0.55	0.65	0.82	0.34	0.18	-0.13
Changsung	0.45	0.08	0.15	0.62	0.41	0.07	0.14
Hampyong	0.41	-0.41	-0.34	0.96	-0.29	-0.33	0.29
Sachon	-0.01	-0.04	0.24	0.96	0.34	0.10	-0.01
Yangpyong	-0.01	0.59	0.60	0.87	0.31	0.27	-0.05
Pochon	-0.30	-0.26	0.00	0.61	0.19	-0.01	-0.01
Kapyong	-0.24	-0.03	0.15	0.62	0.37	0.47	0.47
Paju	-0.46	-0.20	-0.05	0.70	0.04	-0.02	-0.23

□ ; positive correlation exceeding confidence limits of standard error

▨ ; negative correlation exceeding confidence limits of standard error

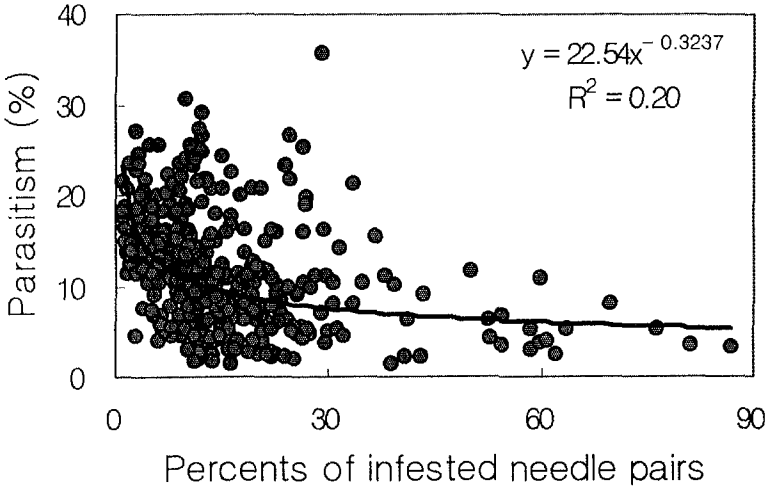


Fig. 4. The relationship between parasitism (%) and percents of pine needle pairs infested by pine needle gall midge.

인용문헌

고제호. 1965. 솔잎혹파리의 기생봉(*Isostasius seoulis* sp. nov.)에 관한 연구 Ⅰ. 형태 및 분류학적 연구. 농사시험연구보고,8(2): 91-96.

박기남, 현재선. 1983. 솔잎혹파리가 소나무생장에 미치는 영향에 관한 연구. (Ⅰ) 충영형성율의 변동. 한국임학회지 61: 20-26.

이범영. 1987. 솔잎혹파리 분포확대지역에서의 개체군동태에 관한 연구. 경희대학교 대학원 박사학위논문. 서울, 110pp.

이범영. 1992. 솔잎혹파리의 생태특성과 관리전략. '92 강원대학교 임과대학 국제학술심포지움, pp. 118-134.

임업시험장. 1985. 솔잎혹파리 연구백서. 임업시험장. 서울. 278pp.

정영진, 류문일. 1990. 피해선단지의 솔잎혹파리 밀도관리 및 방제에 관한 연구- 기생봉 능력평가시험. 임업연구원 1990년도 시험연구보고서(미발표). pp. 1180-1184.

정영진, 박영석, 이범영, 전태수. 1998. 솔잎혹파리 피해만성지역에서의 충영형성율 변동 유형. 산림과학논문집, 58(출판중).

Hassell, M. P. 1982. Patterns of parasitism by insect parasites in patchy environments. Ecological Entomology, 7: 365-377.

Hassell, M. P. 1986. Parasitoids and population regulation. pp. 201-224. in J. K. Waage and D. Greathead (eds.), Insect Parasitoids, Academic Press, London. 389 pp.

Hassell, M. P., C. M. Lessells, and G. C. McGavin. 1985. Inverse density dependent parasitism in a patchy environment: a laboratory system. Ecological Entomology, 10: 393-402.

Press, W. H., B. P. Flannery, S. A. Teukolsky, and W. T. Vetterling. 1986. Numerical Recipes. Cambridge University Press, New York, 818 pp.

Waage, J. K. 1983. Aggregation in field parasitoid populations: foraging time allocation by a population of *Diadegma* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Ecological Entomology, 8: 447-453.

제 5 절 발생초기지역에서 솔잎혹파리와 기생봉의 상호작용

1. 서 론

솔잎혹파리는 우리나라에서 1929년 서울과 목포에서 처음 발견(高木 1929)된 이후 점차 확산되어 현재는 전국적으로 분포되어 소나무와 해송에 많은 피해를 입히고 있다(정영진 등 1997). 이를 방제하기 위하여 우리나라에서 생물학적 방법의 하나로서 천적 기생봉을 이용하고 있다. 현재까지 알려진 솔잎혹파리의 천적 기생봉은 4종으로 솔잎혹파리먹좀벌, 혹파리살이먹좀벌, 혹파리등뿔먹좀벌 및 혹파리반뿔먹좀벌이 있으며(고재호 1965), 그 중 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌이 상대적으로 높은 밀도를 유지하며 이용가치가 있는 것으로 알려져 있다(Lee et al. 1985). 1979년부터 임업연구원과 경기, 강원, 충북, 충남, 전북, 전남, 경북, 경남 등 8개도 산림환경연구소, 그리고 제주도에서는 이들 기생봉을 실내에서 대량 사육하여 기생봉의 기생율이 낮은 솔잎혹파리 피해임지에 방사하여 솔잎혹파리를 방제하고 있으며, 1998년 현재 68천여ha의 이식실적을 기록하고 있다(정영진 등 1998a,b).

천적을 이용한 생물적 방제법은 최근 경제적인 효율, 환경문제의 대두와 함께 숙주-기생자 관계에 대한 유전적, 진화적인 측면에 많은 관심이 집중되었다(Day 1974, Taylor and Muller 1976, Price 1980, Barrett 1984, Pimentel 1984). 이러한 이유중의 하나는 천적에 의한 작용이 숙주 개체군의 밀도억제와 생태계 균형을 이루는데 있어서 중요한 역할을 하기 때문이다 (Price 1997).

숙주와 천적이 동일한 서식지에 존재하는 것은 천적의 능동적인 행동결과이며 (Bouletrau 1986), 숙주로부터 발생하는 자극이 천적으로 하여금 숙주를 찾는데 결정적인 역할을 하는 것(Vinson 1975, 1984, Price 1981)으로 알려져 있다. 그러나 지금까지의 숙주-기생자의 밀도변동에 대한 연구는 일정장소, 일정시간에 있어서 상호작용을 나타낸 것으로서 숙주가 새로운 지역에 침입하여 토착화되는 과정에서 일어나는 숙주-기생자의 상호작용에 대한 연구는 희소한 상황이다.

우리나라에서 솔잎혹파리는 침입종으로서 새로운 지역으로 확산되었을 때 불과 6-7년의 짧은 기간동안에 대발생 현상을 보이면서 소나무의 신초 및 임목고사, 식생 및 산림생태계 변화 등의 극심한 피해를 입혔다(박기남과 현재선 1983, 이범영 1987,

1992). 그러나 이러한 현상을 보인 후 약 3~4년 이후에는 발생초기보다 훨씬 낮은 밀도에서 유지되며 10-12년의 주기로 피해율이 변동하는 것으로 알려져 있다(정영진 등 1998a). 정영진 등(1998b)은 솔잎혹파리 피해 회복지역에서 기생봉의 밀도는 시간 지연이 없이 숙주인 솔잎혹파리의 밀도에 의존적인 관계를 보이며, 충영형성율이 30% 이상에서는 기생봉의 밀도가 크게 증가하지 않고 점근적으로 최고밀도에 도달하며, 기생봉의 기생율은 솔잎혹파리 밀도에 역의존적인 관계를 보인다고 하였다.

그러나 솔잎혹파리가 새로운 지역으로 확산된 후 시간경과에 따라 솔잎혹파리와 천적기생봉의 관계가 어떻게 안정화되는지에 대해서는 아직 밝혀져 있지 않다. 따라서 본 연구는 숙주와 기생자가 이전에는 분포하지 않았던 새로운 지역으로 확산되는 과정에서 나타나는 숙주와 기생자의 밀도조절 작용에 대한 분석을 통하여 침입종의 확산억제 및 방제전략 수립에 기초적인 자료를 제공하고자 수행되었다.

2. 재료 및 방법

임업연구원에서는 1968년 이후 솔잎혹파리 피해발생과 방제에 대하여 연구하고 있다. 특히 1975년에는 솔잎혹파리와 기생봉의 분포와 피해도를 전국적으로 실시하였으며 솔잎혹파리 확산선단지에 대한 조사를 실시하였으며, 1980년부터 92개 고정조사구에서 매년 솔잎혹파리의 충영형성율과 기생봉에 의한 기생율을 조사하고 있다. 충영형성율과 기생봉 밀도 및 기생율의 조사방법에 대해서는 정영진 등(1998a, b)에 자세히 보고되었다.

분석자료는 1975년 조사에서 선단지로 밝혀진 29개 시·군 (각 3개소)의 고정조사지에서 1975년 및 1980년부터 1997년까지 조사된 충영형성율, 기생봉 밀도 및 기생율 자료를 이용하였다. 자료분석 여건을 고려하여 5년 간격으로 충영형성율과 기생봉 밀도 및 기생율의 상호의존성을 분석하기 위하여 CurveExpert(1997)를 이용하여 회기식을 산출하였으며, 밀도의 시기별 변이를 비교하기 위하여 Tukey 다중비교분석(SPSS Inc 1998)을 실시하였다.

또한 솔잎혹파리 확산 선단지에서 출현하는 천적 기생봉의 빈도를 비교하고, 이를 Fisher exact 검정(Fisher 1958)을 실시하였다. 조사대상 기생봉은 분포범위가 넓은 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌을 대상으로 하였다.

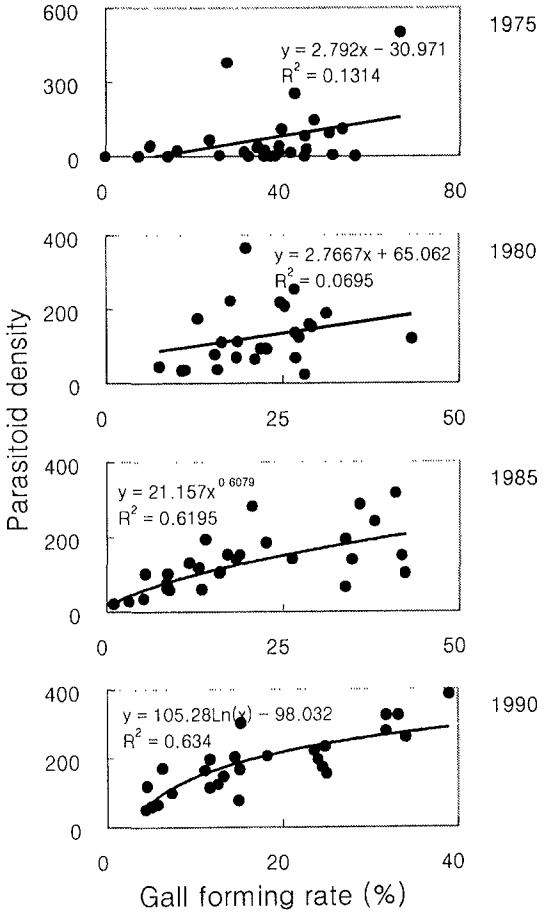


Fig. 1. Changes of densities of parasitoids as a function of gall formation rate of the pine needle gall midge.

3. 결과 및 고찰

연도별 밀도변동

솔잎혹파리 침입초기인 1975년의 솔잎혹파리 충영형성율은 평균 36.1%이었으나 1980년 이후 크게 감소하여 밀도가 안정화되었다(표 1). 이는 일반적으로 나타나는 솔잎혹파리의 발생상황이 침입 후 6-7년에 극심한 피해를 나타내고 최초 감염후 10년 이후에는 안정되고 그 이후에는 약 10-12년의 밀도변동주기를 가진다(정 등

1998)는 보고와 일치하는 결과이다. 충영형성율 변동과는 대조적으로 기생봉에 의한 기생율은 1.8%로 낮았으나 시간이 진행됨에 따라 기생율이 증가하여 피해가 만성적으로 발생하는 1990년대 들어서는 12%이상으로 솔잎혹파리 침입초기 보다 크게 증가하였다($P<0.05$).

기생봉의 밀도 역시 시간이 진행됨에 따라 점차 증가하여 솔잎혹파리의 침입 후 10년을 전후하여 달라지는 것을 나타내어 이 시기를 전후하여 밀도가 안정된다는 것을 제시해 주고 있다(표 1).

Table 1. Percentage of gall formation, parasitisim and density of parasitoid at different years. The numbers in parenthesis are standard errors.

Year	Gall formation rate(%)	Parasitism(%)	Density of parasitc
1975	36.1 (2.9)a*	1.8 (0.6)a	68.6 (22.8)a
1980	22.4 (1.5)b	6.2 (0.8)b	129.4 (16.1)ab
1985	19.7 (2.5)b	8.8 (0.9)b	133.1 (15.2)ab
1990	17.6 (2.1)b	12.5 (1.1)c	184.7 (18.0)b
1995	15.8 (2.0)b	12.1 (1.1)bc	169.8 (27.0)ab

* The same characters are not significantly different at the 5% level of confidence by using the multiple comparison test of a Tukey's honestly significant difference.

솔잎혹파리 충영형성율-기생봉 밀도 변화

솔잎혹파리 충영형성율(밀도)과 기생봉 밀도(밀도지수)의 관계는 그림 3과 같다. 솔잎혹파리 침입초기인 1975년에는 회귀식의 결정계수(R^2) 값이 0.12로 매우 낮은 값을 보였으며, 1980년의 경우에도 충영형성율과 기생봉 밀도 사이에 명확한 관계를 찾기는 어려웠다. 그러나 솔잎혹파리의 침입 10년 후인 1985년 이후에는 솔잎혹파리의 밀도 증가에 따라 기생봉의 밀도는 점근적으로 증가하는 양상을 나타내었으며(그림 1), 1990년에는 보다 높은 상관성을 보였다(R^2=0.634). 이는 정영진 등(1998)이 회복지에서 솔잎혹파리 밀도와 기생봉의 밀도는 점근적으로 증가한다고 보고한 것과

일치하는 것이다.

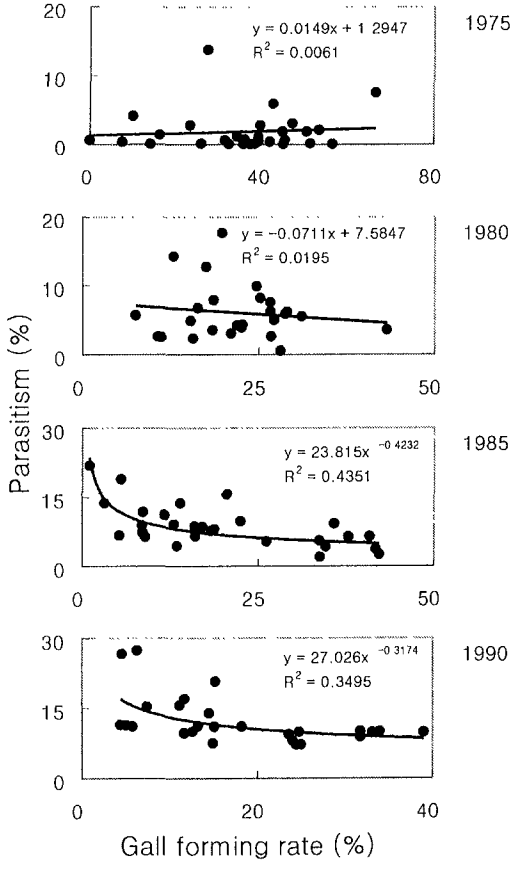


Fig 2. Changes of parasitism (%) as a function of gall formation rate aat the newly invaded areas at different five years.

충영형성율-기생봉 기생율 변화

확산 선단지에서 솔잎혹파리의 밀도 변동에 따른 기생봉의 밀도 조절 능력을 검정하기 위하여 충영형성율에 따른 기생율의 반응을 분석한 결과, 충영형성율의 변화에 따라 기생율은 솔잎혹파리의 침입초기인 1975년에는 뚜렷하게 나타나지 않았다(그림 2). 그러나 1980년의 경우는 충영형성율의 증가에 따라 기생봉의 기생율이 다소 감소하는 경향을 나타내었으며(R^2=0.4351), 솔잎혹파리 침입 10년 후인 1985년에는 보다 명확한 밀도역의존적 특성을 나타내었다(그림 2). 이는 정영진 등(1998)이

회복지에서 솔잎혹파리 밀도와 기생봉의 기생율은 밀도역의존적이라는 보고와 일치하는 것이다.

이러한 결과는 앞에서 살펴본 충영형성율과 기생봉 밀도의 관계에서 나타나는 유형과 같이 기생봉의 기생율은 솔잎혹파리 침입후 약 10년경부터 안정화된다는 것을 나타내 주고 있는데 이는 솔잎혹파리의 밀도변동 주기와 유사한 것이다. 이러한 현상은 1975년의 경우와 같이 침입초기에 솔잎혹파리의 밀도가 매우 높고 그 이후에는 감소하였기 때문에 나타나는 것으로 고려해 볼 수 있겠으나 1980년 이후의 솔잎혹파리의 밀도가 유사한 것(Table 1)을 고려한다면 숙주인 솔잎혹파리의 단순밀도 감소에 의한 결과로 보기는 어려운 것으로 사료된다. 따라서 이는 솔잎혹파리와 기생봉이 장기간에 걸친 상호작용에 의해 안정화된 것으로 판단된다.

이러한 기생봉의 솔잎혹파리 밀도조절 능력면에서 솔잎혹파리의 발생 후 안정화된 시기에 기생율은 충영형성율이 약 20%를 전후하여 급격히 감소하는 양상(그림 2)을 보여 숙주의 밀도가 높을 때는 기생봉의 밀도조절 능력이 약하지만 숙주의 밀도가 낮을 때는 높은 밀도조절 능력을 가지고 있다는 것을 제시해 주고 있다. 이러한 특징은 정영진 등(1998b)이 솔잎혹파리 피해만성지역에서 기생봉에 의한 솔잎혹파리 밀도조절 능력에 대한 연구에서 기생율은 충영형성율이 20-30%일 때 급격한 감소를 하여 밀도역의존적 관계가 있다는 보고와 일치하는 것이다.

Table 2. Distribution frequency of parasitoids at the area of dispersal wave front of pine needle gall midge.

	Platygaster matsutama	
Inostemma seoulis	Presence	Absence
Presence	15	9
Absence	0	4

침입초기 천적 기생봉

표 2는 조사지역에서 확산 초기인 1975년 조사에서 나타난 솔잎혹파리의 대표적

인 천적기생봉인 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌의 빈도를 나타낸 것이다. 이들 기생봉의 기생율은 지역에 따라 변이는 있었으나 전체적으로 솔잎혹파리먹좀벌(1.2%)이 혹파리살이먹좀벌(0.6%)보다 기생율이 높은 것으로 나타났다(t-test, $P<0.05$). 확산 선단지 28개 조사지역 중에서 솔잎혹파리먹좀벌은 24개지역에서 출현한 반면 혹파리살이먹좀벌은 16지역에서 출현하였고 솔잎혹파리먹좀벌은 출현하였지만 혹파리살이먹좀벌은 출현하지 않은 곳이 9개지역이었다(Fisher exact test, $P=0.0301$)(Table 2). 이는 솔잎혹파리의 발생초기에는 천적기생봉으로서 솔잎혹파리먹좀벌이 혹파리살이먹좀벌보다 먼저 출현한다는 것을 제시해 주고 있다. 이러한 특징은 기생봉이 산란을 위해 숙주의 알을 찾는 능력인 탐색효율이 솔잎혹파리먹좀벌이 혹파리살이먹좀벌보다 높다(Soné 1986)는 것과 밀접한 관계가 있는 것으로 사료된다.

앞으로의 연구에서는 새로운 지역으로 종이 침입하였을 때 그들의 천적과 상호작용을 하면서 생태적으로 안정화되어 가는 과정에서 기생봉의 밀도조절 능력을 평가하기 위하여 확산모델 및 피식자-포식자 모델 등을 이용한 연구가 진행중이다.

인용문헌

고제호. 1965. 솔잎혹파리의 기생봉(*Isostasius seoulis* sp. nov.)에 관한 연구 Ⅰ. 형태 및 분류학적 연구. 농사시험연구보고,8(2): 91-96.

박기남, 현재선. 1983. 솔잎혹파리가 소나무생장에 미치는 영향에 관한 연구. (Ⅰ) 충영형성율의 변동. 한국임학회지 61: 20-26.

이범영, 정영진, 박기남, 변병호, 배운익. 1997. 우리나라에서의 솔잎혹파리의 발생과 확산의 역사. 산림과학논문집. 56: 13-20.

이범영. 1987. 솔잎혹파리 분포확대지역에서의 개체군동태에 관한 연구. 경희대학교 대학원 박사학위논문. 서울, 110pp.

이범영. 1992. 솔잎혹파리의 생태특성과 관리전략. '92 강원대학교 임과대학 국제학술심포지움, pp. 118-134.

임업시험장. 1985. 솔잎혹파리 연구백서. 임업시험장. 서울. 278pp.

정영진, 류문일. 1990. 피해선단지의 솔잎혹파리 밀도관리 및 방제에 관한 연구- 기생봉 능력평가시험. 임업연구원 1990년도 시험연구보고서(미발표). pp. 1180-1184.

정영진, 박영석, 이범영, 전태수. 1998. 솔잎혹파리 피해만성지역에서의 충영형성율 변동 유형. 산림과학논문집, 59: 64-69.

정영진, 박영석, 이범영, 전태수. 1998. 솔잎혹파리 피해만성지역에서의 충영형성율 변동과 기생율과의 관계. 산림과학논문집, 59: 70-75..

Bouletreau, M. 1986. The genetic and coevolutionary interactions between parasitoids and their hosts. pp. 169-200. In Waage. J. and D. Greathead [eds.], Insect parasitoids. Academic Press, London.

Fisher, R.A. 1958. Statistical Methods for Reseeaarch Workers. 14th ed. Hafnerr, Neww York. 556pp.

Hassell, M. P. 1982. Patterns of parasitism by insect parasites in patchy environments. Ecological Entomology, 7: 365-377.

Hassell, M. P. 1986. Parasitoids and population regulation. pp. 201-224. In J. K. Waage and D. Greathead (eds.), Insect Parasitoids, Academic Press, London.

Hassell, M. P., C. M. Lessells, and G. C. McGavin. 1985. Inverse density dependent parasitism in a patchy environment: a laboratory system. Ecological Entomology, 10: 393-402.

Hassell, M.P. 1986. Parasitoids and population regulation. pp. 201-224. In Waage. J. and D. Greathead [eds.], Insect parasitoids. Academic Press, London.

Press, W. H., B. P. Flannery, S. A. Teukolsky, and W. T. Vetterling. 1986. Numerical Recipes. Cambridge University Press, New York, 818 pp.

Soné, K. 1986. Ecology of host-parasitoid community in the pine needle gall midge, Thecodiplosis japonensis Uchida et Inouye (Diptera, Cecidomyiidae). J. Appl. Ent. 102: 516-527.

Waage, J. K. 1983. Aggregation in field parasitoid populations: foraging time allocation by a population of *Diadegma* (Hymenoptera, Ichneumonidae). Ecological Entomology, 8: 447-453.

제 6 절 솔잎혹파리 피해임지에서의 고사목과 생존목의 특성

1. 서 론

솔잎혹파리는 1929년 서울과 전남 목포에서 피해가 처음 보고된 이후(高木 1929), 그 분포가 점차 확대되어 현재는 전국적으로 확산되었으며 소나무림에 많은 피해를 주고 있다(이범영 등 1997). 솔잎혹파리는 소나무와 해송의 新葉 밑부분에 蟲瘿을 만들어 피해를 준다. 솔잎혹파리가 소나무에 미치는 영향은 頂芽고사, 수고생장의 저해, 직경생장 및 부피생장의 감소, 임목의 고사 등을 들 수 있으며(박기남과 현재선 1983, 정영진 등 1997), 본 해충에 의한 피해가 확대되어 가는 선단지에 있어서 솔잎혹파리에 의한 소나무의 피해는 먼저 정아신초가 죽고 다음으로 수관 상부, 중부, 하부의 순으로 신초가 고사되며(이창근 등 1995), 신초고사율이 80%를 넘으면 대부분의 나무가 고사되는 것으로 알려지고 있다(이범영 등 1991).

솔잎혹파리의 가해로 인한 임목, 임분의 피해 정도는 솔잎혹파리 자체의 밀도 뿐만 아니라 임목 특성 및 입지환경과도 밀접한 관계가 있어 지역간에 차이가 심하며 동일 지역내에서도 국부적인 차이를 나타내고 있다. 피해위험도 평가는 피해극심기 이전에 피해정도에 영향을 미치는 주요인자에 의해 피해정도의 상대적인 확률을 예측함으로서 방제대책에 유용하게 활용할 수 있는 방법으로 미국, 캐나다 등에서는 spruce budworm, 매미나방, 나무좀류 등 주요해충에 상당한 피해위험도평가 연구가 진행되었다(Hedden 1980, Ferrell 1980, Stoszek 등 1981, Neogron 1997, Amegaza 1997). 우리나라에서는 이범영 등(1991)이 지피식생피복도, 방위 등의 임황, 지황인자를 이용하여 솔잎혹파리에 의한 소나무 임분의 피해위험도 평가법을 개발하였으나 개별목을 대상으로 한 피해위험도 평가법은 개발된 바 없다. 따라서, 본 연구는 솔잎혹파리 피해극심지에서 고사목과 생존목의 특성을 분석하여 솔잎혹파리에 의한 소나무 단목의 피해위험도 평가법을 개발하기 위하여 수행되었다.

2. 재료 및 방법

솔잎혹파리의 피해에 의한 고사목과 생존목의 특성을 비교하기 위하여 1998년 10월과 1999년 6월에 솔잎혹파리의 피해극심기를 지나 회복단계에 있는 강원도 양양

군 현남면 인구리의 소나무 임지에서 고사목 120본, 생존목 131본을 대상으로 흉고직경, 수고, 지하고, 수관고, 수관폭, 수관상태 등의 변량을 비교 조사하였다. 본 조사지는 1980년대 후반에 솔잎혹파리가 확산되어 1995~1996년경이 피해극심기로 추정되며, 1998년 현재 솔잎혹파리 피해에 의해 고사된 임목과 고사되지 않고 회복 현상을 보이는 임목이 확연하게 구분되는 지역으로 지피식생피복도는 80%정도, 경사도는 약 30° , 방위는 북서향이었다.

임목특성 조사시 수관상태는 수관의 疏密度(疎: 1, 中: 2, 密: 3)로 구분하여 계량화하였으며 각 변량을 토대로 수관면적, 수관부피, 수관부피/수관면적, 수관고/지하고 등을 산출하였다. 분석자료는 편차를 줄이고 정규화하기 위하여 자연로그로 변환하였으며, 고사목과 생존목에 대한 특성을 비교하기 위하여 t-검정를 실시하였고 고사목과 생존목의 특성을 이용하여 판별분석을 실시하였다

3. 결과 및 고찰

고사목과 생존목의 특성 비교

솔잎혹파리에 의한 고사목의 흉고직경과 흉고단면적은 각각 10.38±0.48cm, 105.96±10.04㎠인데 비해 생존목은 각각 10.90±0.48cm, 116.90±10.99㎠로서 생존목이 다소 높게 나타났으나 유의성은 없었다(표 1)(P>0.3). 수고의 경우 고사목이 생존목에 비해 다소 높았으나 유의성은 없었으며(P<0.05), 수관고는 생존목이 고사목 보다 훨씬 높은 것으로 나타났다(표 1). 소나무의 수관상태는 고사목이 1.84, 생존목이 2.17로 뚜렷한 차이를 나타내었다(표 1)(P<0.05). 수관폭은 고사목이 평균 121.04±4.02㎝인데 비해 생존목은 182.44±4.62㎝로서 생존목이 훨씬 큰 것으로 나타났다. 수관단면적은 고사목과 생존목이 각각 1.30±0.09, 2.82±0.13㎡로서 생존목이 고사목보다 2배 이상 큰 것으로 나타났으며 수관부피 역시 생존목이 고사목에 비해 2배 이상의 차이를 나타내었다(표 1)(P<0.01). 흉고단면적에 대한 수관단면적 및 수관부피의 비율은 생존목에서 모두 높게 나타났다.

이러한 결과는 솔잎혹파리의 피해를 받았을 때 수관고가 높고, 수관폭이 넓으며, 수관부피가 큰 임목은 상대적으로 고사될 가능성이 낮다는 것으로 판단할 수 있다. 즉 이것은 단목의 엽량과 밀접한 관계가 있어 엽량이 많은 임목은 피해위험도가 낮다는 것을 의미하고 있으며, 이는 이범영 등(1991)의 조사결과와 유사하였다.

Table 1. Characteristics of trees infested by pine needle gall midge. The numbers in the parenthesis are standard errors.

Variables	Dead tree	Live tree	*P*
D.B.H. (㎝)	10.38 (0.48)	10.90 (0.48)	0.44
Tree height (㎝)	761.75 (28.12)	700.61 (26.46)	0.11
Crown length (CL) (㎝)	347.25 (11.39)	395.88 (15.85)	0.02
Crown width (CW) (㎝)	121.04 (4.02)	182.44 (4.46)	0.00
Crown form (CS)	1.84 (0.04)	2.17 (0.03)	0.00
Basal area (BA) (㎠)	105.96 (10.04)	116.99 (10.99)	0.46
Crown area (CA) (㎡)	1.30 (0.09)	2.82 (0.13)	0.00
Crown volume (CV) (㎥)	1.78 (0.18)	4.45 (0.36)	0.00
CV/CA	1.16 (0.04)	1.32 (0.05)	0.08
CV/BA	209.90 (14.12)	425.74 (16.27)	0.00
CL/CW	3.02 (0.10)	2.12 (0.05)	0.00
CL/BA	211.73 (18.29)	380.82 (18.49)	0.00

단목의 피해위험도 평가

솔잎혹파리 방제를 위해 임업적 방법으로 실시하는 위생간벌시 대상목으로 선정하기 위한 기준을 만들기 위하여 판별분석법을 이용하여 소나무 단목의 피해위험도를 평가하였다.

판별분석 결과 중요 결정인자들로는 표 2와 같이 수관단면적(x_1; 단위: ㎠), 지하고에 대한 수관고의 비율(x_2), 수관상태(x_3), 수관면적에 대한 수관부피 비율(x_4), 수관폭에 대한 수관고 비율(x_5) 등이 선택되었으며(아이겐값 1.497, Wilks' Lambda 0.401, $P<0.001$), 이들 중요인자에 의한 판별함수는 다음과 같이 산출되었다.

각 인자의 측정은 ㎝단위로 이루어졌으므로 수관단면적은 자연로그로 변환하여 판별함수에 대입 하였다. 판별식의 판정은 각 인자에 의한 측정값을 대입하여 계산된 Group 1의 값이 Group 2로 계산된 값보다 클 경우 그 임목은 생존목으로, 반대로 작을 경우에는 고사목으로 판정하였다.

$$Group\ 1(\text{생존목}) = 114.503\ln x_1 + 77.769x_2 + 6.589x_3 - 164.892x_4 + 58.188x_5 - 275.371$$

$$Group\ 2(\text{고사목}) = 107.354\ln x_1 + 60.169x_2 + 4.489x_3 - 154.447x_4 + 56.471x_5 - 237.945$$

Table 2. Classification function coefficients of discriminant analysis with trees infested by pine needle gall midge.

Variables	Dead tree	Live tree
Crown area (X_1)	107.354	114.503
CLR* (X_2)	60.149	77.769
Crown form (X_3)	4.483	6.589
CV/CA** (X_4)	-154.447	-164.892
CL/CW*** (X_5)	56.471	58.188
(Constant)	-237.945	-275.371

* Crown length ratio (CLR) ; crown length / (tree height - crown length)

** CV/CA ; crown volume / crown area

*** CL/CW ; crown length / crown volume

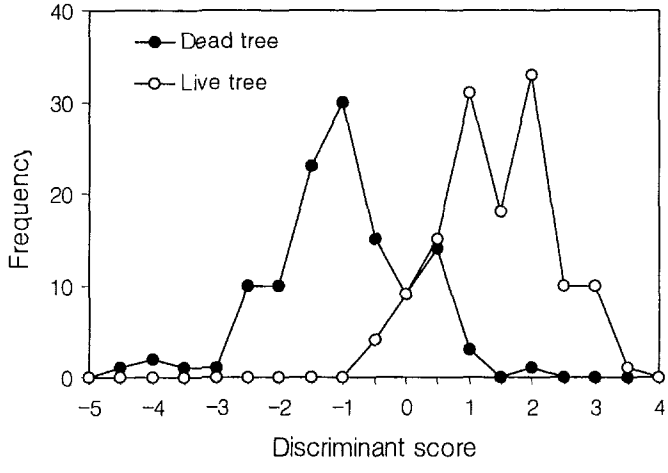


Fig. 1. All-groups histogram produced by discriminant analysis.

표 3은 실제 야외조사 자료와 판별식에 의한 판별결과 자료를 나타낸 것으로서 판별식의 적중률은 86.7%로서 비교적 높은 판별능력을 보였다. 그림 1은 판별함수 분석결과 생존목과 고사목의 판별점수의 분포를 나타낸 것으로서 생존목의 경우 중

심값은 1.164였으며, 고사목의 경우는 -1.271로서 판별값 0을 중심으로 하여 생존목과 고사목이 서로 중첩되었다.

이상에서 살펴본 본 연구결과는 강원도 양양군의 솔잎혹파리 피해 극심지에서 조사한 자료를 분석한 것으로서 현재 심한 피해를 나타내고 있는 영동지역 소나무림의 위생간벌에 유용하게 활용할 수 있을 것으로 사료된다.

Table 3. Classification results by using discriminant functions. The number in parenthesis represents the percentage of each group.

		Predicted data*		
		Dead tree	Live tree	Total
Field data	Dead tree	102(85.0)	18(15.0)	120(100)
	Live tree	13(9.9)	118(90.1)	131(100)

* 87.6% of original grouped cases correctly classified.

인 용 문 헌

高木五六. 1929. 恐るべき赤松の新害蟲發生す. 朝鮮山林會報, 53: 43-44.

박기남, 현재선. 1983. 솔잎혹파리가 소나무 생장에 미치는 영향에 관한 연구 (I). 충영형성율의 변동. 한국임학회지, 61 : 20-26.

이범영, 정영진, 박기남, 변병호, 배운익. 1997. 우리나라에서의 솔잎혹파리 피해 발생과 확산의 역사. 산림과학논문집, 56: 13-20.

이범영, 정영진, 변병호, 최병회. 1991. 환경인자에 의한 솔잎혹파리 피해위험도 예측. 임업연구원연구보고. 42: 127-134.

이창근, 박기남, 송유한, 정영진. 1995. 솔잎혹파리에 의한 산림 피해 및 해석. 솔잎혹파리의 생물적방제 국가대책수립을 위한 조사연구. 과학기술처. pp. 40.

정영진, 이준호, 이범영. 1997. 솔잎혹파리가 소나무의 신초 및 신엽 생장에 미치는 영향. 산림과학논문집, 56: 21-29.

Amezaga, I. 1997. Forest characteristics affecting the rate of shoot pruning by the pine shoot beetle (*Tomicus piniperda* L.) in *Pinus radiata* D. Don and *P.*

sylvestIris L. plantations. Forestry, 70(2): 129-137.

Ferrell, G.T. 1980. Risk-rating systems for mature red fir and white fir in northern California. USDA Forest Service, General Technical Report PSW-39. 29pp.

Hedden, R.L., S.J. Barras, and J.E. Coster (Tech. Coord.). 1980. Hazard-rating Systems in Forest Insect Pest Management: Symposium Proceedings. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. WO-27. 169pp.

Negron, J.F. 1997. Probability of infestation and extent of mortality associated with the Douglas-fir beetle in the Colorado Front Range. Forest Ecology and Management, 107(1-3): 71-85.

SPSS, Inc. 1997. SPSS for windows ver. 7.5. SPSS Inc.

Stoszek, K.J., Mika, P.G., Moore, J.A., Osborne, H.L. 1981. Relationships of Douglas-fir tussock moth defoliation to site and stand characteristics in northern Idaho. Forest Science, 27: 431-442.

제 7 절 솔잎혹파리 및 기생봉의 온도발육 모델

1. 서 론

솔잎혹파리는 외부온도에 영향을 받는 변온동물(poikilotherm)로서 이들의 온도에 대한 발육을 모델화하는 것은 개체군 동태를 이해하는 데 중요한 정보가 될 뿐 아니라 해충의 종합적 방제에 있어서 중요한 정보로 이용될 수 있다. 생물학적 발육시간을 유형화하는 데에는 1) 어떤 임의 온도조건에서의 발육시간 예측(발육 속도), 2) 발육을 완수하는데 걸리는 평균적 시간에 대한 분산 예측(발육분포) 등 크게 두 부분으로 살펴 볼 수 있다.

따라서 본 연구에서는 솔잎혹파리와 그의 주요 기생봉인 혹파리살이먹좀벌과 솔잎혹파리먹좀벌의 월동 후 발육에 미치는 주요 환경인자인 온도의 영향을 정량적으로 분석하고 이를 바탕으로 야외 성충우화모델의 개발에 중점을 두고 실시하였다.

2.. 재료 및 방법

충남 서산의 곰솔 충영에서 탈출한 월동후 3령유충을 1997년 3월 5일부터 실내에서 12, 15, 18, 21, 24, 27, 30℃(±0.5℃, 13L: 11D) 등 7개 항온조건에서 각 온도별로 300개체씩 1% agar배지에서 사육하면서 발육상황과 생물적 변화를 매일 조사하였다.

온도에 따른 발육속도는 회귀직선 모델과 Sharpe와 DeMichele(1977)이 제안하고, Schoolfield 등(1981)이 수정한 비선형 모델식을 이용하여 분석하였다. 비선형 모델은 다음과 같이 나타내어진다.

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

r(T) = 절대온도 (° K)에서의 발육율(1/발육율)

R = 기체상수 (1.987 cal deg^{-1} $mole^{-1}$)

RH025 = 25℃에서의 발육율 (25℃에서는 효소의 불활성이 없다는 가정)

HA = 발육률 조절효소에 의해 촉진되는 반응의 활성화 엔탈피

TL = 발육률 조절효소가 저온에 의해 50% 활성 및 불활성을 나타내는 온도

HL = 발육률 조절효소가 저온에 의해 50% 불활성화 되는 것과 관련된 엔탈피의 변화

TH = 발육률 조절효소가 고온에 의해 50% 활성 및 불활성을 나타내는 온도

HH = 발육률 조절효소가 고온에 의해 불활성화 되는 것과 관련된 엔탈피의 변화

동일연령집단(cohort)에서도 개체들이 모인 그룹에서는 외부 온도에 따른 발육의 완성이나 환경상태가 넓은 범위에 걸쳐서 일어난다. 발육기간에 대한 분포양식은 Wagner 등(1984)의 SAS 프로그램을 이용하여 Weibull function에 적용시켰으며, 모델식은 다음과 같다.

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

여기서 F(x)는 정규화된 시간 x에서의 발육종료확률을 나타내는 확률밀도함수이며, γ, β, η은 매개변수이다.

3. 결과 및 고찰

솔잎혹파리 생존 곡선 및 치사율

월동유충의 실내 사육에서 시간에 따른 생존율 곡선과 온도별로 50%의 치사율을 보이는 기간은 그림 1과 같다. 각 온도별로 50% 치사에 이르는 기간은 고온일수록 짧아지는 경향을 보였다 ($y=21.025-0.525x$, $r^2=0.9025$). 온도별 치사를 일으키는 요인들로는 *P. matsutama*와 *I. seoulis*에 의한 기생, 고온과 저온에 의한 발육의 지연 및 저해 등으로 추정된다. 유충기에는 두 종의 기생봉이 각기 시간적으로 간격을 가지고, 기주의 내부에 유충기의 발육을 마치고 고치(cocoon)를 형성하므로, 기생에 의한 치사를 확인 할 수 있지만 기생봉이 우화하기 전까지는 어떤 종에 의한 피해인지 알 수 없었다.

각 영기별 치사율은 표 1과 같이 고온(30℃) 및 저온(15℃)에서 유충과 용 모두 뚜렷한 치사율을 보였다. 유충부터 성충까지의 치사율은 24℃에서 가장 낮아 솔잎혹파리 실내사육 적온은 24℃전후임을 알 수 있었다.

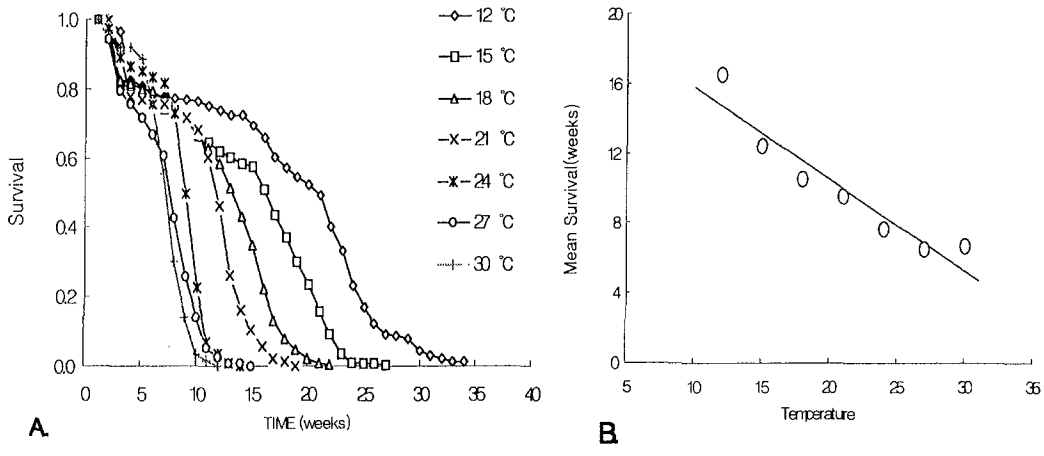


Fig 1. A: Time-specific survivorship, B: The pattern of 50% mortality for overwintering pine needle gall midge larvae.

Table 1. Stage-specific mortality for overwintering pine needle gall midge larvae in various constant temperatures

Stage	Incubation temperatures(℃)					
	15℃	18℃	21℃	24℃	27℃	30℃
Larva	54.0b	47.3b	38.7bc	24.3c	44.7b	74.0a
Pupa	88.6b	69.8c	39.1d	35.7d	49.4d	100.0a
Overall	95.0b	84.0c	62.7de	51.3e	72.0d	100.0a

※ Values followed by same letters are not significantly different at $P \leq 0.05$(Scheffe's test)

솔잎혹파리의 발육기간

항온조건에서의 사육시험 결과 극한 조건인 12℃와 30℃에서는 성충으로 우화에 성공한 개체가 거의 없었다. 저온에서 번데기까지의 발육은 일어나지만 대부분이 성충으로 우화 하는데 실패하였다. 반면 고온에서는 번데기까지의 발육도 어려웠다. 18℃와 24℃사이에서는 온도가 증가함에 따라 유충기, 번데기기 및 성충까지의 발육기간이 짧아지는 것으로 나타났다 (표 2).

Table 2. Developmental duration(days) for overwintering pine needle gall midge at constant temperatures

Stage	Days required (Mean ± SEM) to complete development of life stages						
	12℃	15℃	18℃	21℃	24℃	27℃	30℃
Larva	142.61±2.3	114.6±1.1	87.7±1.1	67.3±0.8	53.0±0.6	50.3±0.8	47.9±1.3
	n=74	n=136	n=157	n=176	n=219	n=165	n=42
Pupa	43	25.3±1.0	25.1±1.0	16.4±0.3	12.4±0.3	11.3±0.3	-
	n=1	n=15	n=48	n=112	n=146	n=84	_
Overall	196	140.9±2.0	102.8±1.8	81.7±1.0	63.8±0.6	59.9±0.9	_
	n=1	n=15	n=48	n=112	n=146	n=84	_

P. matsutama 발육기간

기주의 내부에서 기생하여 embryo상태로 월동한다고 알려져 있으며, 내부에서의 영기별 발육은 외부에서의 관찰이 불가능하고, 우화 전까지는 종 동정이 되지 않기 때문에 번데기기와 성충시기까지의 기간을 조사하였다. *I. seoulis*와는 달리 한 기주에서 여러 마리의 성충이 우화 할 수 있는 과기생(superparasitism)이 관찰되었다. 기주내부 유충기간은 번데기기간에 비해 짧게 나타났고, 온도가 높아지더라도 발육기간이 짧아지는 경향이 뚜렷하지 않았다(표 3). 하지만 번데기 및 성충우화까지의 기간은 저온에서 24℃까지의 온도범위에서는 온도가 높아질수록 발육기간이 짧아지는 경향을 보였으며, 27℃에서는 고온에 의한 발육저해가 나타났으며, 30℃에서는 우화된 성충이 없었다. 기주인 솔잎혹파리와는 달리 저온에서도 성충으로 우화 하는데 성공한 개체가 많았다.

I. seoulis 발육기간

기주인 솔잎혹파리나 혹파리살이먹좀벌에 비해 성충으로 우화 하는데 걸리는 기간이 상대적으로 길었으며, 기주내 유충기, 번데기기, 우화기 전체에서 온도가 높아질수록 발육기간이 짧아짐을 알 수 있었다 (표 4). 고온 30℃에서는 성충으로 우화

하는데 성공한 개체가 없었으며, 혹파리살이먹좀벌과 달리 과기생은 일어나지 않았으며, 기생율도 낮은 것으로 나타났다.

Table 3. Developmental duration(days) for *P.matsutama* at constant temperatures

	Days required (Mean ± SEM) to complete development of life stages at						
Stage	12℃	15℃	18℃	21℃	24℃	27℃	30℃
Larva	19.39±1.04	22.54±1.43	17.09±0.63	16.89±0.57	18.17±1.80	14.71±0.60	-
in host	n=49	n=61	n=44	n=57	n=23	n=7	-
Cocoon	83.64±0.79	54.62±0.89	33.27±0.39	27.34±0.31	23.97±0.65	26.29±0.52	-
	n=84	n=82	n=52	n=72	n=29	n=7	-
Overall	101.38±0.94	72.49±0.84	50.17±0.67	43.89±0.60	41.28±1.40	41.00±0.90	-
	n=84	n=82	n=52	n=72	n=29	n=7	-

솔잎혹파리 및 기생봉의 온도발육모델

Sharpe & DeMichele의 모델을 이용하여 각 온도별 발육율을 나타낸 결과에서 각 종이 고유한 온도반응을 보임을 알 수가 있었다 (그림 2). 각 종별, 영기별 추정변수는 표 5와 같이 동일 환경조건하에서 기주 및 기생봉의 phenology가 상이함을 알 수가 있으며 이는 솔잎혹파리 및 기생봉의 야외 우화 시기의 예측, 특히 기생봉의 경우 실내사육시 온도를 통한 발육속도의 조절에 중요한 정보가 될 것이다.

본 연구에서 선형모델은 일반적으로 적합성은 높은 편이지만, 혹파리살이먹좀벌은 다소 적합성이 낮았으며 혹파리살이먹좀벌의 기주내 발육은 선형모델로 설명이 되지 않았다. 직선회귀식으로 추정된 성충우화시기까지의 발육영점은 혹파리살이먹좀벌, 솔잎혹파리, 솔잎혹파리먹좀벌 순으로 높아졌다(표 6). 이는 종마다 외부 온도에 대한 월동 후 발육의 개시기가 다를 수 있음을 시사한다.

Table 4. Developmental duration(days) for *I. seoulis* at constant temperatures

Stage	Days required (Mean ± SEM) to complete development of life stages at						
	12℃	15℃	18℃	21℃	24℃	27℃	30℃
Larva in host	104.11±4.70 n=9	72.35±3.52 n=20	62.57±3.94 n=28	51.15±5.49 n=13	29.00±2.28 n=10	26.37±2.93 n=19	- -
Pupa	110.00±1.85 n=9	71.00±1.86 n=20	48.96±1.04 n=28	32.75±1.21 n=13	26.44±4.40 n=10	25.74±1.89 n=19	- -
Total	214.11±4.01 n=9	143.35±2.24 n=20	111.54±4.45 n=28	84.77±5.98 n=13	56.70±4.73 n=10	52.11±3.18 n=19	- -

Table 5. Parameter estimates of Sharpe & DeMichele for *T. japonensis, P.matsutama, and I. seoulis*

Species	Stage	Rho25	HA	TH	HH	r^2
T. japonenesis	Larva	0.03194	19860.348	300.52	34895.795	0.9999
	Pupa	0.09176	14451.537	303.20	128775.124	0.9962
	Total	0.01882	15722.853	303.28	68396.602	0.9999
P. matsutama	Larva	0.06465	2859.233	301.69	747110.723	0.9816
	Cocoon	0.17149	35113.796	294.34	52270.015	0.9990
	Total	0.32522	45020.904	289.70	50515.394	0.9997
I. seoulis	Larva	0.03711	19754.052	303.03	199452.765	0.9886
	Cocoon	0.05162	21787.073	301.89	79878.211	0.9995
	Total	0.01867	16825.062	303.52	80650.026	0.9978

발육분포모델

솔잎혹파리 및 기생봉의 경우 온도의 영향과 관계없이 성충이 우화하는 유형이 Weibull Function으로 설명이 가능하였다. 각 종별로 Weibull Function을 사용하여 고유한 변수값을 추정한 결과 표 7과 같으며 솔잎혹파리의 온도별 발육 유형은 그림 3과 같다.

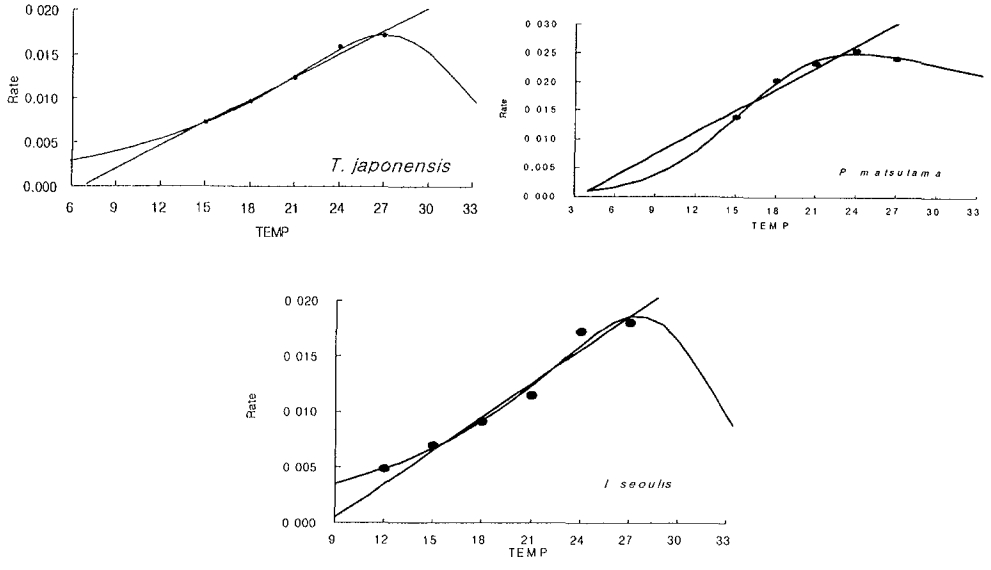


Fig. 2. Developmental rate curve for *T. japonensis*, *P. matsutama*, and *I. seoulis*

Table 6. Linear regression model of developmental rate(*y*) for *T. japonensis*, *P. matsutama* and *I. seoulis*

Species	Stage	Regression equation	R^2	Base temp.
T. japonensis	Larva	y=-0.003474 + 0.000877x	0.97	4.0
	Pupa	y=-0.035816 + 0.005007x	0.94	7.6
	Overall	y=-0.005820 + 0.000871x	0.99	6.7
P. matsutama	Larva	y= 0.043873 + $0.000837x^{n.s.}$	0.61	-
	Cocoon	y=-0.021142 + 0.002740x	0.97	7.7
	Overall	y=-0.004122 + 0.001275x	0.93	3.2
I. seoulis	Larva	y=-0.032483 + 0.002790x	0.89	11.6
	Cocoon	y=-0.027073 + 0.002729x	0.98	9.9
	Overall	y=-0.008581 + 0.001007x	0.96	8.5

Table 7. Parameter estimates (asysmptotic 95% confidence interval) for cumulative Weibull function fitted to standard normalized distribution for overall stage of *T. japonensis, P. matsutama,* and *I. seoulis.*

Species	η	β	γ	r^2
T. japonensis	0.5244±0.1063	4.8990± 1.0742	0.5173±0.1056	0.9991
P. matsutama	0.6187±1.7342	5.2038±15.3405	0.4162±1.7247	0.9078
I. seoulis	0.9304±0.0909	4.7301± 0.5077	0.1350±0.0903	0.9998

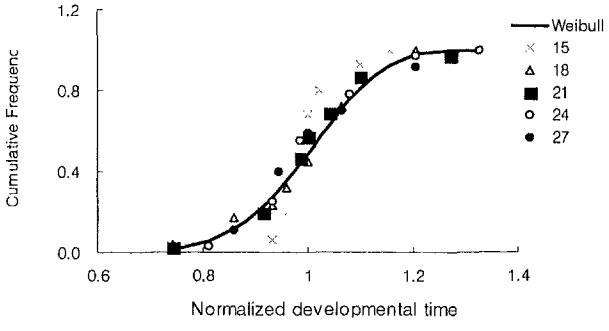


Fig. 3. Cumulative Weibull function fitted to standard normalized distribution for overall stage of *T. japonensis.*

참고문헌

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

Sharpe, P.J.H., G.L. Curry, D.W. DeMichele, and C.L. Cole. 1977. Distribution model of organism development times. J. Theor. Bio. 66: 21-38.

Wagner, T.L., H-I Wu, O.-J.H. Sharpe and R.N. Coulson. 1984. Modeling distribution of insect developmental time: a literature review and application of the Weibull function. Ann Entomol. Soc. Am. 77: 475-487.

제 8 절 솔잎혹파리 피해율 및 기생봉 기생율 변동 전망

1. 솔잎혹파리 피해율 변동

솔잎혹파리의 전국적인 피해 발생상황 기생봉의 기생율 변동을 파악하고 이를 피해발생 예측시스템에서 예측되는 결과와 비교 평가하기 위하여 솔잎혹파리 피해율 및 기생봉의 기생율의 과거 조사된 자료를 정리하고 전국 주요지역에 대한 추가조사를 실시하였다.

솔잎혹파리에 의한 피해는 경기, 강원, 충북 등의 지역에서는 1980년대 중반에 피해율이 크게 증가하였으나 그 이후 감소하여 안정화되는 추세에 있으며, 경남, 전남 등의 지역에서는 피해율이 10%전후의 낮은 값에서 안정화되어 변동하고 있다.

한편 최근 전국적인 솔잎혹파리의 피해는 2000년에는 평균 13.8%, 1999년의 14.1%, 1998년에는 18.1%로 최근 다소 감소하고 있는 추세를 보였다(표 1, 그림 1). 그러나 지역에 따라서는 피해율이 크게 증가 및 감소를 반복하는 경우도 보여주고 있다.

각 지역별로 발생비율을 보면 솔잎혹파리에 의한 피해율이 20%미만인 경우가 1999년과 2000년에 각각 87%, 91%로 매우 높았으며 20-50% 지역은 8%, 13%였으며, 50%이상의 높은 피해를 보이는 곳은 2000년에 1곳에서 발생하였다(표 2).

이러한 결과는 앞에서 살펴본 바와 같이 솔잎혹파리의 피해는 10-12년의 주기로 증가하고 있으며 지역에 따라 4가지의 변동 유형을 보인다고 하는 특성을 잘 반영해 주고 있다. 또한 3장의 피해발생 예측시스템에서 예측되는 2001년 및 2002년의 피해발생 전망에서 일부지역에서 피해가 증가할 것이라는 내용과도 지역적인 차이는 있지만 잘 일치하는 결과를 보이고 있다. 이는 솔잎혹파리는 피해회복지에서도 피해 '중-심' 지역이 발생할 수 있다는 가능성을 제시해 주고 있다.

따라서 2001년도에는 솔잎혹파리에 의한 피해는 전국적으로 평균 13%의 피해율은 보일 것으로 예상되며, 방제대상이 되는 피해 '중'이상의 지역은 다소 감소할 것으로 예상된다. 그러나 강원, 충청, 경북, 경남, 제주 등의 지역에서는 피해 증가지역이 있을 것으로 예상된다. 따라서 이들 지역에서 솔잎혹파리에 의한 피해가 증가된 것으로 전망되므로 지속적인 예찰조사가 요구된다.

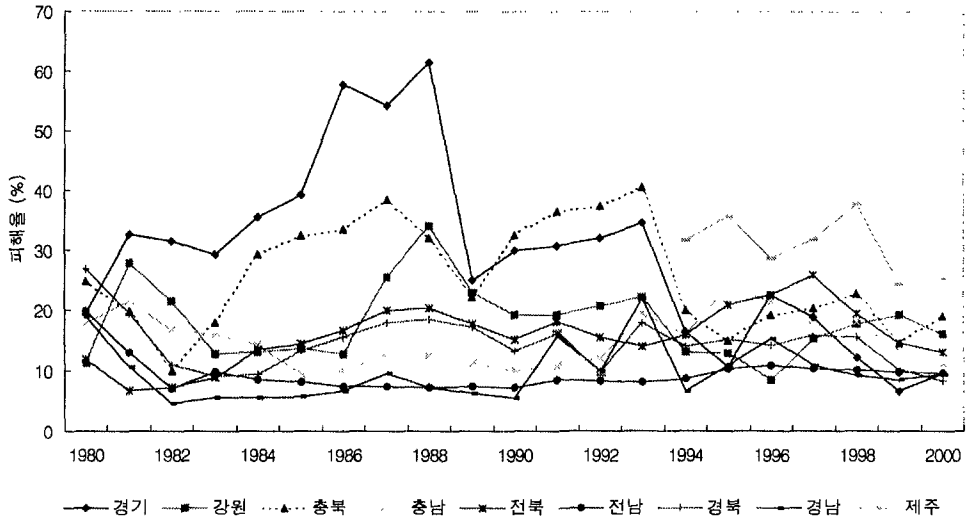


그림 1. 연도별 솔잎혹파리 피해율 변동

표 1. 도별 솔잎혹파리 충영형성율 변동

구 분	충영형성율(%)		
	1998	1999	2000
평균	18.1	14.1	13.6
경기	12.3	8.1	9.7
강원	17.8	20.9	16.2
충북	22.8	19.7	19.1
충남	18.2	13.2	11.3
전북	19.5	13.3	13.1
전남	10.1	9.9	9.7
경북	15.5	9.6	8.4
경남	9.2	8.0	9.4
제주	37.8	21.4	25.3

표 2. 지역(시 · 군)별 충영형성율 분포

피해도	충영형성율(%)	1999		2000	
		시군수	비율(%)	시군수	비율(%)
경	20 미만	126	87	139	91
중	20 - 50	19	13	12	8
심	50 이상	0	0	1	1
합계		145	100	152	100

2. 기생봉의 기생율 변동

기생봉의 기생율 변동은 솔잎혹파리의 피해율에 의존적으로 변동한다는 것을 앞에서 살펴보았다. 천적 기생봉의 기생율은 지역적인 차이는 있으나 1985년 이후 다소 증가하는 추세를 보이고 있다(그림 2). 특히 1998년에는 12.3%, 1999년에는 14.7%, 2000년에는 15%의 기생율로 다소 증가하고 있다(표 3). 지역별로는 경기, 강원, 충북, 경북, 제주 등은 90년대 초반이후 증가추세에 있으며, 기타지역은 큰 변이를 보이지 않고 있다(그림 2).

지역별로는 2000년 현재는 전체적으로 천적기생율은 25%이하로 낮은 기생율을 나타내고 있으며 이들 지역의 80%이상에서 천적기생율이 10% 이상을 보이고 있다. 이러한 추세는 2001년에서 유사하게 나타날 것으로 예상되며 예상되는 기생봉의 기생율은 15% 수준이 될 것으로 보인다.

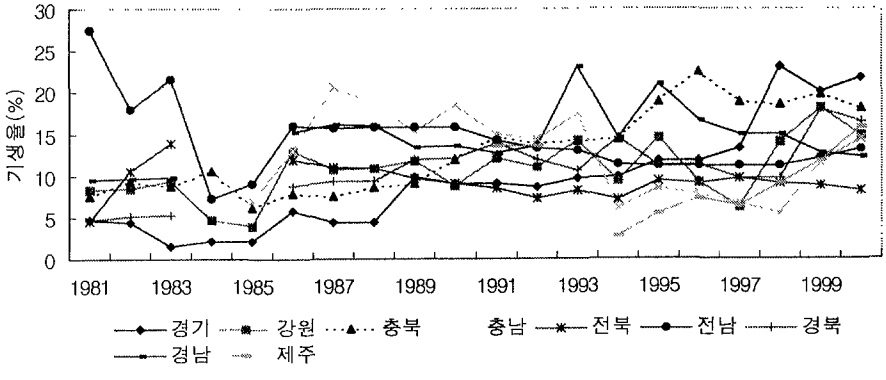


그림 2. 연도별 천적 기생율 변동

표 3. 지역별 솔잎혹파리의 천적 기생율

구 분	천적기생율(%)		
	1998	1999	2000
평균	12.3	14.7	15.0
경기	23.2	20.3	21.7
강원	14.0	19.7	14.8
충북	18.5	19.3	18.1
충남	5.4	12.0	14.3
전북	9.1	7.7	8.2
전남	11.1	12.7	13.1
경북	9.4	17.8	16.5
경남	17.0	13.3	12.2
제주	9.0	15.7	15.9

표 3. 지역별 천적기생율 분포

천적기생율(%)	1999		2000	
	시군수	비율(%)	시군수	비율(%)
5 미만	4	3	1	1
5 - 10	23	16	23	15
10 - 15	49	34	67	44
15 이상	69	47	61	40
계	145	100	152	100

제 3 장 종합관리시스템 모델 개발 분야

제 1 절 서 설

우리나라의 대표적인 수종인 소나무와 해송에 치명적인 피해를 주고 있는 솔잎혹파리의 방제를 위해 본 해충의 생태와 화학적, 생물적, 임업적 방제 등에 대한 기금까지 많은 연구가 있었으나 충영내에서 가해하는 생물적 특성으로 아직까지도 만족할 만한 해결책을 얻지 못하고 있는 실정이다.

솔잎혹파리의 피해는 전국적인 현상이며 이와 관련되는 많은 생물적, 비생물적 요인이 복잡하게 작용하기 때문에 문제 해결을 위해서는 생태학적 관점에서 체제적인 접근법이 요구된다. 체제적인 차원에서 생태계는 에너지원을 초점기준으로 하여 식물 연쇄, 영양물질 순환의 에너지 전이, 순환체제, 환경영향 등의 무수한 되물림고리를 가지고 다변량성, 적응성, 정보의 분산성 등을 내재하고 있는 '자기 조직적인 얼개'로 볼 수 있다.

솔잎혹파리, 소나무, 천적 등 여러 개체군 집단과 이와 관련되는 각종 환경요인과 인위적인 해충방제 등이 복잡하게 포함되어지는 솔잎혹파리 관리문제는 이러한 체제적인 관점에서 해결하기에 적절한 대상이 되나 조직적으로 엮어지지 못할 경우 관계되는 요인들이 매우 많은 거대 체제에서 각 요인데 대한 전문가적인 입장세서 상반되는 의견이 노출될 경향이 강하며 국지주의적 입장만 견지되어 전체 방향 설정이 실종되는 경우가 많다.

따라서 "복잡한 생태체제를 효율적으로 묘사한다"는 대전제하에 가능한 한 사실적으로 묘사할 수 있는 체제를 아체제로 분리하여 구현해 가면서 점진적으로 전체체제를 구성하는 것이 현실적으로 판단되어 진다.

솔잎혹파리 문제의 합리적 해결을 위한 시스템 연구에 있어서는 개체군->군집->생태계 순의 계층구조적 얼개를 모델링의 조직 기반으로 한다. 개체군 수준에서는 솔잎혹파리의 개체군 동태를 위주로 한 시스템 범위를 설정하고 모델화할 수 있으며 군집수준에서는 솔잎혹파리와 기주, 천적, 등의 제반관계를 구명하는 차원에서 시스템을 구현할 수 있다. 생태계의 개념으로 확장되면 각종 환경요인의 영향, 인위적으

로 가해지는 해충방제, 환경독성의 문제 및 비자연적인 소나무나 생태계의 자원가치 문제 등을 체제내로 끌어들여 변량화 할 수 있다.

솔잎혹파리 관리의 시스템 접근법은 이러한 계층구조의 복잡성, 현실성에 따라 정밀성은 조절될 수 있으나 다음과 같이 구체화가 가능하다. 1) 솔잎혹파리 관리에 있어 개체군, 군집, 생태계 관점 및 비자연적인 요소에 대한 주요요인을 도출하며, 2) 1항의 정보를 바탕으로 아체제, 아아체제 등의 시스템을 현실적으로 구현하며, 3) 얻어진 부분적인 정보를 가지고 점차적으로 전반적 정보의 정밀성을 높여 가는 방향으로 전체 얼개를 점진적으로 구성하게 된다.

그러나 이러한 계생태적인 접근법은 모든 요인들을 망라할 수 있는 장점이 있지만 필수적으로 조직화하여야 하는 어려움이 따르며 효율적인 조직화를 이루기 위해서는 생물적, 생태적 사전 정보가 요구된다. 따라서 본 연구에서는 생물정보 계량화 분야에서 얻어진 정보와 축적된 자료 분석을 통하여 솔잎혹파리의 효율적인 방제를 위한 종합관리 시스템개발을 실시하였다.

제 2 절 개체군 동태 예측

1. 개체군 성장 모델

솔잎혹파리는 전 발육단계에 걸쳐서 온도 의존적으로 성장을 하며, 이 때 온도는 유효적산 온도가 중요한 요인으로 작용을 하게된다. 따라서 본 모델에서는 하루하루의 유효적산 온도를 계산하여 솔잎혹파리에 영향을 주는 것으로 하였다. 본 모델에서 솔잎혹파리의 생육에 영향을 미치는 유효온도는 6.3℃를 기준으로 하였다.

모델의 구성을 보면 먼저 초기 개체군의 시작은 성충(No)으로부터 시작을 하였으며, 날짜가 진행되면서 하루하루의 유효온도(DD)를 계산하며, 이 온도는 각 연령군에 적용되어 유효적산온도(SDDi)가 계산이 된다. 각 연령별 유효적산온도가 임계온도(ThSDDi)에 도달하게 되면 다음연령으로 변태를 하게된다. 이때 각 연령의 발육은 유효적산온도에 따라 Weibull 분포(F(x))를 보이게된다.

$$F(x) = 1 - \exp\left(-[(x-\gamma)/\eta]^{\beta}\right)$$

여기서 F(x)는 정규화된 시간 x에서 완전 발육 확률이며, γ, η, β는 계산되는 상수를 나타낸다. 각 연령별 발육속도는 Weibull 분포(F(x))를 보이게 되며 이때 변수들은 다음 표 1과 같다.

솔잎혹파리는 각 연령단계에 따라 다양한 사망요인과 사망률을 나타내고 있으며, 이들의 사망률이 모델에 포함되었다. 각 연령별 사망률은 표 2에 나타난 것과 같다. 이러한 사망률은 평균과 분산을 가지는 정규분포를 보이는 것으로 하였다.

표 1. 솔잎혹파리 발육모델에서 Weibull function의 변수

Life stage	η	β	γ
Egg	0.5244	4.8990	0.5173
1st larvae	0.5244	4.8990	0.5173
2nd larvae	0.5244	4.8990	0.5173
3rd larvae in gall	0.5244	4.8990	0.5173
3rd larvae in soil	0.6166	4.5205	0.4410
Pupae	0.5511	3.0047	0.5173

표 2. 솔잎혹파리의 연령 단계별 평균 사망률(calculated from Lee 1987).

Life stage	Mean	Standard deviation
Potential egg	0.7346	0.1243
Egg	0.0414	0.0348
1st larvae	0.7188	0.1408
2nd larvae	0.2678	0.2162
3rd larvae in gall	0.1049	0.0741
3rd larvae in soil	0.6458	0.1282
Pupae	0.3312	0.2206

모델의 전체적인 흐름도는 그림 1과 같으며, 다음과 같은 연령 단계별 진행 특성을 가진다.

1. 잠재적 알(PE): 솔잎혹파리 암컷 성충 1마리는 평균 120개의 알을 산란할 수 있으며 이때 표준편차는 20인 정규분포를 보인다. 산란은 당일 하루에 모두 끝난다.
2. 알(NE): 모든 잠재적 알이 산란되는 것이 아니며, 이중 평균 0.7346의 비(사망율)는 산란되지 못하고 그 나머지만 실제 산란된다. 이때 산란능력에 영향을 미치는 인자는 솔잎혹파리 자신의 생리적 상태와 강우에 영향을 받는다.
3. 알(N1(t)): 산란 후 알은 산란직후부터의 유효적산온도 110℃(분산계수=2)에 부화하여 1령충이 된다.
4. 1령충(N2(t)): 1영충은 성장을 하지만, 솔잎혹파리는 여름철에 성장을 멈추는 하면이 있다는 Sone (1986)의 보고에 따라 최고온도가 평균온도가 25도 이상이 되면 성장을 멈추게 하였다. 1영충 시작시기부터의 유효적산온도가 1200(분산계수=2.5)이 되면 2령으로 변화를 한다.
5. 2령충(N3(t)): 2령은 성장을 하여 유효적산온도가 700(분산계수=5)이 되면 3령으로 탈피를 한다.
6. 3령충(N3(t)) (솔잎): 유충은 3령 시작시기부터 유효적산온도가 600(분산계수=5)이 되면 낙하를 하기 시작한다.

7. 3령충(N3(t)) (토양): 낙하한 3령 유충은 토양에서 월동을 하며 월동 후 유효적산온도 960(분산계수=3.5)일이 되면 번데기로 변화를 한다.
8. 번데기는 유효적산온도 230이 되면 성충으로 우화를 하며, 암.수 성비(4:6)에 따라 성충의 40%만이 우화 후 산란을 한다. 산란은 우화 당일 수행한다.
9. 이렇게 산란된 알은 다시 유효적산 온도에 따라 발육을 하면서 위의 과정을 반복하게 된다.

개체군 연령분포 예측모델을 위하여 주로 온도 환경요인을 감안하여 유효적산온도 개념을 적용, 각 연령별 밀도를 일차적으로 예측 할 수 있는 모델을 구성하였다. 곧 온도에 따른 개체군의 성장과정을 시뮬레이션 하였는데, 특히 각 개체를 중심으로 한 개체중심 모델을 적용하였는데, 알로부터 시작되며 날짜가 진행되면서 하루하루의 온도를 계산하며 이 온도에 따라 탈피하여 각 연령이 이르도록 유효적산 온도를 계산하였다.

각 개체의 발육능력의 차이를 가정하고 확률과정을 반영하기 위해 random number를 이용하여 온도에 적절하게 변이를 주었다. 입력된 온도는 적절한 임계온도에 대하여 각 개체에 대하여 유효적산온도를 계산하고(그림 2a), 생활사에 따라 알, 각 령충, 용 및 성충의 단계로 밀도를 계산해 낼 수 있도록 하였다 (그림 2b).

2. 개체군동태의 유형화

솔잎혹파리 개체군동태의 유형화 : 우리나라와 일본에서의 자연적인 솔잎혹파리 개체군 동태 유형을 파악하기 위해 이범영(1987) 및 Sone(1987)의 자료에 대하여 인공신경회로망인 Back propagation(BP) 계산법을 이용하여 학습시켰으며 기존의 개체군 동태 자료에 대한 변이를 기억하여 유사한 환경에서 동태 예측 유형화가 가능하도록 하였다.

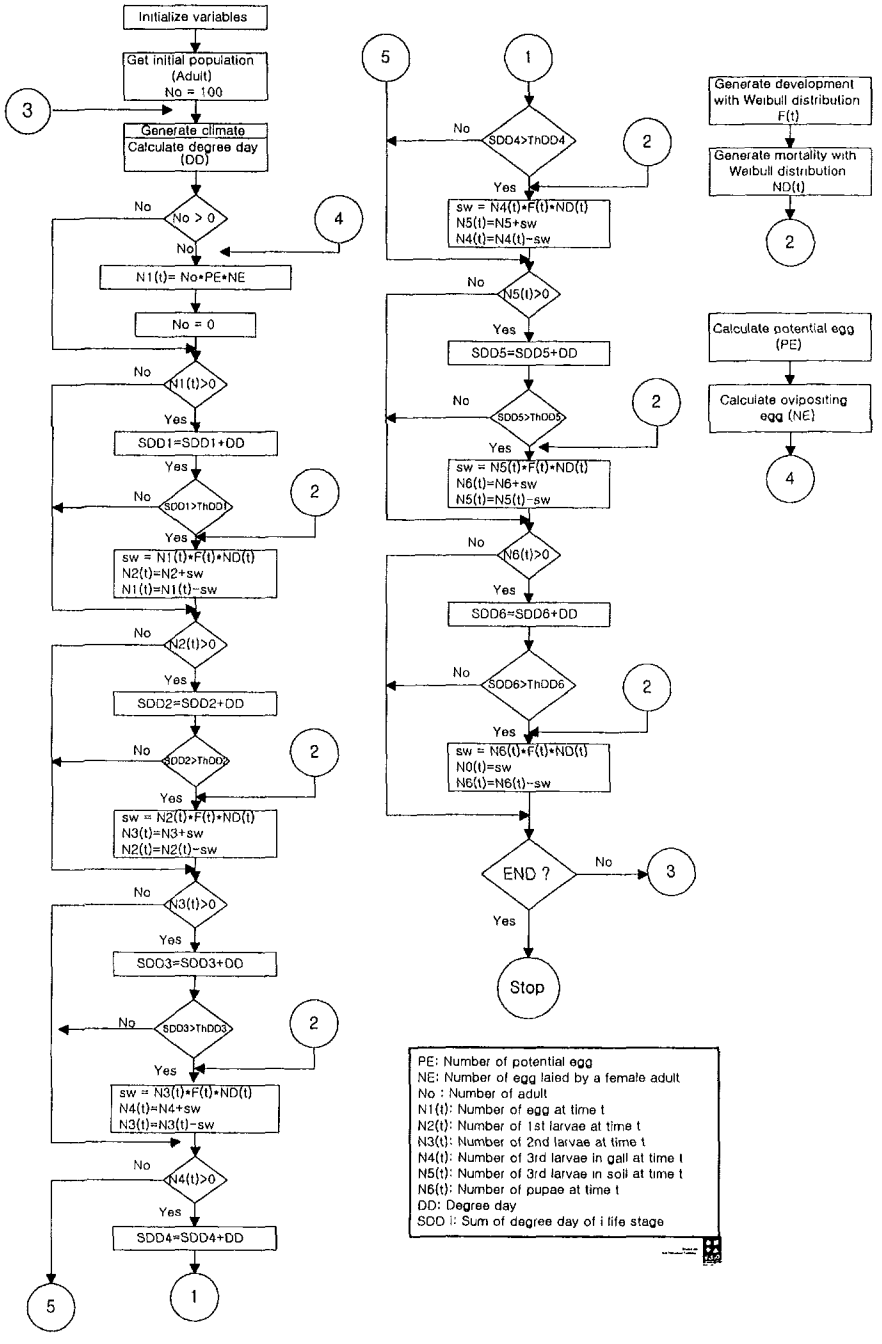
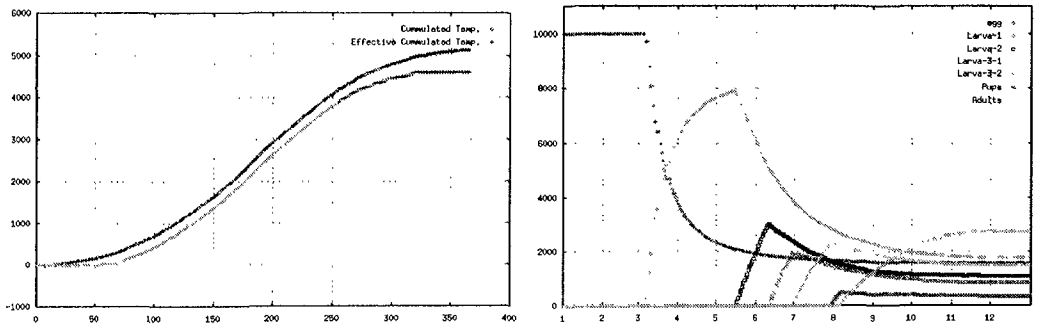


그림 1. 솔잎혹파리 생활사 모델을 위한 흐름도



(a) (b)

그림 2. 임계치를 감안한 입력 온도의 유효적산 온도(a), 솔잎혹파리 개체군의 각 연령기별 밀도 예측(b)

야외에서 조사된 개체군 동태 자료에 대해서 매 4주 동안의 변이를 학습할 수 있었다(그림 3a). 이와 유사한 새로운 개체군의 자료를 입력하면 학습된 인공신경망회로는 다음 시간에서의 밀도를 예측할 수 있었다. 이를 확인하기 위하여 앞서 언급한 자료에서 학습에 사용하지 않은 자료를 입력하여 재인한 결과 실제 결과와 일치하였다(그림 3b)(r=0.95). 이는 이와 비교적 유사한 상황하에서 개체군 동태의 동태적 자료가 충분히 주어지면 개체군의 시간적 출현 특성에 의해서도 앞으로의 밀도가 예측 가능할 수 있음을 시사하였다.

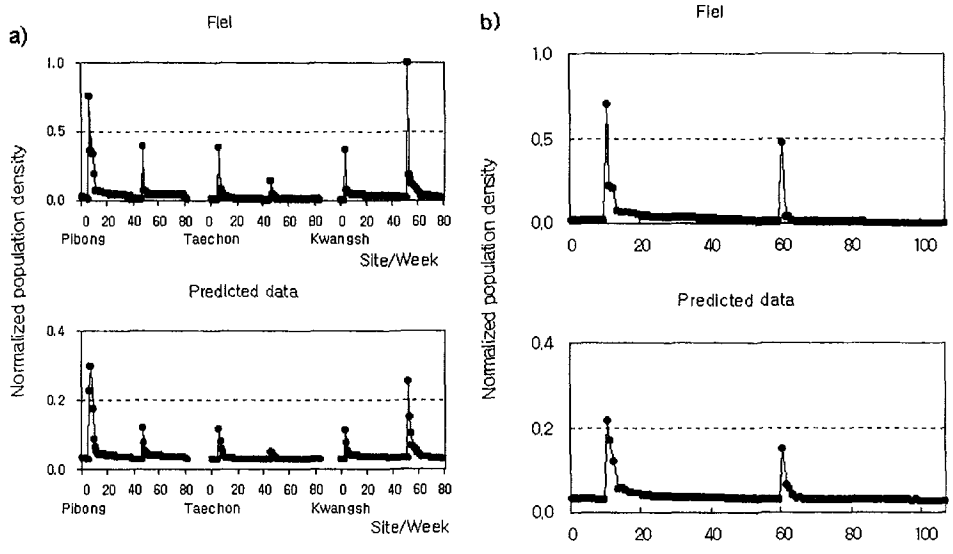


그림 3. (a) 솔잎혹파리 개체군의 야외 자료 및 학습 결과자료, (b) 학습된 신경망을 이용해 예측된 자료와 야외자료.

제 3 절 방제적기 예측

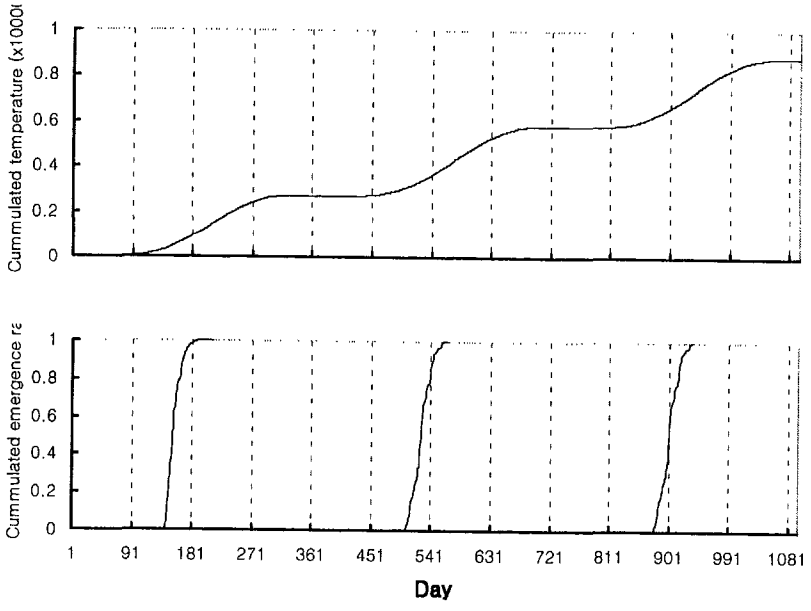
1. 우화 관련자료 및 우화시기 예측

지금까지 솔잎혹파리에 대한 많은 연구가 수행되었으며 그 결과 훌륭한 연구결과들이 솔잎혹파리를 방제하기 위해 현장에서 적용되고 있다. 솔잎혹파리의 효율적인 방제는 방제시기를 선택하는 것이 무엇보다 중요하다. 그러나 지금까지 우화상을 이용한 방제시기 예측방법은 그 시기를 예측하는데 어려움이 있었다. 따라서 본 연구에서는 효율적인 방제를 위한 방제적기를 예측할 수 있는 방법을 개발하였다.

우화 양상은 개체군의 시공간적인 동태 파악이나 생활사 모델 구성에 기초가 되고, 방제적인 측면에서 솔잎혹파리 관리의 중요한 단서가 된다. 솔잎혹파리 생활사에 대한 기존의 연구 중 임업연구원에서 우화에 관련된 자료가 상대적으로 많이 누적되어 있으므로 이를 모델구성에 이용하였다(표 3)

성충 외의 다른 세대의 시간적 발육에 대해서는 현재로서 적절한 자료가 없었으므로 기존의 자료에서 우화를 예측할 수 있도록 하는 방법이 요구되었는데, 이를 위해 기존의 연간 우화자료와 온도 및 강수량 등의 자료를 이용하여 새로운 연도의 우화를 예측할 수 있도록 하였다. 비선형성이 높은 자료의 성질을 감안하여 최근 공학분야에서 복잡한 양상의 자료 특성 추출에 이용되고 있는 인공신경회로망인 Back propagation network (Rumelhart와 McCelland 1986)을 이용하여 학습하였다.

본 연구에서는 통상 이용되고 있는 당해년도(1년치) 온도자료만을 입력하여 당해연도 누적우화율을 예측하는 대신, 입력자료를 2개년의 누적온도와 누적우화율로 이원화하였다. 곧 전년도 우화양상으로부터 누적온도에 따라 발육이 연속되어 다시 다음해의 우화에 연결되는 상황 전반을 학습(training)시키도록 하였다. 인공신경회로망에 입력시키기 위하여 상기 누적온도와 우화율 두 자료를 시간에 따른 2차원 영상자료화 하여(예, x축; 시간(일), y축; 누적우화율) 입력하고 이에 대응되는 당해년도 누적우화율을 출력자료로 하여 학습되도록 하였다(그림 4). 이와 우(1987)에 의해서 제시되어진 적절한 발육영점온도를 적용하여 서울, 춘천, 청주, 대전, 전주, 나주, 울진, 제주 등 8개지역의 36 pattern의 누적우화율자료를 학습시키고, 학습에 사용되지 않은 8 pattern을 인식시켜 예측을 하게 하고 실제 결과와 비교하게 하였다.



.그림 4. 솔잎혹파리 우화유형화를 위한 학습자료의 예. 2년동안의 누적온도와 전년도의 누적우화율이 입력값으로 주어졌으며 출력값으로는 당해연도의 누적우화율이 주어졌다.

2. 우화 예측 모델의 구성

앞서 언급하였듯이 지금까지 누적된 자료를 입력하여 우화 예측 모델을 구성하였다. 우화시기를 예측하기 위한 학습은 a) 전년도 우화자료와 2년간의 온도자료(당해년도 4월 30일까지)를 준 경우와, b) 위 a의 자료에 다시 예측온도(당해년도 5월 1일부터 7월 31일까지)를 포함시킨 경우와, c) 위 b의 경우에 다시 강우에 대한 영향을 더 포함시킨 3가지 경우를 들 수 있다. 강우의 영향은 학습 대상일 4일을 기준으로 하여 1mm 이상 강우가 1일 이상 있는 경우 "강우 효과 있음"으로 하고 그 외는 "강우 효과 없음"으로 하여 binary로 입력시켰다.

학습결과 대체적으로 근사하게 예측되었다(그림 5) 그러나 지역에 따라 다소 상이한 곳도 있었는데 대체적으로 지리적으로 떨어져 있거나 학습 pattern수가 작은 경우에 불일치하는 경향이 있었다. 이를테면 기후조건이 다른 제주지역은 예측치와 상대적으로 차이가 있었다.

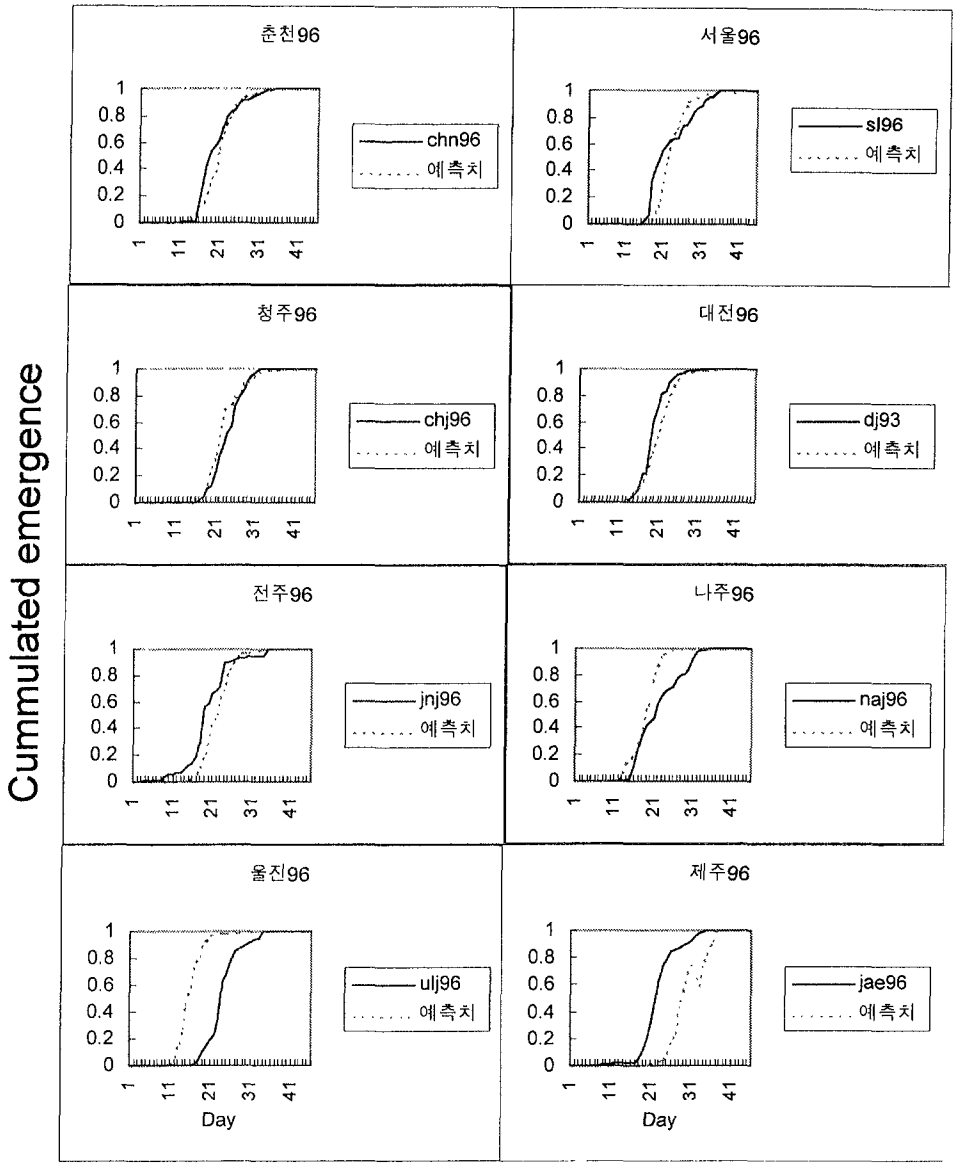


그림 5. 역전파신경회로망을 이용한 솔잎혹파리 우화유형화를 실시한 결과의 예. 학습이 완료된 후 학습에는 사용되지 않은 새로운 자료를 이용하여 모델을 검정한 결과이다.

표 3. 각 지역별로 조사된 솔잎혹파리 우화자료 목록

지역	연도	자료수(년)	학습가능자료수(연속)
춘천	1976-1978, 1989 1991-1996	10	7
서울	1977-1983, 1988-1989 1995-1996	11	8
청주	1989-1993, 1995-1996	7	5
대전	1981-1985, 1987-1993	12	10
전주	1990 1992-1996	6	4
나주	1988-1990, 1993, 1995-1996	6	3
울진	1989-1990, 1995-1996	4	2
제주	1991-1996	6	5
계		62	44

제 4 절 시공간적 발생 예측

우리나라에서 솔잎혹파리는 1990년대 중반이후 전국적으로 분포되어 있으며 현재는 금강산 등 북한지역으로 확산이 이루어지고 있다. 따라서 북한지역을 제외한 남한지역에서는 솔잎혹파리 피해회복지에 대한 관리가 중요하게 되었으며 피해를 낮은 수준에서 유지하며 발생을 억제하는 전략이 필요하다. 이에 본 연구에서는 전국규모의 각 지역에서 솔잎혹파리의 장기적인 발생전망을 예측할 수 있도록 시스템을 구성하였다.

1. 개체군 동태에 관한 이론 연구

주지하다시피 공간적인 확산에 관한 모델은 솔잎혹파리 개체군의 전파양상을 표출해 줄 수 있는데, 이는 물리학적인 반응-확산(reaction-diffusion) 양상과 대비되어 연구될 수 있다. 연구 여건상 기존 자료가 많은 대형크기(large scale; 예, 도 수준)에서 stratified diffusion이 많은 것을 고려하여 일차적으로 Shigesada et al (1995)에 의한 Coalescing colony model을 적용하였다.

가. Coalescing colony model

앞서 언급하였듯이 공간적인 확산에 관한 모델은 솔잎혹파리 개체군의 전파양상을 표출해 줄 수 있는데 이는 물리학적인 입자 확산양상과 대비되어 연구될 수 있다. 연구 여건상 기존 자료가 많은 대형크기(large scale; 예, 도 수준)에서 모사하고자 하였다. 일차적으로 Coalescing colony model을 고려하였다. 상기 언급된 확산공식에서 확산계수 D를 일정하게 하고 실제적인 상황에서 개체군크기가 n으로 나타내고 생명의 내재적 증가율이 0.5라고 하면 시공간적 확산은 2차원의 시공간에서 아래와 같이 표시된다(Skellam 1951).

$$\frac{\delta n}{\delta t} = D(\frac{\delta^2 n}{\delta x^2} + \frac{\delta^2 n}{\delta y^2}) + \varepsilon n$$

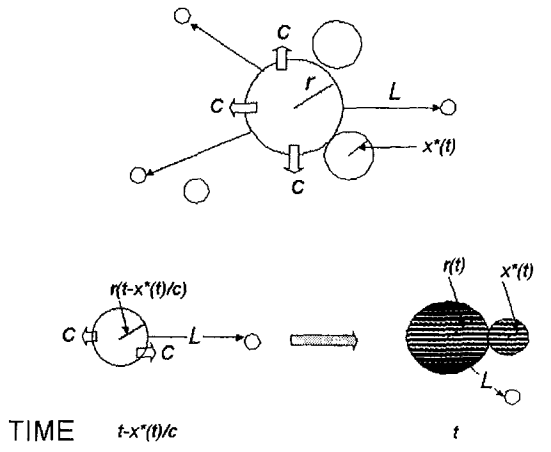


그림 6. Coalescing colony model에서 확산유형 (Shigesada et al. 1995).

Shigesada et al.(1995)에 의하면 어떤 공간이 어떤 밀도 역치 n*보다 높은 밀도를 가진 지역을 점령되었다고 하고 점령된 지역의 x의 전체크기의 밀도 ρ(x,t)는 아래와 같은 von Forester공식을 만족시킨다.

$$\frac{\delta\rho(x,t)}{\delta} + c\frac{\rho(x,t)}{\delta x} = 0$$

여기서 c는 확산되는 개체군의 속도이다. 개체군의 증가를 상기 c에 따른 확산(이웃확산; neiborhood diffusion)과 바람 등에 의해서 장거리 L를 가는 먼 확산(Long distance diffusion)이 있다고 가정한다. 나아가 장거리 이동한 개체군이 증가하여 다시 모집단과 결합(Coalescing)한다고 하면(그림 6), 아래와 같은 제반 공식을 만족한다.

점령지 밀도: $\rho(x,t) = \frac{1}{\lambda(r(t-\frac{x}{c}))}$ for $ct \geq x$

$$\rho(x,t) = 0 \qquad \text{for } x > ct > 0$$

확산속도: $\frac{d}{dt}\pi r^2 = 2\pi rc \;\; ; \;\; r^2 = x^2 + y^2 \qquad \text{for } t_s > t > 0$

$$\frac{d}{dt}\pi r^2 = 2\pi rc + \pi x^{*2}\rho(x^*,t)(c - x^*) \quad \text{for } t > t_s$$

장거리 확산 거리: $L = r(t) - r(t - \frac{x^{-}t}{c}) + x^{*}(t)$ for $t \geq t_s$

나. 세포자동자(cellular automata)를 이용한 Lattice 모델

공간적인 분포의 self similarity 및 모델의 병렬동태성 등을 고려하기 위하여 세포자동자 모델(cellular automata model)에 대하여 검토하였다. 특히 세포자동자를 생태적인 확산에 직접 응용하여 물리적인 *mean field* 개념과 접속될 있는 Harada와 Iwasa(1994)의 검정법을 검토하였다. 이들은 식물의 무성생식과 유성생식으로 확산되는 과정을 표출하였는데 이는 각각 솔잎혹파리의 근거리 확산과 원거리 확산(바람 등에 의한)으로 대응될 수 있다.

곧, 격자(lattice) 상의 각 site가 개체에 의해 점유되었거나 비어 있는 상황을 +와 0으로 나타내고 이 개체가 인접 주변으로 전파(예, 식물의 무성생식, 곤충의 자체증가로 인한 확산)되거나, 장거리로 이동(예, 식물 씨앗의 확산, 곤충의 바람에 의한 확산)하거나, 죽는 세 가지의 경우를 아래와 같이 기호화 할 수 있다.

[1] 치사: $+ \xrightarrow{d} 0,$

[2] 인접확산: $(+, 0) \xrightarrow{b/z} (+, +)$

[3] 장거리확산: $0 \xrightarrow{m} +$

장거리 이동지수는 $m=(s+\beta/zn(+))\rho_1$과 같이 나타낼 수 있고, (,)는 최근의 이웃쌍(n.n.)을 나타낸다. 상수z 는 각 격자점의 n.n. site의 개수로 z=4이고, 기타 문자는 아래와 같다.

d: death rate (사망율)

b: 인접확산율(또는 식물의 경우 무성생식에 의한 최대 증식율)

m: 장거리 이동지수 (또는 식물의 경우 유성생식에 의한 증식율)

ρ_1:임의의 site가 번식에 의해 점거될 확률(평균밀도)

ρ_0:임의의 site가 비어 있을 확률 (평균밀도)

n(+): n.n. site중의 +의 개수 $0 \leq n(+) \leq z$

s: 개체 고유의 장거리 이동을 나타내는 계수

β: crowding effect의 방향과 크기.

위의 전이 규칙으로부터 평균밀도와 국소밀도에 대한 다음과 같은 류의 식을 얻을 수 있다.

$$\frac{d\rho+}{dt} = -d\,\rho_{+} + bq_{0/+} + (s+\beta q_{+/+})\,\rho_{+}\,\rho_{0}$$ 여기서 각 변량은 아래와 같다.

$q_{0/+}$: 점유된 site의 임의의 n.n site가 비어있을 확률

$q_{+/+}$: 점유된 site의 임의의 n.n site가 점유되어 있을 확률

이는 평균 밀도와는 다른 개념으로 유성생식률은 주위의 점유site의 개수에 의존하므로 $q_{+/+}$를 포함하는데 $q_{+/+}$는 ρ_{++}/ρ_{+}과 같다. $\rho_0=1-\rho_{+}$이고 $q_{0/+}=1-q_{+/++}$임을 이용하여 (3)식을 바꾸면

$$\frac{d\rho+}{dt} = -d\rho_{+} + b(1-q_{+/+})\,\rho_{+} + (s+\beta q_{+/+})\,\rho_{+}(1-\rho_{+})$$ 이 된다.

분석에 의해 이러한 식은 적절하게 모수를 조정하여 Global persistence, bistability, extinction등을 얻는 것을 알 수 있다. 나아가 평균밀도와 국소밀도를 같이 고려하여 paired approximation이 가능하다. 이러한 모델은 대상 개체군이 개체군 증가의 잠재성을 가지고 어떤 시간(t)과 공간(x, y)에서 어떻게 확산 밀도를 추론할 수 있는 기초가 될 수 있고 현재 많은 수리 생태학자가 연구하고 있는 대상이다.

다. 생태확산방정식(Ecological Diffusion Equation)의 해석

일반적인 경우, 생태학적 확산은 자기 증식을 하는 가상의 생물의 지역 점유정도 변이를 파악함으로써 형상화할 수 있다. 이는 포괄적인 면에서 2차원적인 확산현상과 개체군의 번식을 함께 표현하여야 하는데, Skellam(1951)에 의하여 도입된 Fick의 확산방정식에 의해서

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D\left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2}\right) + \lambda n$$

와 같이 정의할 수 있다. 이때, n(x,y;t)는 개체군의 밀도이며, λ는 번식률이다. 이 방정식의 해는 만일, 초기의 개체군의 수가 N_0 라고 할 때, 시간 t 만큼 경과한 뒤에 중심으로부터 임의의 거리 $r(=\sqrt{x^2+y^2})$에 대한 개체군의 밀도 분포로 주어지는데, 즉,

$$n(r,t) = \frac{N_o}{4\pi Dt} e^{(\lambda t - \frac{r^2}{4Dt})}$$

와 같이 변형된 정규분포를 보이게 된다.

위 식의 결과는 시간에 따라 개체군의 밀도가 높아지며, 동시에 분포의 폭도 넓어지게 나타난다. 이로부터, 개체군이 점령한 지역의 외곽 경계를 파악하기 위하여 역치 밀도 n^*를 정의하면, 이 때의 개체군의 분포에 대한 반경을 r* 라 둘 수 있는데, 이는 그 개체군이 현재 점령한 지역에 대한 반경으로 간주할 수 있다. 이에 대한 해석은 Okubo(1980)나 Murray(1988)등에 의하여 이루어졌고, 이후 Shigesada 등은 개체군이 점령한 지역의 반경이 증가하는 유형을 3가지로 분석하여 적절히 대응되는 수학적 가정을 하였다. Shigesada 등의 연구는 많은 연구 결과로부터 검정을 받았는데 우리는 이러한 가정을 토대로 하여 결과적으로 Skellam의 결과와 일치하며, Shigesada의 유형별 확산을 포용할 수 있는 생태학적 세포자동자를 적용하고 실제상황을 시뮬레이션을 통해 검정하였다.

라. 생태학적 세포자동자

세포자동자는 von Neumann과 Ulam에 의하여, 1963과 1966년에 생물학적 대상을 단순한 수학적 모델로 표현하기 위한 작업으로 처음 소개되었다. 이후, 물리학 분야에서 "자기조직과 혼돈현상"등을 다루기 위하여 많이 고찰되었다(Wolfram 1983a, Wolfram 1983b). 세포자동자란 시간과 공간이 불연속적으로 주어진 수학적 공간상에서 주어진 기본적인 유한개의 국부 법칙(Local Rules)을 만족하도록 결정되는 물리량에 대해서 수학적으로 이상화한 것이다. 일반적으로 이러한 수학적 이상화는 결국 불연속적인 물리량을 다루는 것으로 귀결되는데, 이러한 불연속성는 결국 전산화하기에 적절한 알고리즘이 된다(Wolfram 1983a, Wolfram 1983b).

1) 기본 세포자동자(Elementary Cellular Automata)

전산에서의 기본적인 개념인 Boolean 대수를 이용한 기본 세포자동자를 소개하고자 한다. N개 혹은 무한히 많은 갯수의 격자화 지역들로 구성된 하나의 조직체를 가상하고, 이를 구성하는 각 지역을 세포라 하며, 임의의 시점에서 i 번째 세포의 상태를 나타내는 값을 a_i 라 하자. 이로써 i 번째 세포로부터 반경 r 내에 있는

세포들의 상태들로 이루어진 $2r+1$개의 원소로 구성된 벡터를 고려할 수 있는데, 이를 i번째 오토마톤 이라 부른다. 이 때, 바로 다음 시점에서 정의되는 i 번째 세포의 상태 a_i'을 i번째 오토마톤의 상태에 따라 우리가 미리 정해둔 법칙들을 만족하는 세포 상태로 결정할 수가 있다. 즉,

$$\phi(a_{i-r},\cdots,a_{i-1},\ a_i,a_{i+1},\cdots,a_{i+r}) \ \rightarrow \ a_i'$$

와 같은 함수적 표현이 가능하다. 여기서, 법칙 ϕ의 수는

$$(number\ of\ possible\ state)^{(number\ of\ possible\ state)^{2r+1}}$$

만큼 정의가 가능하다. 이 법칙들에 따라 다음 시점의 세포의 상태가 자동적으로 결정되어지는 것을 '반경 r인 세포자동자'라 한다.

예를 들면, 가장 간단한 경우의 세포자동자로서, 1차원 격자위에서 세포의 상태가 0 혹은 1로 주어지며 반경 1인 세포자동자를 들 수 있는데, 이를 기본 세포자동자라 부른다. 즉,

$$\phi(a_{i-1},a_i,a_{i+1}) \rightarrow a_i'$$

와 같이 표현할 수 있는데, 이때, 가능한 모든 경우의 오토마톤의 상태는 모두 $8(=2^3)$가지가 되며, 이를 묶어 집합 Γ라 하면,

$$\Gamma=\{(1,1,1),(1,1,0),(1,0,1),(1,0,0),(0,1,1),(0,1,0),(0,0,1),(0,0,0)\}$$

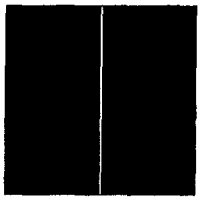
가 된다. 이때, 정의 법칙의 수는 총 $256(=2^8)$개가 된다. 집합 Γ의 i 번째의 오토마톤에 대하여, 오토마톤의 중심 세포의 다음 시점의 상태를 γ_i(0 혹은 1)라 하여 특정한 이름을 가진 법칙으로 정의하면

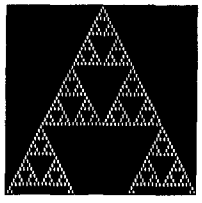
$$\text{RULE } \gamma_1\gamma_2\gamma_3\gamma_4\gamma_5\gamma_6\gamma_7\gamma_8$$

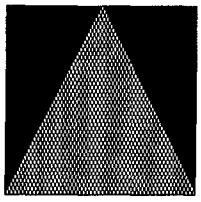
와 같이 명명할 수 있는데, 예를 들어, 'RULE 01011010'는 오토마톤의 상태에 따라 다음 시점에 각각의 중심 세포의 값이

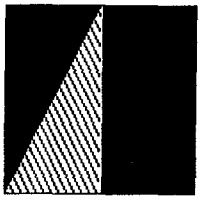
$$\frac{(1,1,1)}{0},\ \frac{(1,1,0)}{1},\ \frac{(1,0,1)}{0},\ \frac{(1,0,0)}{1},\ \frac{(0,1,1)}{1},\ \frac{(0,1,0)}{0},\ \frac{(0,0,1)}{1},\ \frac{(0,0,0)}{0}$$

와 같이 정의된다. 이를 십진법으로 표현하여 'RULE 90'라고 부르기 한다. 아래의 그림은 몇가지 법칙에 따라 표현된 모양을 나타낸 그림이다.


RULE 4


RULE 18


RULE 186


RULE 230

2) 합산 세포자동자(Additive Cellular Automata)

이러한 1차원 기본 세포자동자는 논리연산을 이용하여 실제 산출결과로서 표현될 수 있는데, 그 중에서 앞에서 예로든 RULE 90은

$$a_i' = a_{i-1} \oplus a_{i+1}$$

와 같이 단순히 양 이웃의 세포의 논리합에 의하여 다음시점의 중심세포의 상태를 나타낼 수 있다. 또한, RULE 150은

$$a_i' = a_{i-1} \oplus a_i \oplus a_{i+1}$$

와 같이 중심세포의 상태 값까지 포함하여 논리합에 의해 다음 시점의 중심 세포의 상태가 결정된다. 그림은 각각 RULE 90과 RULE 150을 나타낸 것이다. 이러한 논리합산은 특징적으로 $\gamma_3 = \gamma_1 + \gamma_2$를 만족하고, 또한 $\gamma_1\gamma_2 0 \gamma_3\gamma_2\gamma_1\gamma_3 0$ 같은 타입의 법칙을 만든다. 이러한 합산적 법칙을 일반화하여 보면 기본 세포자동자에 대해

$$\begin{aligned} a_i' &= \phi(a_{i-1}, a_i, a_{i+1}) \\ &= w_{-1}a_{i-1} + w_0 a_i + w_{+1}a_{i+1} \end{aligned} \tag{1}$$

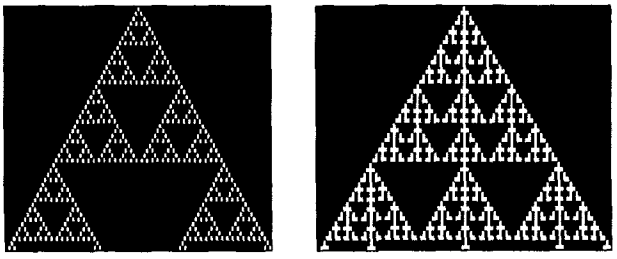
와 같이, ω_0, ω_{-1}, ω_{+1}은 모두 0 혹은 1인 계수이며, a_i는 모듈로(modulo) 2인 상태의 수로 된다. 이와 같은 논리연산을 통한 세포자동자는 대체로 임의의 위치에서의 상태가 시간의 진행에 따라 전 공간으로 그 영향을 미치는 대표적인 확산의 성질을 내포하고 있다. 따라서, 논리합산적 세포자동자를 일반 합산적 연산으로 변환하기 위하여, 0혹은 1인 값을 가지는 계수 ω 들의 값을 0과 1사이의 값으로 확장하고, 이러한 계수들의 합을 1로 두는 조건으로 확장할 수 있다.

즉

$$0 \le w_h \le 1, \quad \sum_h w_h = 1$$

와 같은 조건하에서

$$a_i' = \sum_h w_h a_{i+h}$$



(a) RULE 90 (b) RULE 150

와 같이 기술하여 볼 수가 있다. 여기서 h는 자동자(Automaton)의 반경이 된다. 예를 들어, 반경 1인 경우,

$$a_i' = w_{-1}a_{i-1} + w_0 a_i + w_{i+1}a_{i+1} \tag{2}$$

로 표현된다. 만일

$$\begin{cases} \omega_0 = 0 \\ \omega_{+1} = \omega_{-1} = \frac{1}{2} \end{cases} \tag{3}$$

와 같은 조건

$$a_i' = \frac{1}{2}a_{i+1} + \frac{1}{2}a_{i-1} \tag{4}$$

으로 표현되는데, 이것은 앞으로 다루게 될 생태확산 모델의 기본개념중의 하나인 무작위 걷기과정으로 결과로 나타나는 전형적인 확산과 일치한다.

3) 생태확산의 세포자동자 모델

가) 무작위 걷기와 1차원 세포자동자

앞서 언급하였듯이 생태학적 확산은 일반적인 물질의 확산에 대한 개념과는 달리 개체군 형성과정의 번식과 이에 따른 지역 확보의 결과로 나타나게 된다고 볼 수 있다. 번식과 지역확보는 다음과 같이 고려해 볼 수 있다. 임의의 한 개체가 $\vec{x}$ 라는 위치에서 발생하였다고 하자. 이 개체는 먹이를 찾기 위한 과정으로 주변을 움직이게 되는데, 이때, 자발적인 움직임과 또는 수동적 움직임 등으로 구별할 수가 있다

이러한 움직임을 표현하는 공간에 대한 활동반경을 r 이라 하면, 다음세대의 출발지점은 반드시 이 활동반경 내의 한 점으로부터 시작된다고 볼 수 있다. 개체군을 형성한 경우는 이러한 개개의 개체에 대한 평균반경으로 정의를 해야 한다. 이와 같은 개체군 확산은 잘 알려진 무작위걷기 과정으로 표현될 수 있는데, 세대간 번식률은 결국 지역적 개체밀도를 결정하게 될 것이다. 우선 이와 같은 무작위걷기 과정을 앞에서 가정한 일반적인 합산 세포자동자를 이용하여 표현하여 보자.

각 세포에 정의되는 상태는 생태학적 물리량으로 가정하여, 측정된 시간 t이고 위치가 $\vec{x}$ 곳의 상태를 나타내는 함수를 $A_t(\vec{x})$라 하면, 반경 r인 오토마톤의 각 세포로부터 공간적 전이확률을 $w(h)$라 하면,

$$A_{t+1}(\vec{x}) = \sum_{\vec{h}=-\vec{r}}^{\vec{r}} w(\vec{h}) A_t(\vec{x}+\vec{h})$$

와 같이 정의할 수 있다.

만약 반경 1인 1차원 오토마톤(Automaton)을 고려하면,

$$A_{t+1}(i) = pA_t(i-1) + rA_t(i) + qA_t(i+1) \tag{5}$$

와 같이 둘 수 있는데, 이때,

$$\begin{cases} p+q=1 \\ r=0 \end{cases} \tag{6}$$

인 조건을 가정한다면, 시간의 진행에 따라 그 계수들은 이항분포로 나타나며 수치적으로는 다음과 같다.

$$\begin{array}{ccccccc} & & & 1 & & & \\ & & & p & q & & \\ & & p^2 & & 2pq & & q^2 \\ & & p^3 & 3p^2q & : & 3pq^2 & q^3 \\ p^N & Np^{N-1}q & & \cdots & & {}_NC_rq^N & q^N \end{array}$$

$p^{N-r}q^r$의 계수는 파스칼구조를 따른다. 이것은

$$A_t(i) = pA_{t-1}(i-1) + qA_{t-1}(i+1)$$
$$= p^2A_{t-2}(i-2) + (pq+qp)A_{t-2}(i) + q^2A_{t-2}(i+2)$$
$$= \sum_{r=0}^{N} {}_NC_r p^{N-r}q^r A_{t-N}(i-N+2r) \tag{7}$$

와 같이 초기값 $A_o(i)$의 분포만 알 수 있다면, 시간 t 동안 경과한 뒤의 값을 추적할 수 있다. 즉, t=N이라고 하면,

$$P(i-j;N) = \sum_{r=0}^{N} {}_NC_r p^{N-r}q^r \delta_{(i-j-N)/2,\,r} \tag{8}$$

그린함수 $P(i-j;N)$이 식과 같을 때 $A_N(i)$은

$$A_N(i) = \sum_j P(i-j;N)A_0(j) \tag{9}$$

와 같이 정의할 수 있다. N이 무한히 커지는 극한에서 $P(i-j;N)$은 가우시안을 나타낸다. 즉,

$${}_NC_r p^{N-r}q^r \sim \frac{1}{\sqrt{2\pi Npq}}\, e^{-\frac{(r-Nq)^2}{2Npq}} \tag{10}$$

가 된다. 이로써 i번째 세포에서 j번째 세포로 전이될 확률 P는 가우시안 분포밀도의 합으로 나타낼 수 있다는 결론을 얻는다.

나) 합산 세포자동자의 연속적 극한

앞 절에서 합산 세포자동자가 무작위 걷기 과정을 나타낼 수 있음을 확인할 수 있었다. 생태확산을 설명하기 위해 가장 간단한 합산 세포자동자를 선택하기로 한다. 이를 위해 몇 가지 기본 가정을 하는데 곧 우선 생태적 상태는 시간과 공간의 좌표들의 상태함수로 표현되어지고 생태학적 량은 불연속적 시간과 공간에서 측정된다고 한다. 또한 생태적 상태는 국부 규칙을 만족하며 시간 진행에 따른다는 것이다. 세포자동자의 장점 중 하나는 연속적 극한에서 같은 대상을 설명하는 미분 방정식에 접근한다는 것이다. 생태확산모델로서 합산 세포자동자가 타당성을 가지려면 연속적 극한에서 기본적인 생태확산 방정식을 만족해야 할 것이다. 따라서 이를 1차원과 2차원으로 나누어 확인해 보도록 한다.

(1) 1차원에서의 연속적 극한

우선 합산 세포자동자 식 (9)를 선택한다. 영향을 주는 거리는 1로 잡는다(h= -1 0, 1).

$$A(x, t+\varepsilon_t) = \sum_h \omega(h)A(x+h, t) \tag{11}$$
$$= \omega_+ A(x+\varepsilon_x, t) + \omega_- A(x-\varepsilon_x, t) + \omega_0 A(x, t)$$

여기서 A(x, t) : (x, t)에서의 생물학적 물리량

연속극한으로 보내기 위해 $\varepsilon_x, \varepsilon_t$ 를 아주 작게 잡으면 식 (12)를 Tayler 전개할 수 있다.

식 (13)을 다시 정리하면

$$A(x, t) + \varepsilon_t \frac{\partial}{\partial t} A(x, t) + \cdots$$
$$= (\omega_+ + \omega_- + \omega_0)A(x, t) + (\omega_+ - \omega_-)\varepsilon_x \frac{\partial}{\partial x} A(x, t)$$
$$+ \frac{1}{2!}(\omega_+ + \omega_-)\varepsilon_x{}^2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} A(x, t) + \cdots \tag{13}$$

$$\varepsilon_t \frac{\partial}{\partial t} A(x, t) + \cdots = (\omega_+ + \omega_- + \omega_0 - 1)A(x, t) + (\omega_+ - \omega_-)\varepsilon_x \frac{\partial}{\partial x}$$
$$A(x, t) + \frac{1}{2!}(\omega_+ + \omega_-)\varepsilon_x{}^2 \frac{\partial^2 A(x, t)}{\partial x^2} + \cdots \tag{14}$$

계수들을 식 (15)와 같이 정리하여 식 (16)를 정의한다.

$$\begin{cases} \gamma_0 = \omega_+ + \omega_- + \omega_0 - 1 \\ \gamma_1 = (\omega_+ - \omega_-) \\ \gamma_2 = \frac{1}{2!}(\omega_+ + \omega_-) \end{cases} \tag{15}$$

$$\varepsilon_t \frac{\partial A(x, t)}{\partial t} + \cdots$$
$$\equiv \gamma_0 A(x, t) + \gamma_1 \varepsilon_x \frac{\partial}{\partial x} A(x, t) + \gamma_2 \varepsilon_x{}^2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} A(x, t) + \cdots \tag{16}$$

다시 식 (16)을 ε_t로 나누어주어 식 (17)을 얻는다.

$$\frac{\partial A(x,t)}{\partial t} + \Theta(\varepsilon_t)$$

$$= (\frac{\gamma_0}{\varepsilon_t})A(x,t) + \gamma_1(\frac{\varepsilon_x}{\varepsilon_t})\frac{\partial}{\partial x}A(x,t) + \gamma_2(\frac{\varepsilon_x^2}{\varepsilon_t})\frac{\partial^2}{\partial x^2}A(x,t) + \Theta(\frac{\varepsilon_x^2}{\varepsilon_t}) \quad (17)$$

미분 방정식과 비교해 보면 예를 들어 식(18)과 같은 조건이 주어질 때 식 (17)은 연속극한 즉, $\varepsilon_t(\varepsilon_x^2)$이 0으로 갈 때 기본 확산 방정식과 같아진다.

경우 1.

$$\begin{cases} \gamma_0 \Rightarrow 0 & \text{1D} - \text{규칙 I} \\ \gamma_1 \Rightarrow 0 & \text{1D} - \text{규칙 II} \\ \gamma_2(\frac{\varepsilon_x^2}{\varepsilon_t}) \Rightarrow D & \text{1D} - \text{규칙 III} \end{cases} \quad (18)$$

$$\frac{\partial}{\partial t}A(x,t) = D\frac{\partial^2}{\partial x^2}A(x,t) \quad (19)$$

면적속도(areal velocity) : $\frac{\varepsilon_x^2}{\varepsilon_t}$, 그리고 식 (18)의 규칙에 따라 세포자동자의 계수들은 아래 식 (20)의 관계를 갖는다.

$$\omega_+ + \omega_- + \omega_0 = 1$$
$$\omega = \omega_+ = \omega_- \quad (20)$$

식 (12)의 계수들 관계를 이용하여 다시 세포자동자 식 (21)을 얻을 수 있는데 ω_0를 0으로 결정한다면 식 (21)은 이미 앞에서 다루었던 세포자동자에서의 무작위 걷기 과정과 같은 형태로 나타난다. 또한 연속 극한에서 기본 확산 방정식을 만족한다.

$$A(x,t) = \omega[A(x+\varepsilon_t, t) + A(x-\varepsilon_t, t)] + (1-2\omega)A(x,t) \quad (21)$$

또 다른 예로 아래 식 (22)와 같은 규칙을 정해보자.

경우 2.

$$\begin{cases} \dfrac{\gamma_0}{\varepsilon_t} & \Rightarrow b(=constant) \quad 1D - \text{규칙 I} \\ \gamma_1 & \Rightarrow 0 \quad 1D - \text{규칙 II} \\ \gamma_2(\dfrac{\varepsilon_x^2}{\varepsilon_t}) & \Rightarrow D \quad 1D - \text{규칙 III} \end{cases} \tag{22}$$

$$\frac{\partial}{\partial t}A(x,t) = bA(x,t) + D\frac{\partial^2}{\partial x^2}A(x,t) \tag{23}$$

b는 원천항의 계수로써 생태확산에서는 성장률을 의미한다. 이 경우 세포자동자 식은 연속극한에서 원천항이 있는 확산 방정식 식 (23)에 접근한다. 이는 성장률 항을 포함한 Skellam 방정식과 같은 형태로 고전적인 생태확산 방정식으로서 시간이 진행함에 따라 밀도가 계속 증가한다. 두 번째 경우의 조건으로 유도한 식 (23)은 Skellam의 생태확산 방정식과 일치한다. 세포자동자의 식으로 다시 써 보면 다음과 같다.

$$\begin{aligned} A(x,t+\varepsilon_t) &= \omega[A(x+\varepsilon_x,t) + A(x-\varepsilon_x,t)] \\ &\quad + (1 + b\varepsilon_t - 2\omega)A(x,t) \qquad (24) \\ &\simeq \omega[A(x+\varepsilon_x,t) + A(x-\varepsilon_x,t)] + (\ e^b - 2\omega)A(x,t) \qquad (25) \end{aligned}$$

단위 격자간격으로 늘려서 위 식을 식 (26)으로 정리할 수 있다.

$$A(x,t) = \omega[A(x+1,t) + A(x-1,t)] + (\ e^b - 2\omega)A(x,t) \tag{26}$$

마지막으로 식 (17)의 일차미분항의 계수가 0이 아닐 때 즉 $\omega_+ \neq \omega_-$인 경우 식 (27)의 조건을 만족해야 한다.

경우 3

$$\begin{cases} \dfrac{\gamma_0}{\varepsilon_t} & \Rightarrow b(=constant) \quad 1D - \text{규칙 I} \\ \gamma_1 & \Rightarrow \upsilon \quad 1D - \text{규칙 II} \\ \gamma_2(\dfrac{\varepsilon_x^2}{\varepsilon_t}) & \Rightarrow D \quad 1D - \text{규칙 III} \end{cases} \tag{27}$$

새로운 상수 υ는 이류(advection flow)의 개념으로 속도의 차원을 갖는다. 연속극한에서의 식은 아래와 같이 식 (28)이며 변형된 세포자동자 식은 (29)이다.

$$\frac{\partial}{\partial t}A(x,t) = bA(x,t) + v\frac{\partial}{\partial x}A(x,t) + D\frac{\partial^2}{\partial^x}A(x,t) \quad (28)$$

$$A(x,t) = \omega_+ A(x+1,t) + \omega_- A(x-1,t) + [\ e^b - (\omega_+ + \omega_-)]A(x,t) \quad (29)$$

식에서 알 수 있듯이 ω 값들의 차이에 따라 확산도와 이류의 속도가 조절된다. 식 (29)의 변형된 세포자동자가 가장 일반적인 1차원 확산모델이라고 할 수 있다.

(2) 이차원에서의 연속적 극한

이차원 모델은 실제 공간 확산을 표출해 줄 수 있기 때문에 생태학적으로 매우 중요한데, 개체들의 확산현상이 2차원이라고 간주되기 때문에--비상 등에 의한 수직적인 분포가 전체 수평적인 확산 비해 미미하게 중요하다고 여겨서-- 좀 더 실제적 동역학을 기술하는데 접근하기 때문이다. 2차원 세포자동자에는 대표적인 두 가지 종류의 이웃 집합이 있는데 그 하나는 본 뉴만(von Neumann) 형이다. 최근접 이웃 네 개의 세포와 자신, 총 다섯 개 세포의 영향만을 고려한 것으로 식 (30)과 같이 표현된다(그림 7a) (von Neumann 1963, von Neumann 1966)

$$a'_i = \phi(a_{i+1,j}, a_{i-1,j}, a_{i,j+1}, a_{i,j-1}, a_{i,j}) \quad (30)$$

다른 하나로 무어(Moore)형이 있는데 여덟 개의 이웃 세포를 고려한다(그림 7b).

$$a'_i = \phi(a_{i+1,j}, a_{i-1,j}, a_{i,j+1}, a_{i,j-1}, a_{i,j}, a_{i+1,j+1}, a_{i-1,j+1}, a_{i+1,j-1}, a_{i-1,j-1}) \quad (31)$$

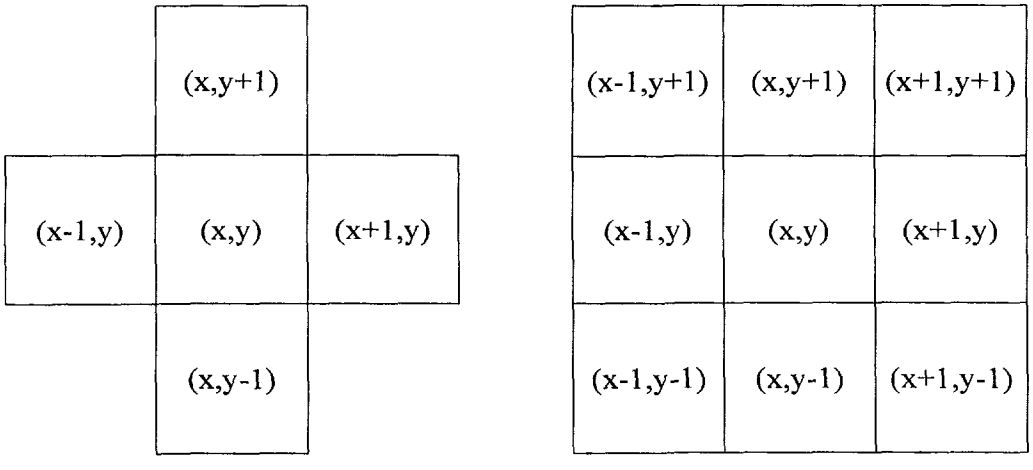


그림 7. 이차원 세포자동자의 구조 (a) 본 뉴만형 (b) 무어형

그밖에 삼각형, 육각형 격자를 생각할 수도 있는데 본 뉴만 형과 함께 이것들은 모두 무어형의 특별한 경우들이다. 일차원과 같은 방식으로 이차원 확산모델을 전개해보자. 가법 규칙들은 이전 시간의 이웃 값들의 총합이 현재 세포의 새로운 상태 값으로 결정한다고 보았으므로 (식 11)과 비슷하게 다음과 같이 쓸 수 있다.

$$A_{t+1}(x, y) = \sum_{h_x, h_y} \omega(x, y) A(x+h_x, y+h_y) \tag{32}$$

$\omega(\vec{h})$는 $\vec{h}$에 따른 계수들의 총합이고 $\vec{h} = (h_x, h_y)$로서 $A(x, y)$에 영향을 주는 이웃들의 위치를 나타낸다.

• von Neumann neighborhood

$$(h_x, h_y) = \{(1,0), (-1,0), (0,0), (0,1), (0,-1)\}$$

• Moore neighborhood

$$\begin{aligned}(h_x, h_y) = \quad & \{(1,1), (1,0), (1,-1), (0,1), (0,0), \\ & (0,-1), (-1,1), (-1,1), (-1,-1)\}\end{aligned}$$

본 연구에서는 본 뉴만의 방법을 택해 2차원 세포자동자의 연속적 극한을 다루려고 한다. 또 식 (33)을 전개하는데 시간과 공간의 척도사이의 관계를 다음과 같이 가정한다.

$$\varepsilon_t \equiv \varepsilon_x^2 (= \varepsilon_y^2 = \varepsilon_x \varepsilon_y) \tag{33}$$

이에 의거하여 식 (34)으로 쓸 수 있다.

$$\begin{aligned}A(x, y, t+\varepsilon_t) \quad = \; & \omega_x A(x+\varepsilon_x, y, t) + \omega_{-x} A(x-\varepsilon_x, y, t) \\ & \omega_y A(x, y+\varepsilon_y, t) + \omega_{-y} A(x, y-\varepsilon_y, t) + \omega_0 A(x, y, t)\end{aligned} \tag{34}$$

식 (34)를 일차원 문제와 마찬가지로 Taylor 전개를 하여 정리하면 아래와 같다(식 (35)).

$$\begin{aligned}\varepsilon_t \frac{\partial A(x, t)}{\partial t} \quad = \; & \gamma_0 A(x, y, t) + \gamma_{1x} \varepsilon_x \frac{\partial}{\partial x} A(x, y, t) + \gamma_{1y} \varepsilon_y \frac{\partial}{\partial y} A(x, y, t) \\ & + \frac{1}{2!} \gamma_{2x} \varepsilon_x^2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} A(x, y, t) + \frac{1}{2!} \gamma_{2y} \varepsilon_y^2 \frac{\partial^2}{\partial y^2} A(x, y, t) + \cdots\end{aligned} \tag{35}$$

위 식의 계수들은 아래 식 (36)과 같이 정리하며 이 계수들을 어떻게 정의하는가에 따라서 확산의 특성이 결정된다. 가장 간단한 몇 가지 경우를 살펴보자.

$$\begin{cases} \gamma_0 = \omega_x + \omega_{-x} + \omega_y + \omega_{-y} + \omega_0 - 1 & 2D - \text{규칙 I} \\ \gamma_{1h} = \omega_h - \omega_{-h} & 2D - \text{규칙 II} \\ \gamma_{2h} = \frac{1}{2!}(\omega_h + \omega_{-h}) & 2D - \text{규칙 III} \end{cases} \tag{36}$$

먼저 첫 번째 경우 식 (37)과 같이 조건을 주고 식 (35)를 ε_t로 나누면 가장 단순한 기본 확산 방정식을 나타내게 되는데 특히 각각의 ω_h 값을 ω로 일정하다고 가정하면 식 (38)과 같이 정리할 수 있다.

경우 1

$$\begin{cases} \gamma_0 = 0 \\ \gamma_{1h} = 0 \\ \gamma_{2h} = const. \end{cases} \tag{37}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} A(x,y,t) &= \frac{1}{2!}\left(\frac{\varepsilon^2}{\varepsilon_t}\right)\left[\gamma_{2x}\frac{\partial^2}{\partial x^2}A(x,y,t) + \gamma_{2y}\frac{\partial^2}{\partial y^2}A(x,y,t)\right] + \cdots \\ &= D\left[\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right]A(x,y,t) \end{aligned} \tag{38}$$

$$\varepsilon_x^2 + \varepsilon_y^2 = \varepsilon^2, \quad \frac{\varepsilon^2}{\varepsilon_t} : \text{면적속도}, \quad D = \omega \times \text{면적속도}$$

계수 값이 모두 일정한 경우 확산은 등방성을 가진다.

경우 2.

$$\begin{cases} \gamma_0 = 0 \\ \gamma_{1h} = const. \\ \gamma_{2h} = const. \end{cases} \tag{39}$$

두 번째 경우는 일차원 문제의 세 번째 경우와 흡사하게 이류항(advection term)이 나타나는데 식 (35)의 일차 미분 항이 사라지지 않고 남아있다는 뜻이 된다(식 (40)).

$$\frac{\partial}{\partial t}A(x,y,t) = \gamma_{1x}\left(\frac{\varepsilon}{\varepsilon_t}\right)\frac{\partial}{\partial x}A(x,y,t) + \gamma_{1y}\left(\frac{\varepsilon_y}{\varepsilon_t}\right)\frac{\partial}{\partial y}A(x,y,t) + D\left[\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right]A(x,y,t) \tag{40}$$

위 식은 이류항을 포함하므로 바람이나 물에 의해 일정한 속도로 움직이며 확산하는 것을 의미하며 바람에 날리는 꽃가루나 유체 속의 입자들의 확산이 이에 속한다 (Okubo 1980). 이 경우 세포자동자의 계수 값들은 첫 번째 경우와는 다르게 일정하다고 볼 수 없다. ($\omega_h \neq \omega_{-h}$) 따라서 식 (41)과 같이 정의하여 식 (40)을 다시 정리하면 아래와 같은 확산 미분 방정식을 얻는다(식 (42)).

$$\begin{aligned}\frac{\gamma_{1x}\varepsilon_x}{\varepsilon_t}\left(=\frac{\omega_x - \omega_{-x}}{\varepsilon_t}\right) &\equiv v_x \\ \frac{\gamma_{1y}\varepsilon_y}{\varepsilon_t}\left(=\frac{\omega_y - \omega_{-y}}{\varepsilon_t}\right) &\equiv v_y\end{aligned} \tag{41}$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial t}A(x,y,t) &= v_x\frac{\partial}{\partial x}A(x,y,t) + v_y\frac{\partial}{\partial y}A(x,y,t) \\ &\quad + D\left[\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right]A(x,y,t) \\ &= \vec{v}\cdot\nabla A(x,y,t) + D\left[\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right]A(x,y,t)\end{aligned} \tag{42}$$

세 번째 경우(식 43)는 이류 항과 원천 항을 모두 가지고 있는 확산 방정식 (44)로 접근함을 보인다.

경우 3.

$$\begin{cases} \gamma_0 = const. \\ \gamma_{1h} = const. \\ \gamma_{2h} = const. \end{cases} \tag{43}$$

$$\frac{\partial}{\partial t}A(x,y,t) = bA(x,y,t) + \vec{v}\cdot\nabla A(x,y,t) + D\left[\frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\right]A(x,y,t) \tag{44}$$

$b = \frac{\gamma_0}{\varepsilon_t}$: 성장률

원천항은 생태확산 방정식에서 고유 성장율을 의미한다. 세포자동자의 계수들은 아래와 같이 주어지게 된다.

$$\gamma_0 = \omega_x + \omega_{-x} + \omega_y + \omega_{-y} + \omega_0 - 1 \tag{45}$$

$$\gamma_1 = (\omega_x - \omega_{-x}) = (\omega_y - \omega_{-y}) \tag{46}$$

$$\gamma_2 = \omega_x + \omega_{-x} = \omega_y + \omega_{-y} = 2\omega \tag{47}$$

일차원에서도 언급했지만 성장률을 포함할 수 있는 세번째 경우가 가장 생태확산에 근접하고 있다. 식 (47)은 각 방향에 대한 계수들의 값이 다르기는 해도 그 평균은 일정하므로 등방성이 있다고 할 수 있으나 γ_1이 0이 아니므로 이류항에 의해 등방성이 유지될 수도 깨질 수도 있다. 경우 3이 가장 일반적이라 할 수 있으므로 이것에 대한 세포자동자식을 써 보면 다음과 같다(식 (48)). 이 식이 2차원 세포자동자 생태확산 모델의 일반형이라 할 수 있으며 계수들 사이의 관계를 제한함으로써 특정한 확산의 형태를 표현할 수 있다.

ω: 모든 방향의 계수들의 평균값

$b = \gamma_1$

$$\begin{aligned} A(x, y, t+1) &= \omega_x A(x+1, y, t) + \omega_{-x} A(x-1, y, t) \\ &\quad + \omega_y A(x, y+1, t) + \omega_{-y} A(x, y-1, t) + \omega_0 A(x, y, t) \\ &= \omega_x A(x+1, y, t) + \omega_{-x} A(x-1, y, t) \\ &\quad + \omega_y A(x, y+1, t) + \omega_{-y} A(x, y-1, t) \\ &\quad + (1 + bt - 4\omega) A(x, y, t) \end{aligned} \tag{48}$$

4) 합산 세포자동자의 커넬(kernel) 계산

앞에서 가산 세포자동자의 식을 다음과 같이 표현할 수 있었다(식 (49)). 이것을 바로 다음 시간이 아닌 그 이전 N시간 전부터의 영향을 고려한다면 식 (50)과 같이 쓸 수 있다.

$$A_{t+1}(\vec{r}) = \sum_h \omega(\vec{h}) A_t(\vec{r} + \vec{h}) \tag{49}$$

$$
\begin{aligned}
A_t(\vec{r}) &= \sum_{h_1}\omega(\vec{h_1})A_{t-1}(\vec{r}+\vec{h_1}) \\
&= \sum_{h_1}\omega(\vec{h_1})\sum_{h_2}A_{t-2}(\vec{r}+\vec{h_1}+\vec{h_2}) \\
&= \sum_{h_1}\omega(\vec{h_1})\cdots\sum_{h_N}\omega(\vec{h_N})A_{t-N}(\vec{r}+\vec{h_1}+\cdots+\vec{h_N})
\end{aligned} \tag{50}
$$

따라서 $A_{t-N}(\vec{r}+\vec{h_1}+\cdots+\vec{h_N})$ 에서 $A_t(\vec{r})$ 로의 커넬을 구할 수 있다. t=N일 경우 $[-\pi, \pi]$ 영역에서 크로넥커 델타(Kronecker's delta)를 이용하여 커넬함수를 정의하면 위 식을 다시 쓸 수 있다.

$$
A_N(\vec{r}) = \sum_{r'} K(\vec{r}-\vec{r}; N)A_0(\vec{r'}) \tag{51}
$$

$$
K(\vec{r}-\vec{r}; N) = \sum_{h_1}\omega(\vec{h_1})\cdots\sum_{h_n}\omega(\vec{h_N})\delta_{\vec{r},\ \vec{r}+\vec{h_1}+\cdots+\vec{h_N}} \tag{52}
$$

$$
\delta_{m,n} = \int_{-\pi}^{\pi}\frac{dk}{(2\pi)}\ e^{ik(m-n)} \tag{53}
$$

식 (52)는 다음과 같이 적분형으로 다시 쓸 수 있다.

$$
\begin{aligned}
K(\vec{r}-\vec{r}; N) &= \int\frac{d^2k}{(2\pi)^2}\ e^{i\vec{k}\cdot(\vec{r}-\vec{r}-\vec{h_1}-\cdots-\vec{h_N})}\sum_{h_1}\omega(\vec{h_1})\cdots\sum_{h_N}\omega(\vec{h_n}) \\
&= \int\frac{d^2k}{(2\pi)^2}\ e^{i\vec{k}\cdot(\vec{r}-\vec{r})}\sum_{h_1}\omega(\vec{h_1})\ e^{-i\vec{k}\cdot\vec{h_1}}\cdots\sum_{h_N}\omega(\vec{h_N})\ e^{-i\vec{k}\cdot\vec{h_N}} \\
&= \int\frac{d^2k}{(2\pi)^2}\ e^{i\vec{k}\cdot(\vec{r}-\vec{r})}\prod_{i=1}^{N}\sum_{h_i}\omega(\vec{h_i})\ e^{-i\vec{k}\cdot\vec{h_i}}
\end{aligned} \tag{54}
$$

세포자동자의 정의에 의해 모든 시간동안 같은 국부 규칙에 따르므로 $\vec{h_i}$ 는 모두 같은 크기라고 한다면 식 (55)와 같이 쓸 수 있고 커넬은 다시 식 (56)으로 쓰여진다.

$$
\sum_{h_i}\omega(\vec{h_i})\ e^{-i\vec{k}\cdot\vec{h_i}} \equiv \tilde{\omega}(\vec{k}) \tag{55}
$$

$$
K(\vec{r}-\vec{r}: N) = \int\frac{d^2k}{(2\pi)^2}\ e^{i\vec{k}\cdot(\vec{r}-\vec{r})}[\tilde{\omega}(\vec{k})]^N \tag{56}
$$

위 식이 세포자동자의 커넬로서 곧 N시간 경과 후 생물학적 상태가 $A_0(\vec{r'})$에서 $A_N(\vec{r})$로 변환시켜 주는 변환함수이다. 그러나 생태확산모델에서 커넬을 구하는 것은 쉽지 않다. $\omega(\vec{h_i})$를 잘 이해하고 있지 못하기 때문이다.

앞에서 설명했듯이 만약 이 계수함수가 무작위 걷기 과정처럼 전이확률로 정의된다면 쉽게 커널을 구할 수 있고 이로부터 동역학적 해석을 할 수 있을 것이다. 이를 위해 생태적 변수와 그 계수함수에 대한 고찰이 더 필요하다.

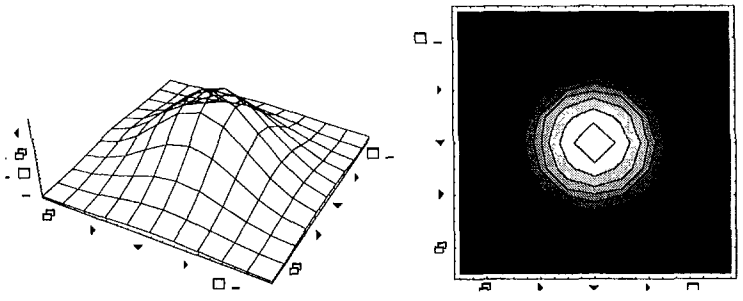


그림 8. 단순 확산모델 ω = 0.2

5) 생태확산 모델의 시뮬레이션

위에서 이론적 분석을 통해 가산 세포자동자가 확산을 설명할 수 있음을 보였다. 생태확산은 매우 복잡한 요인들에 의해 진행되지만 앞서 다루었던 기본적 세포자동자식을 통하여 시뮬레이션된 결과들을 보고 실제로 계수들의 선택에 따라 확산 현상이 어떻게 진행되는지 살펴보도록 한다.

가) 균일한 단순 확산(Homogeneous Simple Diffusion)

처음 이차원 공간상의 한 부분에 개체군이 모여 있고 시간이 진행함에 따라 개체들이 주변으로 확산해 가는 것을 가정하고 이때 성장률은 0이라고 가정하자. 이는 앞에서 언급한 이차원 세포자동자의 "경우 1"과 같으며 그 규칙은 다음과 같다.

$$\begin{cases} 1 = \omega_x + \omega_{-x} + \omega_y + \omega_{-y} + \omega_0 \\ 0 = \omega_h - \omega_{-h} \end{cases} \tag{57}$$

그림 8의 결과는 계수가 모두 0.2이고 초기 값을 1로 주었을 때이다. 연속 극한에서 이러한 단순 확산 방정식은 가우시안 형의 밀도 분포를 보이게 되는데 이로써 세포자동자가 단순한 확산 방정식을 기술할 수 있음을 직접 확인할 수 있다.

나) 이류(advection)를 포함하는 확산

이류는 미분 방정식상에서 일차 미분 항으로 나타나는데 세포자동자에서는 다음과 같이 표현할 수 있다. 여기에서 $\Delta\omega_i$는 i 방향의 계수들의 차이이다. 이러한 확산은 등방성을 갖지 않는다(그림 9a).

$$\omega(\vec{h})\,\hat{h} = h_x \Delta\omega_x \hat{x} + h_y \Delta\omega_y \hat{y} \tag{58}$$

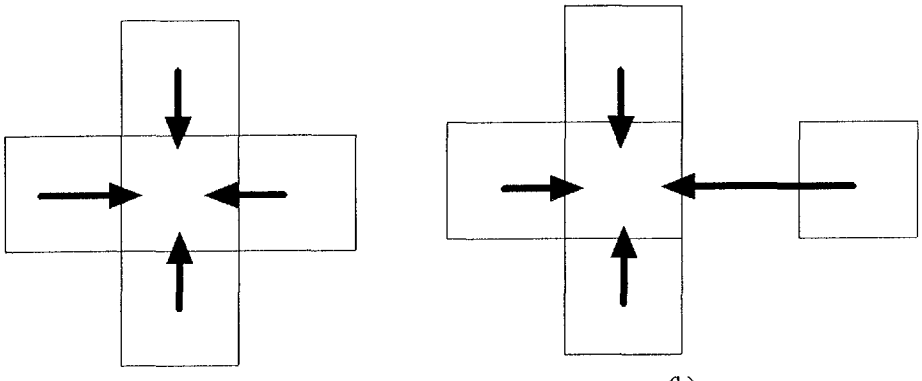


그림 9. (a) 같은 거리에서 계수가 다를 때, (b) 계수는 같으나 영향을 주는 세포가 다른 거리에 있을 때

그림 10은 y방향으로 그 계수 값이 0.2만큼 의 차이를 보이는 확산의 시뮬레이션 결과이다. 세포자동자의 규칙으로는 식 (59)와 같다.

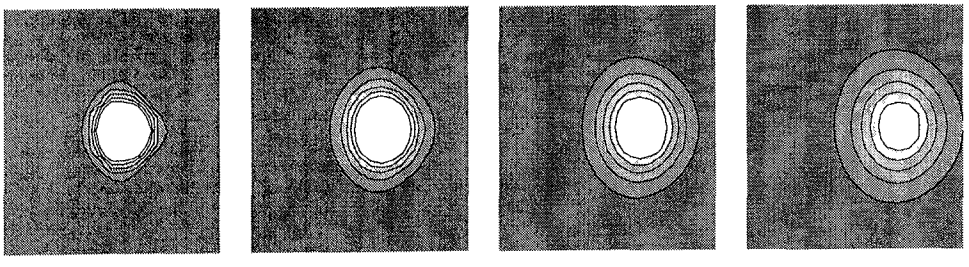


그림 10. 한 방향의 계수차이에 의한 이류발생 $(\omega_x - \omega_{-x} = -0.2)$

$$\begin{cases} 0 = \omega_x + \omega_{-x} + \omega_y + \omega_{-y} + \omega_0 \\ -0.2 = \omega_x - \omega_{-x} \\ \omega_y = \omega_{-y} \end{cases} \tag{59}$$

이류를 표현하는 또 다른 경우를 살펴보자. 계수들의 값이 틀려서가 아니라 영향을 줄 수 있는 이웃거리 $|\vec{h}|$의 차이에 의해서도 이류가 발생한다. 즉 최근접 이웃만을 고려하지 않고 다른 세포의 효과도 고려한다는 것인데 이러한 조건에서는 세포자동자의 지엽성이 깨지게 된다. 식 (56)을 다시 써보면 식 (60)이 된다.

$$\omega(\vec{h}) = \omega_x(|h_x| - |h_{-x}|)\hat{x} + \omega_y(|h_y| - |h_{-y}|)\hat{y} \tag{60}$$

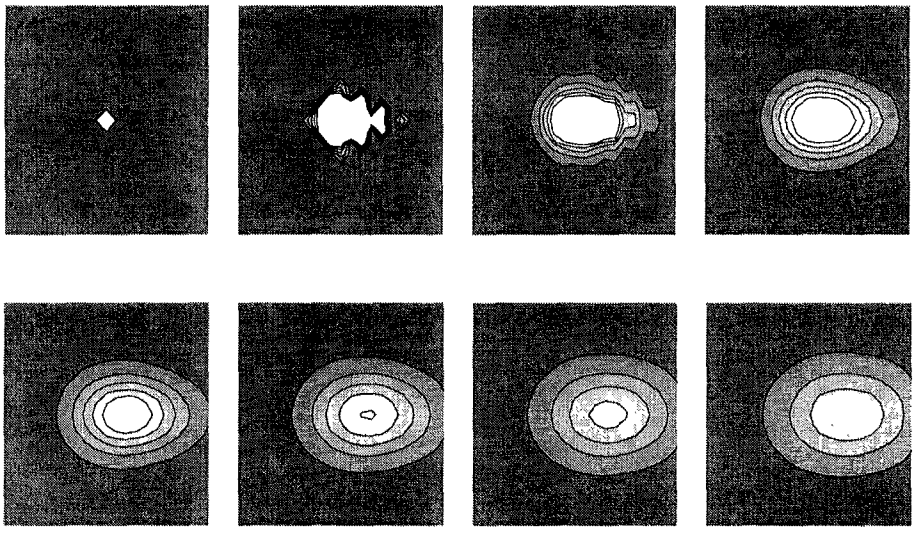


그림 11. $\omega = 0.2$, $\triangle h_x \neq 0$ $\triangle h_y = 0$일 때의 이류발생

그림 11은 각 방향의 계수는 0.2로 같으나 y방향의 효과거리가 틀린 경우의 시뮬레이션 결과이다. 위 두 경우의 결과는 매우 다르다. 첫 번째 경우 단지 단순 확산이 위치에 따라 이동하게 되지만 두 번 째 경우에는 이웃이 아닌 다른 세포로의 도약이 가능하게 되므로 좀 더 넓고 빠르게 확산이 일어난다. 이런 모델은 실제로 일어나는

생태확산에 좀 더 근접하며 특히 장거리 확산을 설명하는데 편리하다(Shigesada 1995).

2. 개체군 확산 모델 구현

가. 솔잎혹파리 개체군 확산 자료

솔잎혹파리 개체군 확산은 임업연구원의 조사에서 1920년대이래 현재까지 조사된 Large scale(대형 크기)에서 전국 규모(그림 12)와 제주도(그림 13)에서의 자료를 이용하였다. 고(1982)와 이(1994) 등에서 전국규모나 제주도에서의 생물적 확산 과정이 설명되어 있다.

상기자료의 지리적 확산에 대하여 자료의 공간적 scale, 현실성, 모델의 가용성을 고려하여 앞서 고찰한 Shigesada et al. (1995)의 Coalescing colony model을 적용시키었다. 이는 Stratified diffusion를 고려한 것으로 솔잎혹파리 확산에서 궤상 분포가 발견되는 점을 표출해 주는 장점을 가지고 있다.

나. Lattice 모델에 의한 확산

확산의 복잡한 현상을 설명하기 위해서는 분석적인 방법과 병행하여 가급적 현실에 가깝게 시뮬레이션하여 보는 것이 중요하다. 이를 위해 최근 실제적인 복잡한 현상을 컴퓨터상의 가상 공간에서 표출하는 데에 유리하고, 특히 동태적 현상을 재인하거나 예측하는 데에 장점이 있는 세포자동자를 적용하여 접근하고자 하였다. 이를 위해 Lattice 모델을 구성하여 가상의 솔잎혹파리가 산림에 침입하는 과정을 Gould와 Tobochnik (1996)에 의거하여 나타내고자 하였다.

Lattice model의 구현가능성을 검토하기 위하여 기초적인 규칙을 아래와 같이 제시하였다(표 4). 1) 처음 시작점으로부터 4방향으로 무작위적으로 확산되어 대체적으로 원형의 형태를 나타내고, 2) 생물에 의해 점령되는 공간들의 연결강도를 확률 p로 나타내고(p의 값이 크면 클수록 연결강도가 커지며 원형에 가까운 형태를 보이면서 확산을 하게되며 p의 값이 낮으면 낮을수록 확산선단지 내부에는 점령되지 못하고 남은 공간들이 많아짐.), 3) 점령 후에 개체군이 증식(증가율: α)하는 과정을 삽

입한다. 이는 전체적으로 아래와 같은 이론적인 확산 공식을 충족시킨다.

$$\frac{dN(x,y)}{dt} = D(x,y)\left[\frac{d^2N(x,y)}{dx^2} + \frac{d^2N(x,y)}{dy^2}\right] + \varepsilon N(x,y)$$

N(x,y) ; 좌표 x, y에서의 개체수

D(x,y) ; 좌표 x, y에서의 확산계수

ε ; 개체군의 내재적 증가율

표 4. 개체군의 확산 시뮬레이션을 위한 알고리즘

1.	Creation of 2 dimensional square lattice system
2.	Creation of a population
3.	Population growth (eg. exponential)
4.	Diffusion process 2 methods, small scale (neighborhood and large scale (wind))
5.	Generating p ; probability of joining the cluster at each randomly selected perimeter site of the occupied area
6.	Deteriming states resting; 0 excited ; 1
7.	Determining movement directions; (4, 6, or 8)

1) 대형크기(large scale)에서의 개체군 확산에 관한 Lattice 모델 적용 결과

가) 전국규모에서의 확산

기존의 자료가 상대적으로 풍부한 큰 scale에서 전국(그림 12)과 제주도(그림 13)을 대상으로 하여 공간적인 확산을 검토하였는데, 상기 확산지도에서 4 - 6 중요 방향을 설정하여 전진 속도를 측정하였고 이의 평균을 전체적인 확산지표로 사용하였다(그림 14). 이 그림에서 공통적으로 나타나는 것은 목포, 서울, 부산, 담양 등지에서 출발된 확산 양상은 두 가지 기울기를 가진 것으로 나타났다. 곧 솔잎혹파리 침입 후 일정기간이 지나는 동안 낮은 속도로 확산되다가 일정 기간이 지난 후 확산속

도가 급격하게 증가한 후 이러한 양상이 지속된다는 것이다. 이는 Shigesada et al (1995)의 coalescing colony model에서 'Type b'에 해당되었다(그림 15).

그림 12. 우리나라에서 솔잎혹파리의 연도별 확산

각 지역에 따라 4 - 27년에 걸쳐 개체군 잠입이 확립되었는데, 최초의 neighborhood 확산에 따른 속도(c)는 1.22 - 2.17(km/year)이었고 이후 급속한 확산(Shigesada et al (1995)에 따르면 long distance dispersal)에 의한 속도는 5.02 - 8.20 km/year이었는데 담양이 늦었고 목포에서의 확산이 제일 빨랐다(표 5).

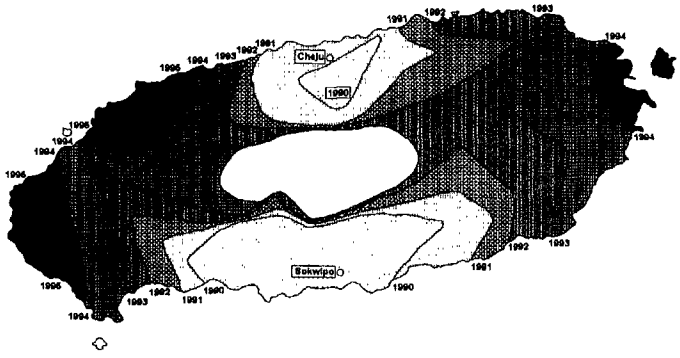


그림 13. 제주도에서 솔잎혹파리의 연도별 확산

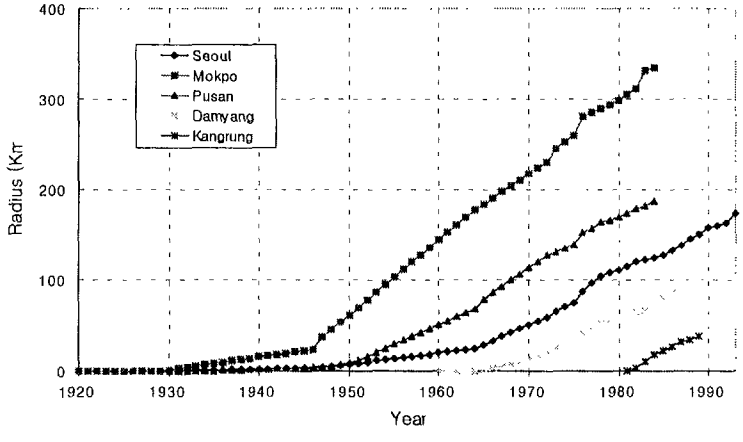


Fig. 14. Increase in radius (km) in the dispersal of pine needle gall midge for different infestations in Korea.

상기 자료에 대해 앞서 언급된 Coalescing colony model에 의거하여 분석하였다. 이 모델의 장점은 개체군이 stratified diffusion을 하고 neighborhood와 long distance 확산이 있다고 하면 장거리 확산에 의한 거리(L)를 분석적으로 유추해 낼 수 있다는 것이다.

Coalescing colony model에 의하여 산출된 솔잎혹파리 개체군의 장거리 이동은

28.2 km로 담양이 제일 작았고 목포는 76.0 km로 길었다. 이는 1년간 솔잎혹파리 개체군이 장거리 이동되는 거리를 시사하는데(확산속도와는 다름), 일반적으로 생각되어지는 것보다 장거리로 나타났다. 이는 솔잎혹파리가 단거리로 이동하는 능동비상보다는 수동비상에 의거하고, 특히 도로 등의 건설로 인해 지형적인 여건에 따라 장거리 수동 비상이 촉진된 것이 아닌가 시사하는데 앞으로 보다 조사해 보아야 되리라고 여겨진다. 아울러 장거리 확산에 의하여 이식되어진 자개체군이 확립될 수 있는 확률(λ_1)은 0.07 - 0.68로, 자개체군이 모개체군과 합해 질 때의 거리(x^*)는 7.62 - 22.25 km로 나타났다(표 6)

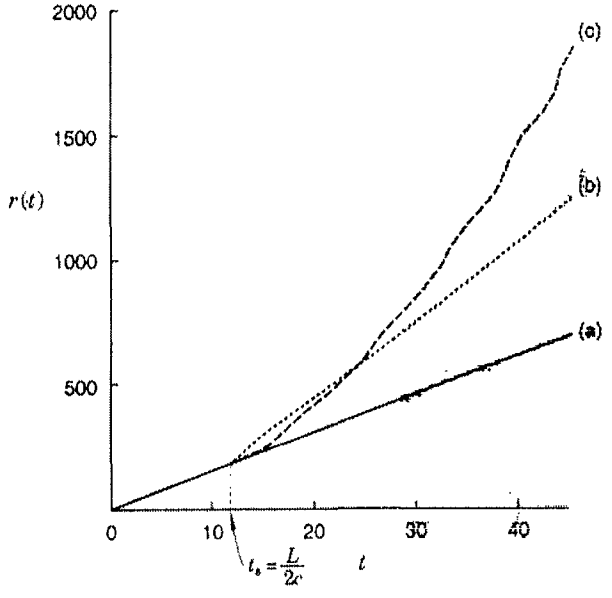


그림 15. Coalescing colony model에서 시간에 따른 확산 반경 (from Shigesada et al. 1995)

표 5. 우리나라에서 솔잎혹파리의 주요 최초 발생지와 확산 특성

Parameter	Mokpo	Seoul	Pusan	Danyang
Year of infestation	20	20	30	60
Year of first report	29	29	34	64
Year of establishment	29	47	47	64
Establishment period	9	27	17	4
Year of higher expansion	47	65	64	72
Time for higher expansion (year)	18	18	17	8
Speed for neighborhood diffusion(c)	2.11	1.22	2.17	1.77
Speed for higher expansion (km/year)	8.20	5.21	5.02	4.80

표 6. Coalescing colony model을 이용한 솔잎혹파리의 주변부 및 장거리 확산을 나타내는 인자들

Parameter	Mokpo	Seoul	Pusan	Danyang
Long distance(L) (km)	75.98	43.92	73.75	28.30
Coefficient for survival rate of long dispersers (λ_1)	0.30	0.68	0.07	0.62
Radius of long distance colony (x*(∞)) (km)	15.56	8.34	22.25	7.62

나) 제주도에서의 확산

상기 coalescing colony model을 제주도의 확산(그림 13)에도 적용하였다. 제주도에서의 평균 확산 반경은 두가지 형으로 나타났다(그림 16). 서귀포에서 발생한 개체군은 상기 Shigesada et al (1995)의 coalescing colony model에서 'Type b'에 해당

되는(그림 15) 것으로 나타났으나, 제주에서 발생한 개체군은 neighborhood 확산 과정이 없이 급속한 확장으로 바로 진행되는 것으로 나타나, 초기 시기가 잘 나타나지 않았다.

서귀포 지역은 3년 이내에 개체군 잠입이 확립되었는데, 최초의 neighborhood 확산에 따른 속도(c)는 2.59(km/year)이어 본토에서 보다 상대적으로 빨랐다. 이후 급속한 확산속도는 4.40km/year이었는데 이는 본토에서 보다 늦게 나타났다. Coalescing colony model에 의거하여 장거리 이동 거리를 계산한 결과 20.7 km로 산출되었다. 이는 본토의 경우보다 상대적으로 짧은 거리이었는데 일반적으로 제주도의 경우 바람의 영향이 다소 크기 때문에 본토 보다 길 것으로 예상되었다. 그러나 순수한 바람의 영향 외에 앞서 언급하였듯이 지형적인 여건이나 기타 요인이 관련될 수 있으므로 앞으로 계속 검토하여야 될 것으로 여겨진다. 이식되어진 자개체군이 확립될 수 있는 확률(λ_1)은 0.06으로 낮았고, 자개체군이 모개체군과 합해 질 때의 거리(x^*)는 7.64 km로 상대적으로 짧게 나타났다(표 7). 제주의 경우 빠른 확산은 5.04 km/year로 나타났다.

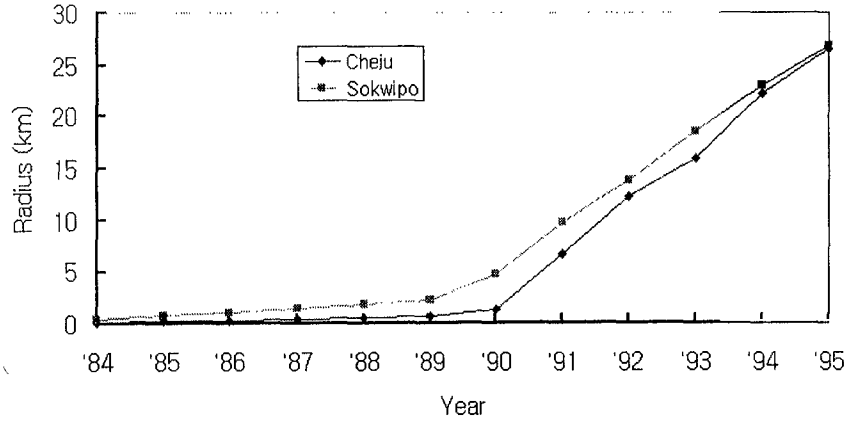


그림 16. 제주지역에서 솔잎혹파리의 확산 반경변화

표 7. 제주지역에서 솔잎혹파리 확산과 그 특성

Parameter	Cheju	Sokwipo
Year of infestation	'83	'83
Year of first report	'90	'90
Year of establishment	'86	'86
Establishment period	3	3
Year of higher expansion	'90	'90
Time for higher expansion(year) (ts)	4	4
Speed for neighborhood diffusion (c)	2.59	0.73
Speed for higher expansion(km/year)	20.72	5.84

다. Lattice model에 관한 연구

Lattice model 구성에서 고려된 사항은 개체군 증가, 식생 영향, 근거리 확산, 및 바람에 의한 확산이었고, 실제 자료는 서울지역에서의 확산을 바탕으로 하였다. 이를 위해 먼저, 솔잎혹파리는 매년 단위로 생물적 증가(내재적 증가율; 0.5)를 하는 것으로 하였는데, 폭발적인 개체군 증가를 막기 위해 최대 수용한도를 정하여 주었다. 식생(소나무)은 최초 모든 공간을 덮고 있지만 솔잎혹파리가 침입하여 식생에 피해를 주게되면 식생의 상태가 점차 나빠지는 것으로 하였다. 이러한 가정에 의거하여 개체군($N_{x,y}(t)$)은 다음과 같은 규칙에 의하여 증가하도록 하였다.

식생($V_{x,y}(t)$) 의 상태가 좋은 경우 ($V_{x,y}(t) \geq Thresold$) $N(t+1) = N(t)e^{r}$

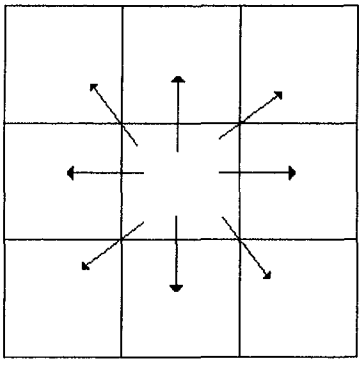
식생 의 상태가 좋지 않은 경우 ($V_{x,y}(t) < Thresold$) $N(t+1) = N(t) \times 0.5$

만일 N(t+1) > 10,000이면 N(t+1) = 10,000로 처리함.

식생은 다음과 같이 솔잎혹파리에 의해 피해를 입으면서 감소하게 된다.

$$V_{x,y}(t+1) = V_{x,y}(t+1) - V_{x,y}(0) \times .001$$

다음, 확산은 개체군이 이웃한 지역(8방향)으로 무작위로 확산하는 것으로 구성을 하였다. 전체 개체중 확산될 개체수 비율도 무작위적으로 결정하였다.



솔잎혹파리가 이웃지역으로 바람에 의해 확산될 수 있는 것은 주로 성충시기 5 - 7월에 일어나는데, 이시기의 바람이 이동에 영향을 주는 것으로 가정하였다. 8방향에 따른 바람의 풍속이 솔잎혹파리의 확산에 영향을 미치는 것으로 하고, 8방향 풍속자료는 서울지역에서 1971-1976년 사이의 풍향풍속 자료를 평균한 것으로 이용하였는데, 모델에서는 이들 평균값에 적절한 변이를 주어서 사용하였다. 바람이 솔잎혹파리 개체군을 원거리 확산이 일어나게 해주면 wave front로부터 떨어진 곳에 새로운 colony를 형성하게 해주는 것으로 가정하고 그 밀도함수는 다음과 같이 하였다

$p = ae^{br}$ r; 거리, a, b; 상수

이러한 규칙을 적용하여 Lattice model(75 x 80)에서 모사해 보면 가장 앞부분(wave front)에서는 밀도가 낮으며 점령된 후 10년 전후가 되면 개체군의 밀도가 높아지는 것을 볼 수 있다(그림 17). 이후에는 점차 감소하는 것을 나타내 주고 있고, 전체 밀도는 어느 일정한 값 이상이 되면 큰 변화 없이 안정화되는 것을 알 수 있었다. 솔잎혹파리가 최초로 침입된 지점으로부터 확산되는 반경이 초기에는 매우 적지만 10-15년이 지나면서 급속히 증가하는 것을 나타내 주었다.

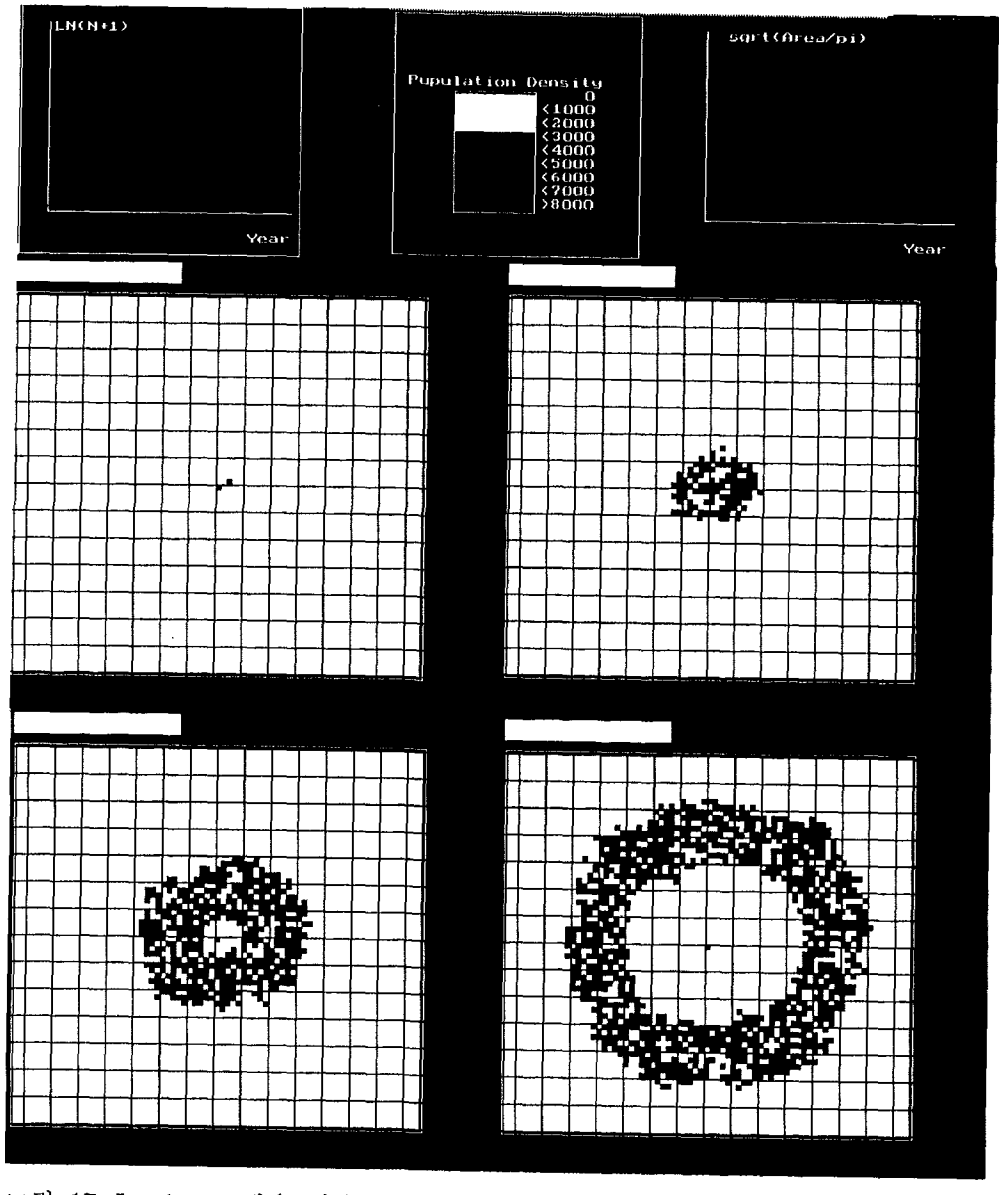


그림 17. Lattice 모델을 이용한 솔잎혹파리 확산 시뮬레이션

라. 세포자동자에 의한 개체군 확산모델

앞서 개체군의 시공간적 동태에 관한 이론연구에서 생태학적 확산 현상을 기술하

는 기존의 방법인 미분방정식 형태의 Skellam의 생태확산방정식을 세포자동자를 이용하여 설명할 수 있음을 보였다. 여기에서는 세포자동자 식을 변형하여 두 종(솔잎혹파리와 천적 기생봉)이 상호작용하는 경우에 매개변수(kappa)를 도입하여 모델을 구성하였다. 기존 생태확산방정식의 경우 변형된 형태의 Gaussian 형으로 range expanssion의 상(pahse)의 변화를 보이지 않으나 본 모델에서는 실제 생태적 확산유형에서 흔히 나타나고(Shigesada et al. 1997) 본 솔잎혹파리의 확산 유형 자료에서도 나타나는 biphasic한 확산속도의 변화를 표현할 수 있었다.

기존의 확산이론에서는 어떤 임계치 이상의 밀도가 전진하여 확산전선(front line)을 형성한다고 하였고, 특히 외부 영향에 따른 장거리 이동에 의한 확산이 전선 형성에 중요하다고 하였다(Shgesada et al. 1997). 본 연구에서는 개체군 확산전선은 본질적으로 개체군 점령지의 중심점이동이 중요하게 기여함을 보았다. 특히 일정한 시간이 지난 후 확산 속도가 갑작이 증가하는 현상은 외부 수용한도의 제한에 따른 평균거리의 급속한 증가가 기인이 되고 이러한 현상들이 확산전선 형성에 기인함을 고찰하였다.

1) 세포자동자에 의한 개체군 확산 모델의 구성

생태확산은 매우 복잡한 요인들에 의해 진행되는데, 특히 이차원모델은 효과적으로 실제 공간 확산을 표출해 줄 수 있다. 비상(flight) 등에 의한 수직적인 분포가 전체 수평적인 확산에 비해 미미하다고 여긴다면 개체들의 확산현상이 2차원으로 간주될 수 있다. 2차원 세포자동자에는 대표적인 두 가지 종류의 이웃 집합(neighboring set)이 있는데 그 중 하나는 폰 뉴만(von Neumann) 형이다. 폰 뉴만 이웃은 최근접 이웃(the nearest neighborhood) 네 개의 셀과 자신을 포함한 총 다섯 개 셀의 영향만을 고려한 것이다(그림 7a).

일차원과 같은 방식으로 이차원 확산모델을 전개하면 가법 규칙들은 이전 시간의 이웃 값들의 총합이 현재 셀의 새로운 상태 값으로 결정한다고 보았으므로 다음과 같이 쓸 수 있다.

$$a_{t+1}(x, y) = \sum_{h_x, h_y} \omega(x, y) a(x + h_x, y + h_y) \qquad (1)$$

여기서 $\omega(\vec{h})$는 $\vec{h}$에 따른 계수들의 총합이고, $\vec{h} = (h_x, h_y)$는 $a(x, y)$에 영향

을 주는 이웃들의 위치를 나타낸다 (von Neumann neighborhood :

$(h_x, h_y) = \{(1,0), (-1,0), (0,0), (0,1), (0,-1)\}$)

위의 식에서 각 시간에 대한 개체군 크기(population size)는 공간적으로 각 사이트에 분포된 개체들의 총합으로 주어지며 이를 $N_t = \sum_x a_t(\vec{x})$라 하면 2차원 공간에서의 개체군의 점령영역의 평균반경은 다음과 같이 구할 수 있다.

$$\langle r_t \rangle = \frac{1}{N_t} \sum_x \sqrt{x^2 + y^2}\, a_t(\vec{x}) \tag{2}$$

기주식물이 해충의 주요 가용자원환경(available environmental resource)으로 제공되며 곤충의 확산이 가용자원인 먹이의 소비량과 밀접한 관계를 가진다고 가정하고 기주식물의 생체량을 $b_t(\vec{x})$로 표현되어지는 오토마타로서 생각하자. 점령개체군수와 기주식물 양의 비가 $\varkappa$ (intrinsic capacity)로 고유하다고 보고 $\varkappa$ =a/b (여기서 a, b 곤충과 기주식물의 특성치)로 정의하면, 식생을 나타내는 셀룰러 오토마타는 다음과 같이 표현되어진다.

$$b_{t+1}(\vec{x}) = \sum_h w_b(\vec{h})\, b_t(\vec{x}+\vec{h}) - \frac{1}{\varkappa}\, a_t(\vec{x}) \tag{3}$$

또한 식생변화비를 $V_t(\vec{x}) = b_{t+1}(\vec{x}) / b_t(\vec{x})$와 같이 정의하면 이 비는 점령개체군의 증가를 제한하는 요인으로 작용하며 이를 식 (3)에 적용하여 보면 점령개체군을 나타내는 세포자동자는 다음과 같이 최종적으로 표현될 수 있다.

$$a_{t+1}(\vec{x}) = \left[\frac{\varkappa \sum_{h_b} w_b(\vec{h})\, b_t((\vec{x}) + (\vec{h})_b) - a_t(\vec{x})}{\varkappa\, b_t(\vec{x})} \right] \sum_h w(\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h}) \tag{4}$$

2) 환경자원제한, 개체군 증가율 및 확산을 고려한 개체군 분산의 복합적 효과 고찰

해충 개체군의 분산(2차원)은 환경자원제한, 개체군 증가율 및 확산이 복합적으로 작용하여 개체 각자의 '퍼짐'현상이 시공간적으로 노출되는 것으로 볼 수 있다. 본 모델에서는 위의 주요원인을 각각 $\varkappa$, w0 및 w1 - w4(네 방향의 이웃)로 표현하고 위에서 구성된 모델에 이러한 모수들을 다양하게 입력해 봄으로써 개체군 분산에서 어떤 양상이 표출되는 지를 관찰하였다. 여기서 시간을 나타내는 가로축은 추후 실제 결과와의 비교를 고려하여 편의상 1930년부터 시작하는 "년" 단위로 표시하였다.

가) χ 의 제한이 없는 경우

먼저 환경제한 요인 즉 χ값이 매우 커서 가용자원(예, 소나무량)이 충분하여 솔잎혹파리 개체군의 증식에 거의 영향을 미치지 않을 때, 해충 개체군의 성장곡선(그림 18, 19) 및 평균확산반경(그림 20)의 증가 추이를 관찰3하였다. 개체군은 예측한대로 기하급수적으로 늘어났다(그림18, 19). 장거리 이동을 유발하는 바람의 효과가 없다고 보면(w5=0), 확산반경은 한 개체의 개별적인 막걷기의 여러세대를 거쳐 일어나는 결과로 나타나는 zeta 함수의 형태를 취하게 된다(그림 20). 그림에서 각 w0 및 wi(i≠0)는 각각 중심 사이트에 머물거나 이입(이출)될 weight를 나타내는데, 이러한 neighborhood diffusion weight는 막걷기로 추정되므로 각 방향의 weight는 같다고 볼 수 있다. 이것은 개체의 활동반경에 의한 확산에 기여하며 개별적 막걷기의 여러세대를 거쳐 연속적으로 일어나는 결과는 개체의 평균활동반경 및 개체군의 점령속도를 결정짓는 주된 요인임을 보인다.

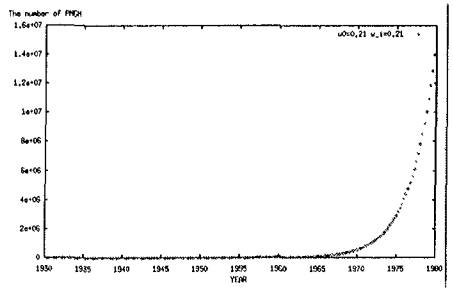


그림 18. 개체군 성장곡선. neighborhood effect, wind effect

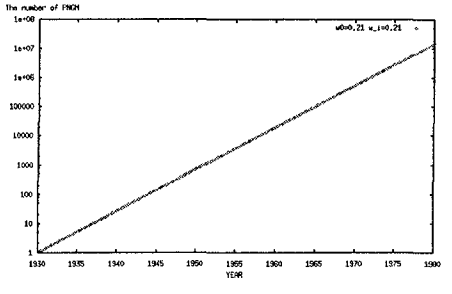


그림 19. 개체군 성장곡선 Log Scale

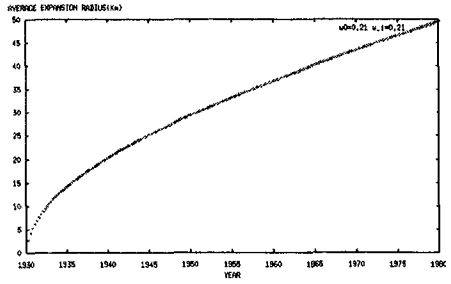


그림 20. 평균확산반경 곡선

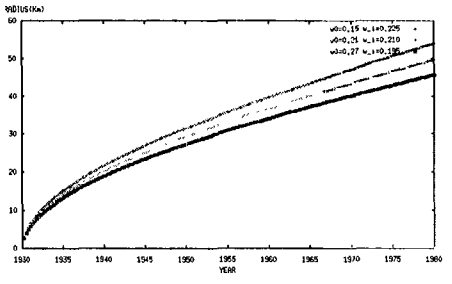


그림 21. 평균확산반경곡선 red w0=0.21, green w0=0.15, blue w0=0.27

χ 가 없는 경우의 개체군 성장곡선 : 수용한도(K: carrying capacity)이 없는 경우와 마찬가지로 J-type을 보이며, Log Scale로 본 경우 그 효과가 확실히 드러난다.

그림 21의 경우 전체 성장률이 $\sum w_k = w_0 + \sum w_i$ = 1.05 로서 일정할 때, 중심 사이트에 머물 weight w와 이웃 사이트로 이출될 weight wi 를 달리 했을 때의 확산 효과를 나타내는데, 이웃으로 확산되는 weihg가 커짐에 따라 확산반경이 조금씩 늘어남을 알 수 있다

나) χ 의 효과에 따른 개체군 증가 및 확산 양상

χ 값이 개체군의 성장을 제한하는 경우 해충개체군은 수용한도에 가깝게 수렴함을 볼 수 있다(그림 22). 이 경우 개체군의 확산 반경은 χ의 효과가 없는 경우와는 확연히 다른 독특한 양상을 보이게 된다. 즉 일정한 시점을 기준으로 확산반경의 급격한 변화(증가)가 일어나게 된다(그림 23). 이러한 직선적인 'break point'를 보이는 양상은 Type b(Shigesada et al. 1997)형과 매우 비슷하다. 또한 break point가 나타나는 시점은 개체군 증가율이 일정해지는 시점과도 일치함을 볼 수 있는데, 이것으로 개체군이 계속 증가하여 가용자원의 이용이 한계에 이르는 점이 곧 확산속도가 급격히 증가하는 시점임을 추정케 한다.

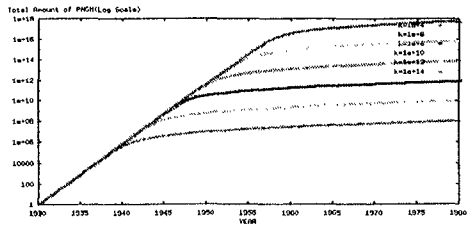


그림 22. x에 따른 개체군 증가 곡선 (Log Scale)

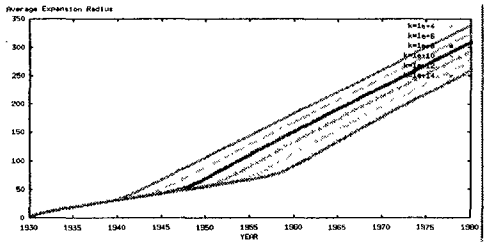


그림 23. x에 따른 확산반경 증가 곡선

x값에 따른 확산속도는 개체군 점령에 따른 시간적 진행에 따라 다양한 양태로 나타난다. 초반에는 가용자원이 침입개체군(해충)에 비해 무한하여 전파양상이 무작위걷기 과정과 거의 유사한 양상을 보이며 초반의 짧은 기간 동안 x값에 관계없이 일률적으로 전파속도가 비교적 크게 보임을 알 수 있다(1차 속도). 초기의 불안정한 기간을 지난 후 일정한 속도를 유지하며 (2차 속도), 그 후 점령지내에 침입종의 수가 증가하여, 식생이 수용할 수 있는 한계에 다다르면 전파속도는 급격히 가속되어 새로운 전파속도로 일정하게 유지됨을 볼 수 있다(3차 속도). 이 때 x값에 따라 가속되는 시기가 늦어짐을 볼 수 있다.

Intrinsic capacity(x)의 효과는 생태학에서 일반적으로 쓰이는 carrying capacity(K)와 궁극적으로 같은 효과를 보임을 기존 이론에 의한 개체군 성장곡선과 비교해 보면 알 수 있다. 즉 log scale로 보았을 때, x값이 거의 무한대일 때의 성장곡선(그림 19)과 x값이 개체군 크기의 무한한 성장을 제한할 때의 곡선의 성장곡선(그림 22)을 고전적 이론인 exponential growth type과 logistic growth type에 각각 일치함을 보인다. 아울러 기존 이론의 경우 공간적인 확산을 고려하지 않고 개체군 크기의 시간적인 동태를 표현한 것인데 반해 본 모델의 경우, 시간적인 동태뿐 아니라 공간적인 확산도 설명할 수 있음을 앞서 보인 바 있다.

여기에서 x와 K 사이의 관계를 고려해 보면

$$x_t = \frac{\sum_x a[x,t]}{\sum_x b[x,t]} = \frac{A[t]}{B[t]}$$

$\chi = \langle \chi_t \rangle_t = \frac{\langle A[t] \rangle_t}{\langle B[t] \rangle_t} = \frac{A}{B} = \frac{Na}{Nb} = \frac{a}{b}$ 이고

K는 χ의 전공간에 대한 합 $K = \sum_{x,y} \chi_t(x,y)$을 나타낸다. 즉, 우리의 시뮬레이션에서 χ=1e+16, 전 lattice size를 250*250으로 하였을 때 K= χ*(250*250)=25e+21로 구해지고 이것은 개체군 성장 곡선에서 성장이 일정해지는 개체군 크기와 일치한다.

확산반경 그래프에서 χ값에 따라 확산속도의 상(phase)의 변화를 보는 것이 매우 중요할 수 있는데 확산반경의 증가속도가 일정한 값에서 새로운 일정한 값으로 값이 급격히 변하는 양상을 보이는 점에 주목할 필요가 있다. 확산속도가 급격히 변하는 지점을 확산속도 그래프에서 확연한 상의 변화의 평균점으로 정하면, (예를 들어 그림 24에서 $\chi = 10^4$일 때, 확산속도가 약 0.6km/year에서 약 1.9km/year 로 급격하게 변하면 이 두 속도의 평균인 약 1.3km/year인 시점인 1940년), break point의 시점 및 그 때의 확산반경은 χ에 따라 선형적으로 증가함을 알 수 있다.

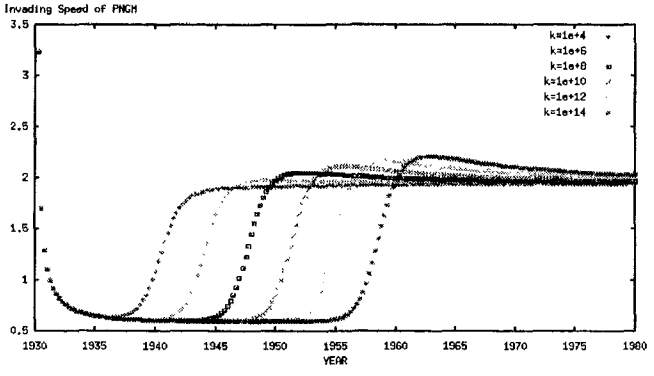


그림 24. χ에 따른 확산속도의 변화.

χ값을 일정(= 10^6)하게 고정시키고 neighborhood diffusion weight에 의한 개체군 증가 및 확산반경 증가 유형을 살펴보면 다음과 같은 결과를 얻을 수 있다.

① 먼저 중심사이트의 weight를 일정하게 유지하고, 바람의 효과를 고려하지 않고 이웃으로의 확산 weight를 증가시킨 경우 (k=1e+6, w0=0.2 fixed, w5(바람) =

0.0, w1=w2=w3=w3 =0.2 , w1=w2=w3=w3 =0.25, w1=w2=w3=w3 =0.3)

결과를 보면 wi(i≠0)의 증가에 따라 개체군의 크기(그림 25) 및 확산반경이 증가하고 확산반경에서 적절히 break point가 나타남을 볼 수 있다(그림 26). 확산반경의 증가는 그 증가속도 그래프(그림 27)를 보면 구체적인 증가속도를 알 수 있는데 속도의 급격한 변화를 잘 보여준다.

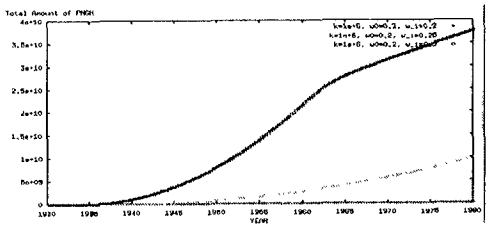


그림 25. $\sum w_i$의 증가에 따른 개체군 성장곡선.

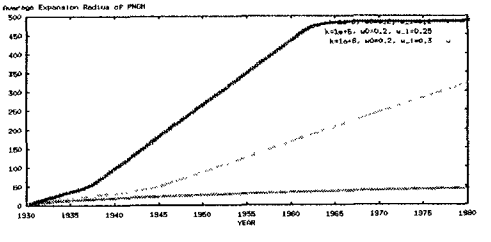


그림 26. $\sum w_i$의 증가에 따른 확산반경의 증가.

② 바람의 효과를 고려하지 않고 내재적 증가율을 일정비율로 증가시킬 때 (k=1e+6, 바람(w5=0.0) $\sum w_i$=1(w1=w2=w3=w4=0.25) fixed, w0=0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.0 으로 증가)

이웃으로의 이출률(wi)가 같아도 w0 의 값이 증가함에 따라 전체적인 성장률이 증가하여 개체군 크기 곡선(그림 28) 및 확산반경 곡선(그림 29)의 일률적인 증가양태를 보인다. 앞서 관찰된 break point도 나타나서 반경증가속도도 급속한 변이를 보였다(그림 30).

③ 전체 개체군 성장률은 1.2로 일정하고 이웃으로의 이출률이 높을 때 (k=1e+6, w5=0.0, $\sum w_k = w_0 + \sum w_i$ =1,2 로 고정, w0=0.2 w1=w2=w3=w4=0.25, w0=0.4 w1=w2=w3=w4=0.2, w0=0.6 w1=w2=w3=w4=0.15),

개체군 성장(그림 31) 및 확산반경(그림 32) 및 확산속도(그림 33)도 앞서 기술한 양상과 유사하게 나타난다. 이로서 본 모델이 개체군 양상을 wi(i≠0)에 따라 일관되게 나타낼 수 있음을 보였다.

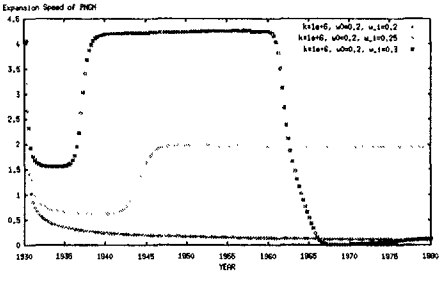


그림 27. $\sum w_i$의 증가에 따른 확산속도의 변화.

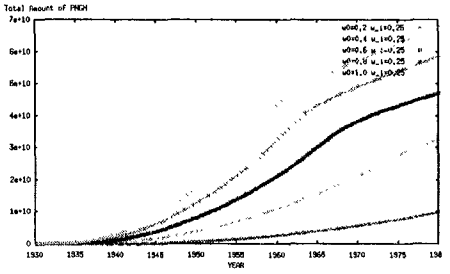


그림 28. w0값의 증가에 따른 개체군 성장 곡선의 변화

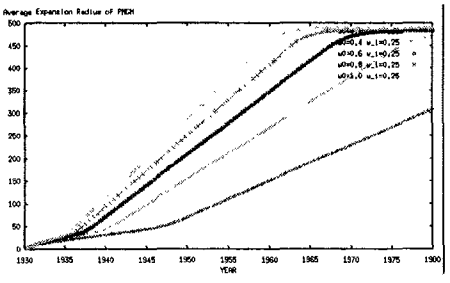


그림 29. w0의 증가에 따른 확산반경 곡선의 변화

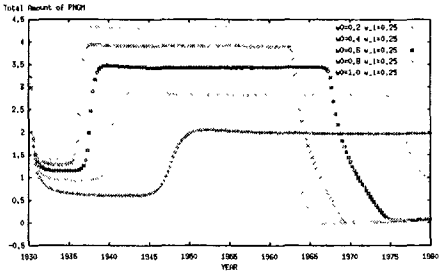


그림 30. w0의 증가에 따른 확산속도의 변화

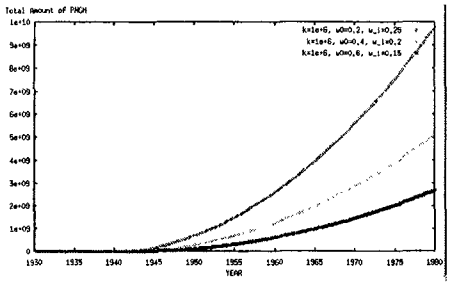


그림 31. 개체군 증가 곡선.

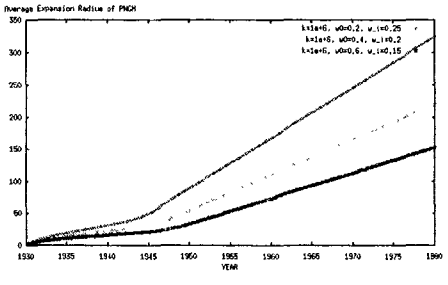


그림 32. 확산반경 곡선.

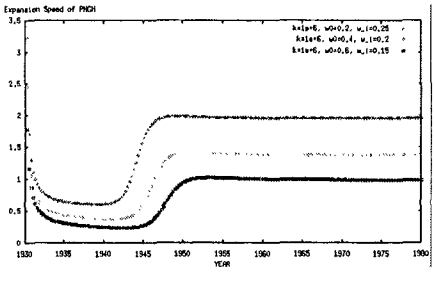


그림 33. 확산속도변화 곡선.

다) 중심점 및 최대점의 이동

기존의 확산이론에서는 어떤 임계치 이상의 밀도가 전진하여 확산전선을 형성한다고 하였고 특히 외부 영향에 따른 장거리 이동에 의한 확산이 확산전선 형성에 중요하다고 하였다(Shigesada et al. 1997). 외부 영향에 따른 장거리 이동이 개체군의 급속한 분산에 영향이 있으나 이를 설명하기 위해서는 외부영향에 따른 중심점이동이 중요하다. 특히 일정한 시간이 지난 후 확산 속도가 증가하는 현상은 외부 수용한도의 제한에 따른 전 개체의 이동이 고려된 평균거리의 급속한 증가가 기인이 되고 이러한 현상들이 확산전선 형성에 주요하게 기인함을 알 수 있었다.

위에서는 주로 x값의 영향 및 단거리 확산효과에 대해 논의하였는데, 외부 영향(주로 바람)에 의한 장거리 확산을 설명하기 위하여, 외부 영향에 따른 중심점의 변이 양상을 고찰하였다. 중심점이란 개체군수의 공간적인 분포의 평균, 즉 $\sum_{\vec{x}} \vec{x}\ a_t(\vec{x}) / N_t = \sum_{x} a_t(\vec{x})$로서, 개체군의 평균적인 분포를 알아보기 위한 양이다. 중심점 및 최대점(Max($a_t(\vec{x})$))의 이동 요인은 크게 두 가지로 볼 수 있는데, 하나는 초기 점령 지점(source)에 따른 이동 패턴과, 다른 하나는 바람의 영향(세기 및 방향)에 따른 이동 패턴으로 나누어 볼 수 있다.

(1) 초기 점령 지점에 의한 중심점 이동 효과

제한된 공간(2차원 격자)에서의 확산에서 가장자리 부분이 초기 점령지점에 노출될 경우에는 격자의 중심 방향으로 향하는 효과를 보여준다. 우리나라 지형과 대비해 보면, 예를 들어 격자 좌표가 (10,10)인 경우 목포와 (10,490)인 경우의 서울에서 그 중심점 이동 양상이 바다가 아닌 내륙지방의 중심으로 향하게 된다. 만약 중심점이 격자의 중심 (250,250)인 경우 바람의 효과가 없으면 그 중심점은 거의 이동하지 않는다.

(2) 바람의 세기에 따른 중심점 및 최대점 이동 효과

w5를 바람의 세기로 보고 바람의 방향을 일차적으로 무작위적으로 시뮬레이션한 결과는 다음과 같다. 기대했던 데로 바람의 세기에 따라 중심점 및 최대점의 변이가 적절히 변동함을 알 수 있다. 이로서 중심점 형성이 명백히 변함을 알 수 있고, 이는 바람의 영향(세기 및 방향)을 모델에 고려하면 바람에 따른 중심점 이동이 제시될

수 있음을 시사한다.

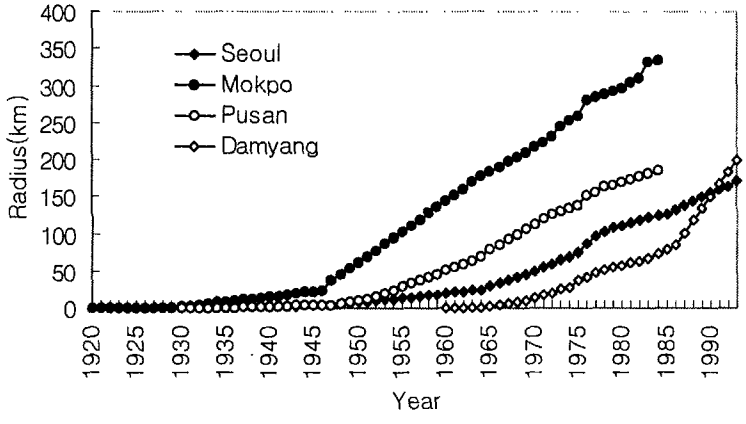


그림 34. 서울, 목포, 부산, 단양지점으로부터의 확산(실제 자료)

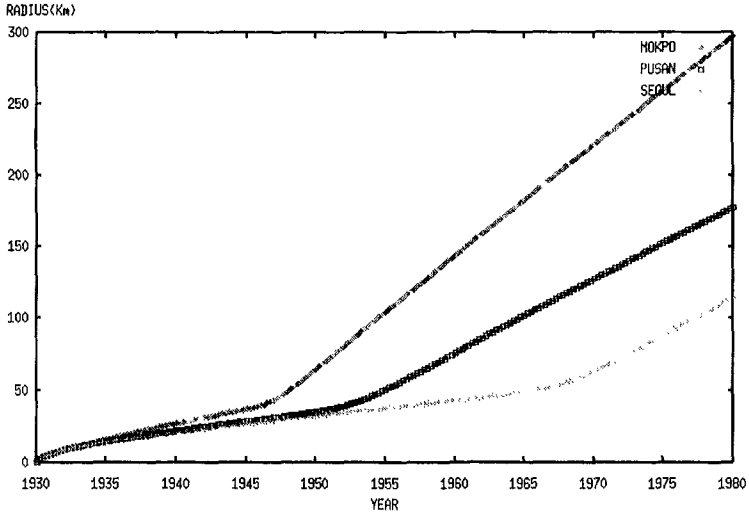


그림 35. 서울, 목포, 부산 지점으로부터의 확산(시뮬레이션 결과)

라) 실제자료에 적용

이상으로 이론모델에 의한 시뮬레이션 결과를 살펴보면 실제 자료에서 확산반경의 그래프와 본 모델의 결과가 거의 유사함을 확인하였다. 실제 데이터와의 비교는 같은 시점에서 솔잎혹파리 개체군의 점령 효과를 알아보기 위하여 최초 점령시기가 비슷한 목포(1920), 부산(1930), 서울(1920)에 대해서 고려하였다. 그림 34는 실제 데이터에 의한 확산반경 곡선을 나타내고 그림 35는 위에서 구현한 세포자동자 모델에 의하여 서울, 목포, 부산에서의 확산 양상에 대한 시뮬레이션 결과이다.

3) 솔잎혹파리 개체군 확산에 적용되는 세포자동자 모델의 확장

가) 모델

앞서 수행된 기본적인 확산 모델을 기반으로 하여 솔잎혹파리의 확산을 실제적인 상황에서 복잡한 환경조건 등을 구체적으로 수용할 수 있는 모델을 구성하였다. 솔잎혹파리의 확산에 영향을 미칠 시간적 성장, 생식력, 단거리 및 장거리 확산 효과, 솔잎혹파리 성충상태의 시간적 분포, 바람 효과 등을 고려하였다.

일반적으로 확산 모델에서는 미시적인 관점에서 각 개체들이 자유롭게 움직이는 "막걷기"를 가정한다. $a_t(\vec{x})$를 시간 t에 살창공간 $\vec{x}$에서의 솔잎혹파리 밀도라 하면, 이러한 무작위 막걷기에 의한 개체군의 시공간적인 분포는 다음과 같이 이산화된 형태로 표현된다.

$$a_{t+1}(\vec{x}) = \sum_{h} \omega(\vec{h}) a_t(\vec{x} + \vec{h})$$

여기서 각 ω들은 각 방향으로부터의 이입 정도를 나타낼 수 있는 이동 전이 무게(translational transition weight)를 뜻하고, $\vec{h}$ 는 단위시간에 이웃 살창 지점으로부터 솔잎혹파리가 이동해 올 수 있는 반경을 뜻하며 다음과 같이 표현하였다.

$$\vec{h} = (h_x, h_y) = \{(1,0), (-1,0), (0,0), (0,1), (0,-1)\}$$

여기서 솔잎혹파리 개체군은 잘 형성되어 있는 기주식물의 영역으로 침입하고 기주식물을 솔잎혹파리의 주요 가용 자원으로 본다면, 솔잎혹파리의 확산은 가용 자원인 먹이의 소비량과 밀접한 관련을 가질 것이다.

먹이 공급원으로서 기주식물의 생체량을 $b_t(\vec{x})$ 로 표현되는 오토마타로서 다음과 같이 정의하자.

$$x = \frac{\tilde{a}}{\tilde{b}}$$

여기서 $\tilde{a}, \tilde{b}$ 는 각각 곤충과 기주식물의 양을 나타내는데, x는 기주식물의 단위량에 대해 서식할 수 있는 곤충의 양을 나타낸다. 곤충 개체군이 잘 형성된 기주식물이 있는 영역에 침입한 이후, 기주식물의 시공간적 변화는 다음과 같은 식으로 나타낼 수 있었다.

$$b_{t+1}(\vec{x}) = \sum_h w_b(\vec{h})\, b_t(\vec{x}+\vec{h}) - \frac{1}{x}\, a_t(\vec{x})$$

여기서 기주식물의 변화비를

$$V_{t,t+1}(\vec{x}) = \frac{b_{t+1}(\vec{x})}{b_t(\vec{x})}$$

와 같이 정의하고 솔잎혹파리에 비해 증가율이 대단히 낮다고 가정하면 이 비는 침입개체군의 증가를 제한하는 요인으로 작용한다. 이를 솔잎혹파리의 세포자동자 식에 적용하여 보면 다음과 같이 표현될 수 있다.

$$\begin{aligned} a_{t+1}(\vec{x}) &= V_{t,t+1}\, a_t(\vec{x}+\vec{h}) \\ &= \left[\frac{x \sum_{h_b} w_b(\vec{h})\, b_t((\vec{x}) + (\vec{h})_b) - a_t(\vec{x})}{x\, b_t(\vec{x})} \right] \sum_h w(\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h}) \end{aligned}$$

솔잎혹파리는 성충 상태로 하루 동안 능동적, 혹은 수동적으로 확산한다. 솔잎혹파리의 생활사가 세대간 겹침이 없는 이산세대라는 사실은 모델 구성을 용이하게 하는데 세대의 성장 시간을 1년으로 쉽게 이산화할 수 있다. 성충 출현 시기의 시간적 분포를 고려하면 성장 시간 단위는 보다 세분화되어질 수 있다. 이런 점에서 솔잎혹파리의 성충단계의 시간적 동태는 공간적 확산 영역을 결정하는 매우 중요한 요인이다.

한 편 솔잎혹파리 확산에 영향을 주는 주요 요소로 바람의 효과가 추측되고 있어 (고와 이 1975) 모델구성에 바람의 영향을 고려하였다. 각 영역에서의 바람의 양 및 방향을 표현하는 지도인 바람 장미도(wind rose map)를 이용하여 바람의 시간적 변화를 결정하도록 하였다.

전체적으로 다음과 같은 요인들을 고려하여 위에서 요약한 확산모델을 통합적으

로 확장하였다.

○ 생식력: $\sum_h \omega(\vec{h})$, 여기서 $\vec{h}$ 는 능동적인 확산에 의한 단거리 확산과 수동적인 확산에 의한 장거리 모두를 포함한다.

○ 단거리 확산 및 장거리 확산의 구분:

$\vec{h} \rightarrow \vec{h}_{short} + \vec{h}_{long}$ 및 $\omega(\vec{h}) \rightarrow f(\omega_{short}(\vec{h}_{short}) + \omega_{short}(\vec{h}_{long}))$

으로 표현하여 국소적인 막걷기에 의한 이동($\vec{h}_{short}$)과 바람 등에 의한 장거리 이동($\vec{h}_{long}$)을 표현하였다.

○ 솔잎혹파리의 시간적 성장: 성충 출현시기 등 솔잎혹파리의 생활사에 따른 시간적 성장의 조절요인을 $s(T)$라 표현하고 이를

$F(\omega(T)) = s(T)(\vec{h})f(\omega_{short}(\vec{h}_{short}) + \omega_{short}(\vec{h}_{long}))$로 나타내어 $F(\omega(T))$는 시공간적인 확산에서의 시간적인 동태를 같이 고려한 함수로 된다. 여기서 세분화된 시간 T는 시간 t의 주기함수로서 쓸 수 있다. 예를 들어 하루 혹은 세분된 1년의 주기를 나타낸다.

○ 바람효과: $\rho(t, \vec{x})$를 바람에 의한 장거리 이동효과를 나타내고, 이는

$G(T, \vec{x}) = \rho(t, \vec{x})F(\omega(T))$로 나타내어 $G(T, \vec{x})$로서 바람에 따른 개체군의 시공간적 분포로 표출될 수 있다.

여기에 기주식물인 소나무의 지역적 분포, 뿐만 아니라, 바다, 강 그리고, 산과 같은 지리적 의존성을 가진 환경요인이 고려되어야 한다. 이러한 지리적 의존성을 지닌 환경요인은 지리정보시스템(GIS)으로 구현할 수 있는데, 이를 지역함수(territorial function), $C(\vec{x})$라 두면, 솔잎혹파리의 확산은 다음과 같이 최종적인 확장 모델로 쓸 수 있다.

$$a_{t+1}(\vec{x}) = V_{t,t+1}(\vec{x})C(\vec{x})\sum_h G[T(t), \vec{x}, \omega_{short}(\vec{h}_{short}) + \omega_{short}(\vec{h}_{long})]a_t(\vec{x})$$

이러한 세포자동자 식에 의한 개체군 밀도의 시공간적 분포는 2차원 확산모델에서 중심점(출발점)을 기준으로 자른 단면에서 다음과 같이 밀도분포함수로 볼 수 있다(그림 36). 이에 의하면 최고 밀도점이 시간이 지남에 따라 옮겨가는 모습을 볼 수 있다. 이는 한반도에서의 솔잎혹파리 개체군이 시간이 지남에 따라 선단지 영역에

군집이 고밀도로 형성되어 확산하는 형태에 잘 대응된다. 전통적인 방법을 이용한 경우에는 최고밀도점은 항상 시작점에 남아있다. 그러나 본 모델의 경우 시간이 지남에 따라 솔잎혹파리의 최고밀도점(선단지)이 옮겨가는 양상을 보이고 있다(그림 36). 이러한 결과는 지존의 역치 밀도를 통한 확산반경의 측정방법에 대한 새로운 해석이 된다. 나아가 시간에 따른 평균확산반경의 증가와 비교해 볼 때, 최고 밀도점의 이동이 시작되는 시기가 곧 솔잎혹파리 확산반경의 증가곡선의 특징인 이중 선형성의 모드에서 급격한 기울기의 증가가 일어나는 지점임을 확인할 수 있다(그림 36, 37).

나) 솔잎혹파리 천적의 효과

솔잎혹파리, 천적 기생봉, 소나무의 관계를 아모델로 고려하여 세 종의 상호작용을 표현함으로써 보다 실제적인 모델을 구성할 수 있을 것이다. 기존의 피포식자-포식자 관계(prey-predator system)의 시공간적 분포는 다음과 같은 식으로 고려되어 져 왔는데, 편의상 아래와 같은 1차원 식으로 표현될 수 있다(Shigesada 1995).

$$\frac{\partial h}{\partial t} = D_1 \frac{\partial^2 h}{\partial x^2} + \varepsilon(1 - \frac{h}{K}) - \alpha h p \qquad \text{(a)}$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} - \delta p + \beta h p \qquad \text{(b)}$$

여기서 h, p는 각각 피포식자, 포식자를 나타내며, $\varepsilon, \delta, \alpha, \beta$는 각각 피포식자의 성장률, 포식자의 사망율, 포식자에 의해 제한되는 피포식자의 성장 제한율, 피포식자에 의해 증가되는 성장률을 나타낸다. (a)식의 두 번째 항은 수용한도 K의 제한을 받는 logistic 성장항으로 주어진다. 즉, 피식자는 (a)식의 세 번째 항과 같이 포식자에 의해 증식의 제한을 받음과 동시에 환경 요인 등의 제한을 받는 형태로 표현된다. 포식자는 (b)식의 세 번째 항과 같이 피식자에 의해 개체수 증식이 가능하고, 두 번째 항과 같이 포식자들 사이에서는 경쟁 등에 의한 증식면에서 감소효과를 준다.

위와 같은 비선형 연립 미분방정식의 완전한 해는 알려져 있지 않으므로 비선형 동역학에서는 $h(x, t)$, $p(x, t)$의 정성적인 행동에 대해서 연구하여 왔다.

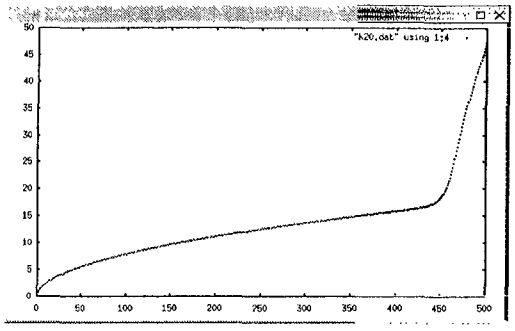
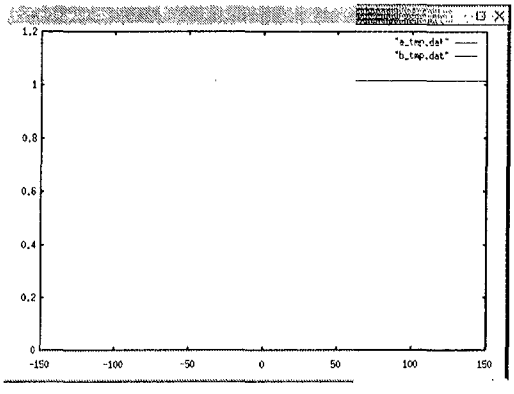
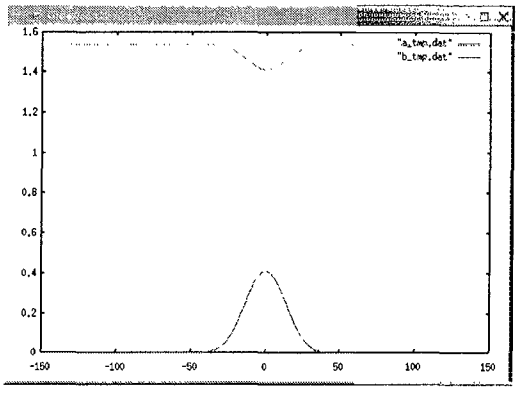


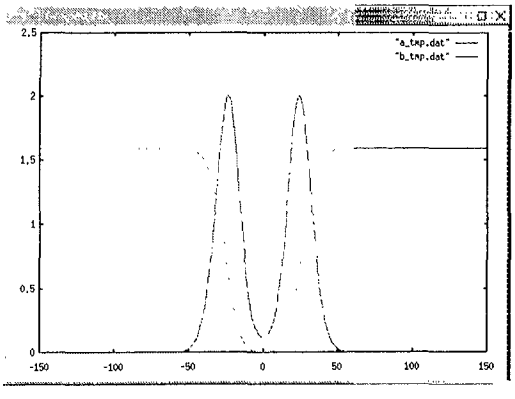
그림 36. 확산반경의 증가곡선(가로: 시간, 세로: 평균 확산반경).



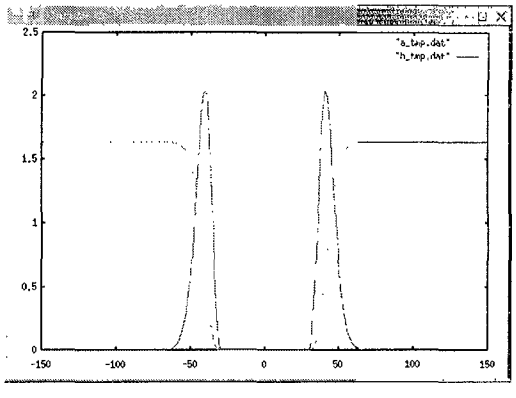
Time step=1



Time step=420



Time step=470



Time step=480

그림 37. 본 모델에 의한 시간에 따른 개체군 최고밀도 위치의 변화, 가로축은 중심점으로부터의 거리, 세로축은 밀도를 나타내며, 솔잎혹파리의 최고밀도지점이 시간이 지남에 따라 중심으로부터 멀어져 가는 것을 볼 수 있다.

본 연구에서는 비선형 현상을 표현하기 용이한 세포자동자로서 피포식자-포식자의 관계를 고려하고자 한다. 소나무-솔잎혹파리-기생봉의 상호작용을 포함하기 위해서는 세 종의 생태에 대한 엄밀한 고찰이 필요하나 기본적인 가정으로서, 소나무-솔잎혹파리의 관계와 같은 식을 솔잎혹파리-기생봉에도 확장하여 적용할 수 있다고 보아지므로 세 종의 관계를 다음 식과 같이 표현할 수 있다. 즉 소나무를 $b_t(\vec{x})$, 솔잎혹파리를 $a_t(\vec{x})$, 기생봉을 $c_t(\vec{x})$라 하면,

$$b_{t+1}(\vec{x}) = \sum_h w_b(\vec{h})\, b_t(\vec{x}+\vec{h}) - \frac{1}{x}\, a_t(\vec{x})$$

$$\begin{aligned} a_{t+1}(\vec{x}) &= V_{t,t+1}(\vec{x}) \sum_h w_a(\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h}) \\ &= \left[\frac{x \sum_{h_b} w_b(\vec{h})\, b_t(\vec{x}+\vec{h}_b) - a_t(\vec{x})}{x\, b_t(\vec{x})} \right] \sum_h w_a(\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h}) \end{aligned}$$

$$a_{t+1}(\vec{x}) = \sum_h w_a(\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h}) - \frac{1}{\beta}\, c_t(\vec{x})$$

$$\begin{aligned} c_{t+1}(\vec{x}) &= U_{t,t+1}(\vec{x}) \sum_h w_c(\vec{h})\, c_t(\vec{x}+\vec{h}) \\ &= \left[\frac{\beta \sum_{h_a} w_a(\vec{h})\, a_t(\vec{x}+\vec{h}_a) - c_t(\vec{x})}{\beta\, a_t(\vec{x})} \right] \sum_h w_c(\vec{h})\, c_t(\vec{x}+\vec{h}) \end{aligned}$$

여기서 $V_{t,t+1}(\vec{x}) = \frac{b_{t+1}(\vec{x})}{b_t(\vec{x})}$, $x = \frac{\tilde{a}}{\tilde{b}}$, $U_{t,t+1}(\vec{x}) = \frac{a_{t+1}(\vec{x})}{a_t(\vec{x})}$, $\beta = \frac{\tilde{c}}{\tilde{a}}$

이다. 이러한 연립방정식은 각각의 $\omega_b, \omega_a, \omega_c$ 및 x, β등 많은 매개변수들에 의한 소나무-솔잎혹파리-기생봉의 매우 다양한 동태를 표현할 것으로 예측된다.

이와 더불어 피포식자-포식자 관계에 대한 문헌 고찰로 피포식자의 도피 및 포식자의 추적을 포함한 탐색효과를 다룬 Boccara 등(1994)의 모델을 시뮬레이션을 통해 고찰하였다.

Boccara 모델은 아래와 같다.

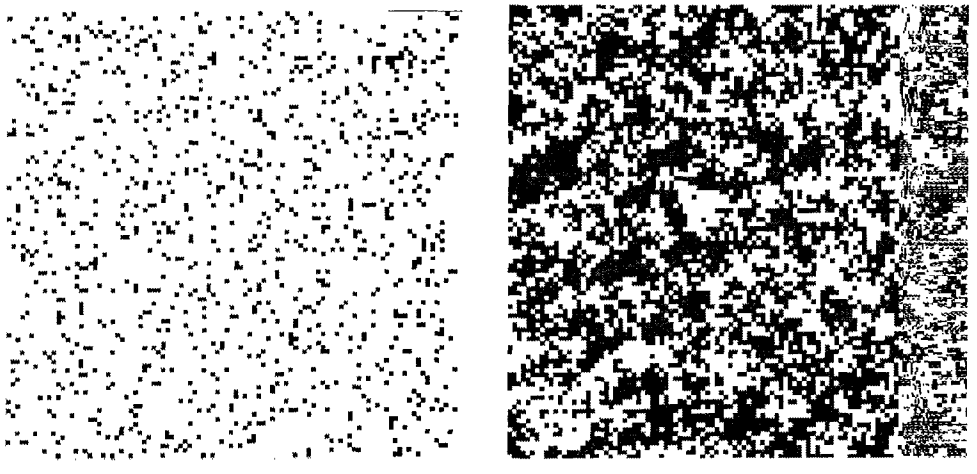
$$\begin{aligned} P(t+1) &= F_1(P(t), H(t)) \\ &= P(t) - d_p P(t) + b_p H(t) f(1, d_h P(t)) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} H(t+1) &= F_2(P(t), H(t)) \\ &= H(t) - H(t) f(1, d_h P(t)) + [1 - H(t) - P(t)] f(1 - P(t), b_h H(t)) \end{aligned}$$

여기서 P,H는 각각 포식자와 피포식자를 나타내고, b_p, b_h, d_p, d_h 는 각각 포식자의 출생율, 피포식자의 출생율, 포식자의 사망율, 피포식자의 사망률을 나타내고, 함수 f는 변수 p_1, p_2에 대해서 다음과 같이 정의된다.

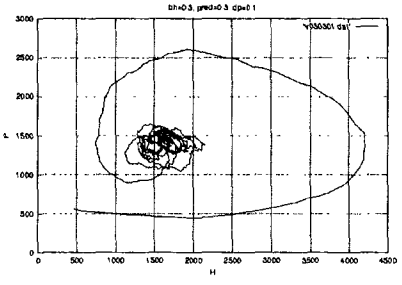
$$f(p_1, p_2) = p_1^4 - (p_1 - p_2)^4$$

우선 탐색 효과를 배제하고 두 종간의 피포식-포식 관계만으로 단순화하여, SIZE 100 x 100의 보드에서, 초기 개체수를 H = 515, P = 491로 하여 random으로 분포시키고 시뮬레이션(그림 38)하였을 때, 피포식자(H)의 출생율 0.3, 포식율을 0.3으로 고정하고, 포식자(P)의 사망률을 0.1, 0.3, 0.5로 변화시킨 조건을 주었을 때, 초기 임의의 분포에서 시뮬레이션이 진행됨에 따라 공간적인 유형이 형성된다(그림 38a, b). 밀도의 시간적인 동태에 대해서는 H와 P의 phase plot을 얻을 수 있으며(그림 38c-e), 앞의 두 경우는 두 종이 적절한 개체수로 fixed됨을 볼 수 있고, 세 번째 경우는 H의 사망률이 매우 높게 주어져 H의 밀도가 매우 낮은 상태로 절멸에 이르는 모양을 볼 수 있다. 세 종에 대해서도 위와 같은 식의 분석방법 등을 이용하여 시간이 지난 후의 세 종의 밀도의 변화 및 안정성을 살펴볼 수 있을 것으로 여겨진다.

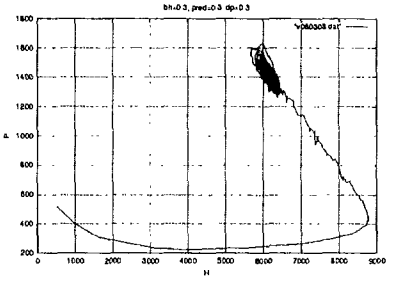


(a) 초기 상태 (b) 시뮬레이션의 진행상황

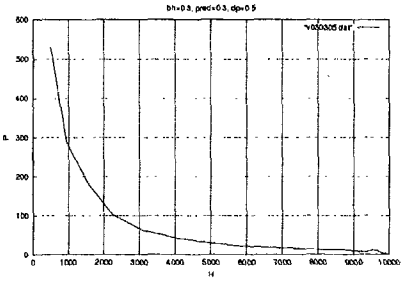
그림 38. 시뮬레이션의 예(a, b).



(c) P 사망률 0.1



(d) P 사망률 0.3



(e) P 사망률 0.5

그림 38. P의 사망률 차이에 따른 개체군 변동(c-e).

3.. 솔잎혹파리의 확산 및 GIS 기반 기술 구축

가. 기초환경을 고려한 솔잎혹파리의 확산 및 GIS 기반 기술 구축

GIS 구축의 기초 작업으로 지도 위에서의 솔잎혹파리 개체군의 시공간적인 확산을 재현하였다. 단계적으로 접근하기 위하여 (1) 표고 등의 지형을 고려하지 않고 바다와 육지로만 구분하여 단순확산을 재현해 보고, (2) (1)위에 강을 더한 경우, (3) (1)과 (2) 위에 산의 분포를 더한 경우로 점점 실제 지형에 가깝게 변화시키며 지형의 영향을 분석하였다. 산의 경우 표고는 고려하지 않고, 식생(소나무)이 산을 중심으로 분포함을 가정하여, 산의 효과를 식생의 분포효과와 같이 취급하였다.

기본적인 픽셀은 300×400(×16 pixel)을 사용하여, 우리나라의 1km를 하나의 오토마톤으로 잡았고, 자발적인 확산(단거리 확산)은 실제로 반경 0,2에서 0.5km정도로 판단하여, 보조세포 (Subcells)의 실제크기를 오토마톤의 10분의 1정도로 잡았다. 또한 실제의 1년 경과 상황은 보조세포간의 오토마타를 10회 반복 시행하여 결정되어지도록 하였다.

1) 바다와 육지로만 구분한 경우

바다는 일종의 경계선을 형성하여 경계선 효과를 볼 수 있는데, 경계선에서의 해충개체군의 행동은 크게 2가지로 나누어 바다를 만나면 육지쪽으로 나오는 경우와 사라지는 경우를 생각해 볼 수 있다. 전자를 reflection, 후자를 absorption 이라 부르면, 솔잎혹파리 개체군의 경우 바람에 의해 이동되는 수동적인 효과가 크다고 보임으로 absorption으로 시뮬레이션하였다.

2) 강의 효과를 더한 경우

솔잎혹파리 개체군은 강에 의해 그 이동이 제한된다고 보여지므로, 강에 의한 확산제한효과 정도를 살펴보았다. 그림상의 지도에서 강일 경우 barrier로 보고 확산저항을 받도록 하였다(그림 39-42). 바람의 효과를 고려하지 않은 상황에서 강에 의해 솔잎혹파리 개체군의 확산이 제한됨을 보였다.

강에 바람의 효과를 추가하면 바람에 의해 강을 건너는 양상을 볼 수 있었다(그림 43-46). 이는 그림 41 및 42 등에서 강의 경계에 따라 확산전선이 나타나는 반면 그림 44 및 45에서는 강을 건너서 확산되는 양상이 대조되어 나타남을 알 수 있다.

바다와 육지의 경계 및 강, 식생(산)의 효과를 종합적으로 고려하여 확산을 살펴보았는데, 예를 들어 목포로부터의 확산은 그림 47 및 48로 나타났다. 2002년의 예측결과는 최근 강원도, 경북, 경남, 충남 등의 지역에서 피해가 증가하고 있는 결과를 잘 반영해주고 있다. 이로서 세포자동자를 통하여 복잡한 분산양상을 이론적 근거를 가지고 효율적으로 표출할 수 있었다.

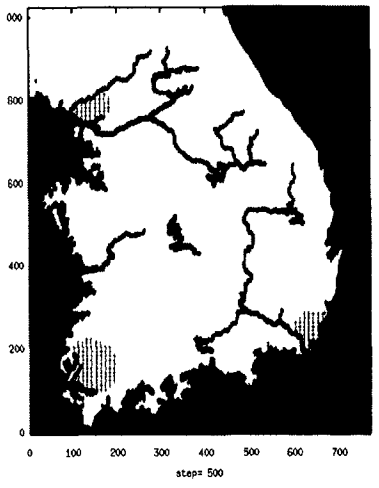


그림 39. 목포, 부산, 서울에서 초기점령

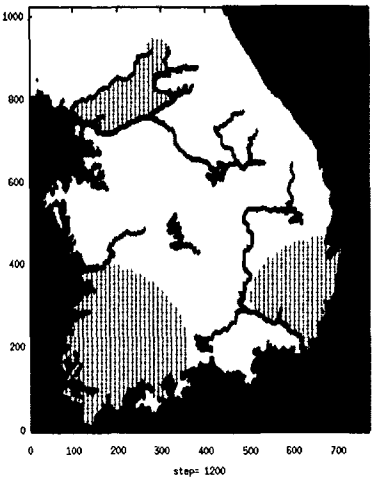


그림 40. 점령 후 step=1200

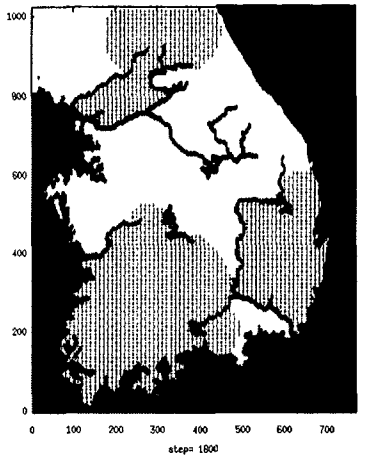


그림 41. 점령 후 step=1800

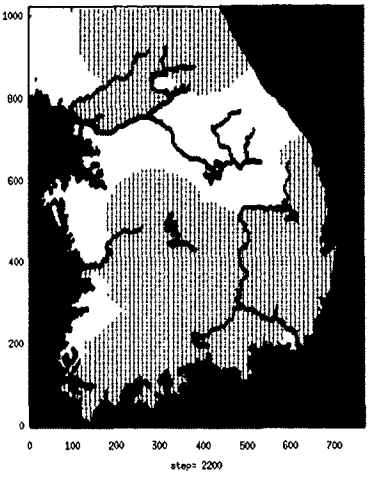


그림 42. 점령 후 step= 2200

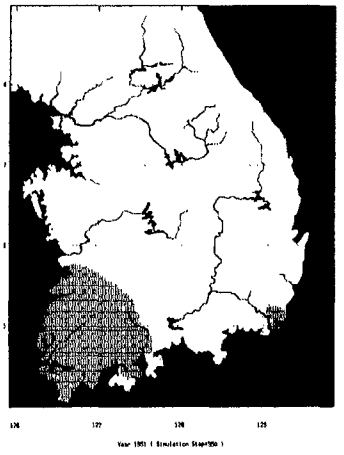


그림 43. 1951년 (step=950)

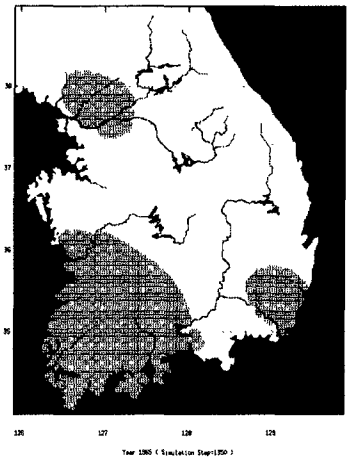


그림 44. 1965년 (step=1350)

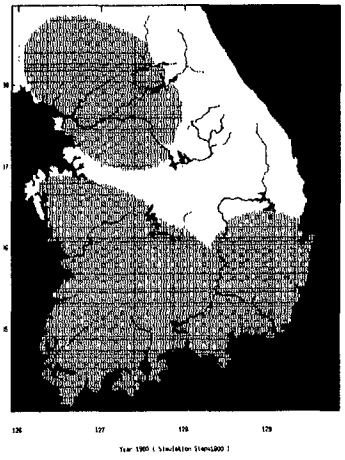


그림 45. 1980년 (step=1800)

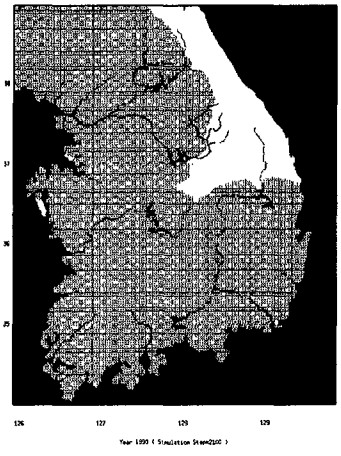


그림 46. 1990년(step=2100)

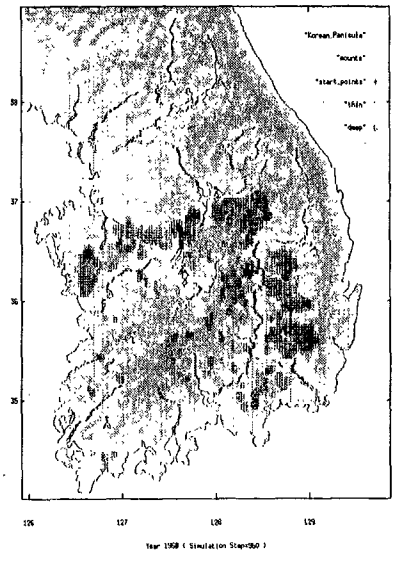


그림 47. 1958년 발생 시뮬레이션

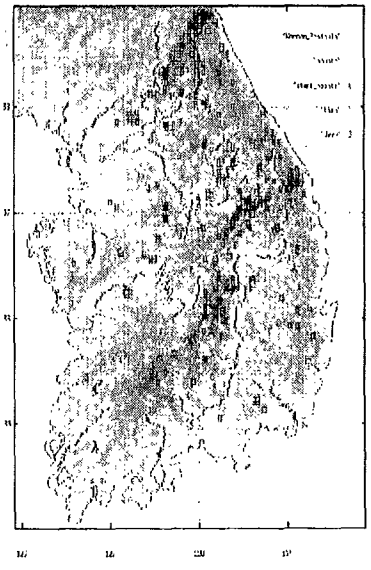


그림 48. 2002년 피해발생 예측

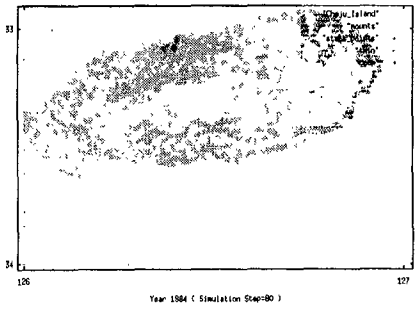


그림 49. 1984년 발생 시뮬레이션(제주)

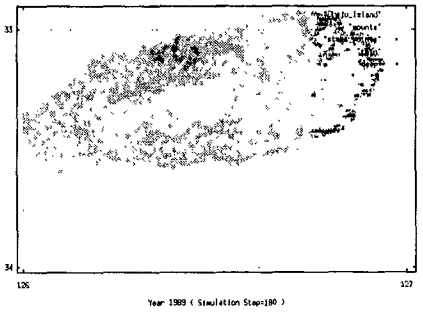


그림 50. 1989년 발생 시뮬레이션(제주)

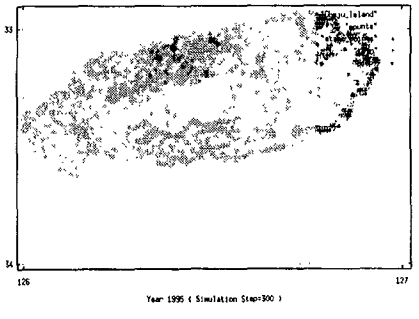


그림 51. 1995년 발생 시뮬레이션(제주)

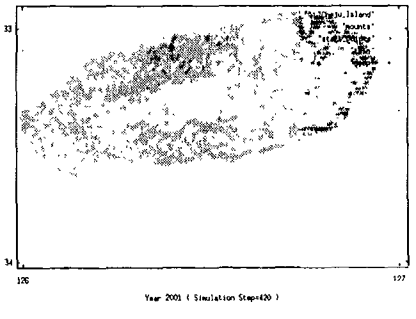


그림 52. 2001년 발생 시뮬레이션(제주)

3) 제주도에서의 확산 양상

솔잎혹파리의 초기발생이 제주에서 시작된 경우의 확산 반경의 증가는 그림 16에서 살펴본 바와 같다. 바다와 육지의 경계 및 강, 식생 등의 효과를 종합적으로 고려하여 제주도 지도상에서의 확산과정을 시뮬레이션 한 결과 그림 49-52과 같은 결과를 얻었다. 세부적인 확산과정을 더 적용하는 연구를 계속할 필요가 있다고 여겨진다.

나. GIS 자료 구성

개체군 확산 이론을 실제적인 야외자료에 적용하고자 제주도지역을 택하였다. 제주도는 비교적 면적이 좁아 연구대상으로 소규모 시뮬레이션에 적절하며, 최근에 솔잎혹파리가 발생하여 자료비교나 확산 양상을 보다 용이하게 알 수 있는 장점이 있다. 실제적이고, 국소적인 영역의 정확한 자료에 의한 시뮬레이션을 위해 환경부로부터 고도 및 식생 자료를, 기상청으로부터 기상자료를 제공받아 종합관리 시스템의 GIS 구성작업의 중요부분인 데이터의 생성을 아래와 같이 하였다.

1) 고도 및 지형 데이터의 구성

솔잎혹파리의 확산에 주요 요인으로 작용할 식생(소나무) 분포 및 솔잎혹파리의 생장에 영향을 미칠 온도에 직접적인 영향을 줄 수 있는 고도에 대하여 지리정보 데이터 구성 작업을 수행하였다. 전국 규모의 GIS 데이터 구성은 매우 방대한 작업이므로 면적이 작고 독립적인 지역으로 간주되는 제주도 지역을 고려하였다.

수치 및 고도의 원자료는 환경부에서 수치고도지도 자료 및 수치 식생도를 제공받아 이용하였다. 사용된 원 지도의 축척은 1:50,000이고, 경위도 좌표계로 되어 있으며, 한 개의 크기가 15′ × 15′ 인 6개의 영역으로 구성되어 있었다. 확산 시뮬레이션의 배경으로 쓰여지기 위해서는 본 모델에서 사용한 프로그램 언어에서 읽을 수 있는 형식으로 변환되어야 하므로, 본 연구에서는 ARC/INFO, Grass를 사용하여 작업하였다. 원 수치자료의 형식은 vecter 형식으로 되어 있어 본 살창공간 상에서 이루어지는 모델 위에서의 시뮬레이션에는 적합하지 않으므로 rester 형식으로 변환하여 각 격자크기를 1″ ×1″ 로 하는 격자자료로 변환하였다.

고도의 경우 한 살창 공간의 크기가 1″ ×1″ 로 하여 각 살창 공간마다 고도값을 가지는 3000×1800개의 데이터로 추출하였고, 소나무의 경우는 전체 식생 자료로부터 소나무가 포함된 layer만 추출하였는데, 한 살창 공간의 크기가 1″ ×1″ 각각마다 식생 index값이 대응되어 있다.

가) 고도

제주도의 각 격자 공간별 고도값을 색깔로 구분하여 지도상에 표현하였다. 각 살창 공간의 크기는 1″ ×1″ 로 서 총 3000×1800개의 격자 공간마다 고도값이 대응되어 있다(그림 53). 식생의 경우에는 원 데이터가 다음 index와 같이 각 식생 군락별 폐곡선으로 된 영역으로 나누어져 있어, 각 살창공간의 값은 해당 군락의 index값으로 대응시키고 다음과 색깔로 구분하였다(그림 54, 55).

◇ 식생 index

소나무 군락	1	노랑
소나무-졸참나무 군락	2	연두
곰솔 군락	3	빨강
곰솔-상수리나무 군락	4	하늘색
곰솔-졸참나무 군락	5	파란색
곰솔-삼나무 군락	6	회색
식생 미분포 지역	0	흰색

나) 식생(소나무 분포)

제주도의 소나무 분포, 노란색은 소나무 군락, 연두색은 소나무-졸참나무 군락, 빨간색은 곰솔 군락, 하늘색은 곰솔-상수리나무 군락, 파란색은 곰솔-졸참나무 군락, 회색은 곰솔-삼나무 군락을 나타낸다.

다) 고도와 소나무 분포

각 고도별 소나무 분포를 보기 위하여 고도 데이터와 식생 데이터를 겹쳐서 표현하였다.

2) 기상 데이터

솔잎혹파리의 우화시기 및 성장에 중요한 영향을 미치는 온도 및 확산에 중요한 바람의 영향을 모델에 반영하기 위하여 기상청으로부터 다음과 같은 기상 자료를 제공받았다(표 8). 1984년부터 1995년의 12년 자료로 측정 지점은 제주, 서귀포, 제주고층의 세 지점이었다.

표 8. 기상자료의 예

지점명 : 서귀포 기 간 : 1984. 1 .1

날 자	기온 평균	풍 속 (m/s)	최 풍향	대 풍속(m/s)
1984년 1월 1일	4.5	2.7	W	5.7
1984년 1월 2일	7.3	2.4	SW	5
1984년 1월 3일	4.4	5.5	NW	10.3
. . . . .				
. . . . .				
. . . . .				
1984년 1월 28일	1.4	2.8	SW	5.7
1984년 1월 29일	1.8	2.7	ENE	5.3
1984년 1월 30일	3.9	1.9	NNE	5
1984년 1월 31일	4.6	1.8	N	3.8

그림 53.. 입력된 제주도의 지형

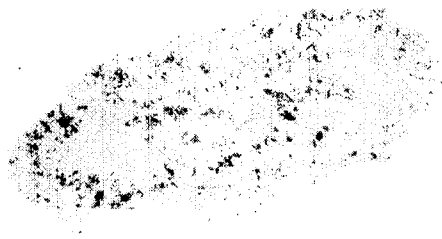


그림 54. 제주도의 식생도

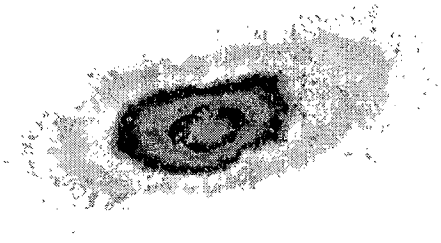


그림 55. 고도별 소나무 군락 분포

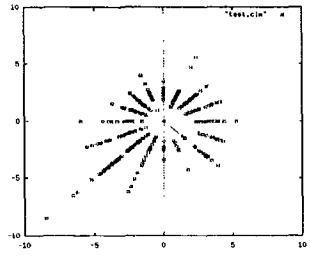


그림 56. 바람장미도

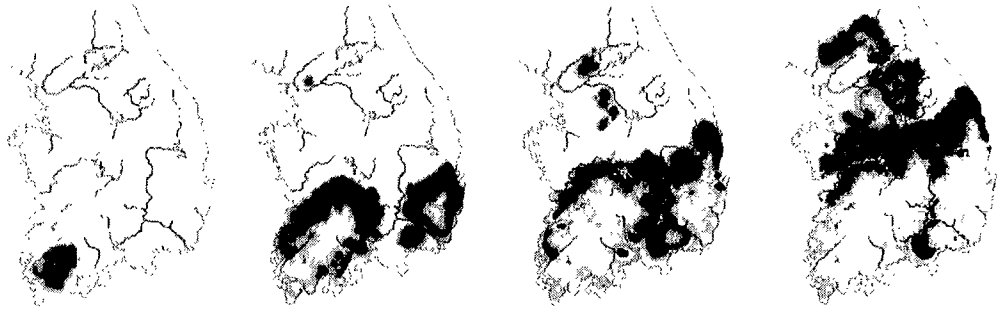


그림 57. 기본적인 GIS 자료 위에서의 솔잎혹파리의 확산 과정

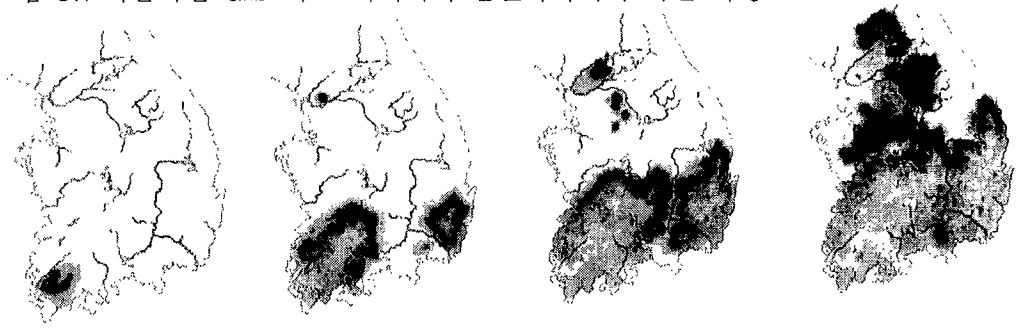


그림 58. 기본적인 GIS 자료 위에서의 기생봉의 확산 과정

이 중 솔잎혹파리의 확산에 주요 요인으로 추정되는 바람 효과의 반영은 대기과학에서 주로 쓰는 바람장미도에 착안하여, 위의 자료로부터 본 연구의 모델에서 시뮬레이션시 사용될 수 있는 바람 방향 및 속도를 표현하는 바람장미도로 대치될 수 있도록 하였다. 본 모델에서는 장거리 확산의 반경($\vec{h}_{long}$) 및 전이 무게($\omega(\vec{h}_{long})$)를 결정하는데 다음 그림 56과 같은 자료가 이용될 수 있다.

그림 59. 솔잎혹파리의 확산 과정(실제 자료)

다. GIS 구현을 위한 솔잎혹파리 분포의 공간도입

기본적인 지형 정보(강 및 boundary 효과, 식생 정보) 및 천적 기생봉의 밀도억제효과를 고려하여 솔잎혹파리 분포 및 피해발생 예측을 하기 위하여 앞서 설명된 cellular automata를 이용하여 GIS를 구현하였다. 그림 57은 솔잎혹파리의 확산과 분포 및 피해발생을 예측하는 것이며, 그림 58은 천적기생봉의 경우를 나타낸 것이다. 이러한 솔잎혹파리 발생상황은 그림 59의 실제자료와 잘 대응된다.

제 5 절 방제관리 시스템

솔잎혹파리의 종합관리시스템은 솔잎혹파리에 대한 일반 정보 및 연구정보를 제공하고 연구자간에 정보를 교류할 수 있도록 인터넷을 통해 이용할 수 있도록 하였다. 그림 60에 있는 것과 같이 방제관리시스템, 일반정보시스템, 정보교환시스템으로 구성되었다.

방제관리시스템은 그림 61과 같이 솔잎혹파리 방제전략을 수립하고 시행하는 이용자를 위한 것으로서 피해위험도평가를 통해 예상되는 지역을 예측하고 평가할 수 있도록 하였다. 각 분야별 분석 및 예측프로그램은 인터넷 홈페이지에서 온라인 실행 또는 내려받기하여 사용할 수 있다.

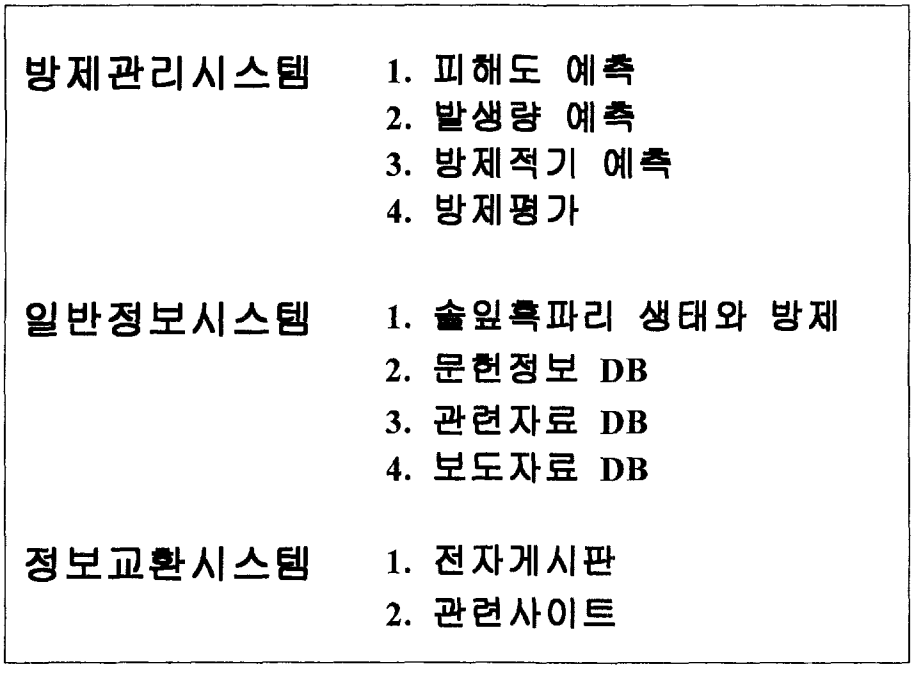


그림 60. 종합관리시스템 구성요소

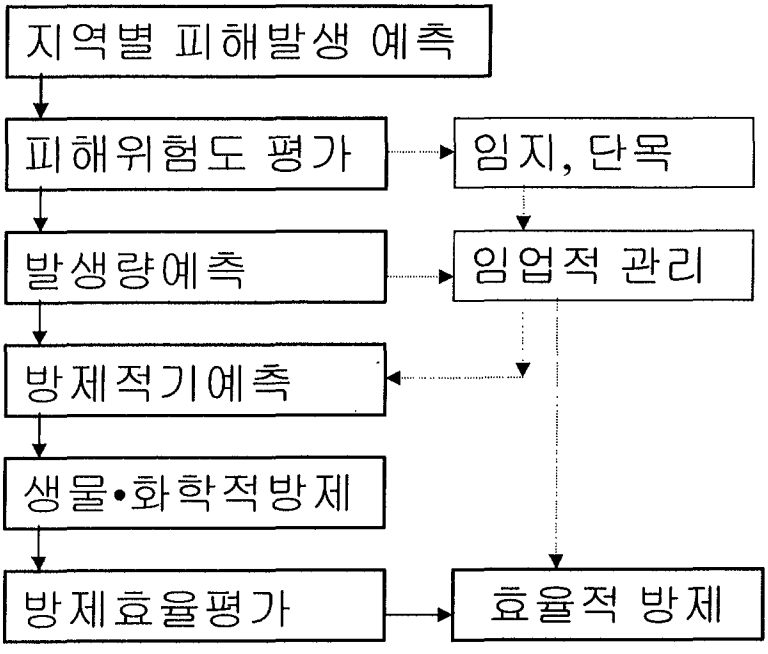


그림 61. 방제관리의 흐름도

1. 피해발생지역 예측

기본적인 지형정보, 식생 및 천적 기생봉의 효과를 포함한 GIS 기법을 도입하여 세포자동자 알고리즘을 이용하여 구축한 것으로서 솔잎혹파리의 확산과 연도별 피해 상황을 시뮬레이션하여 예측할 수 있도록 하였다. 프로그램은 Linux 시스템에서 운용되며, C언어를 이용하여 작성되었다. 그림 62은 실행화면과 기본 알고리즘을 나타낸 것이다.

[프로그램 1. 솔잎혹파리 피해발생지역 예측 프로그램(전국)]

[프로그램 2. 솔잎혹파리 피해발생지역 예측 프로그램(제주지역)]

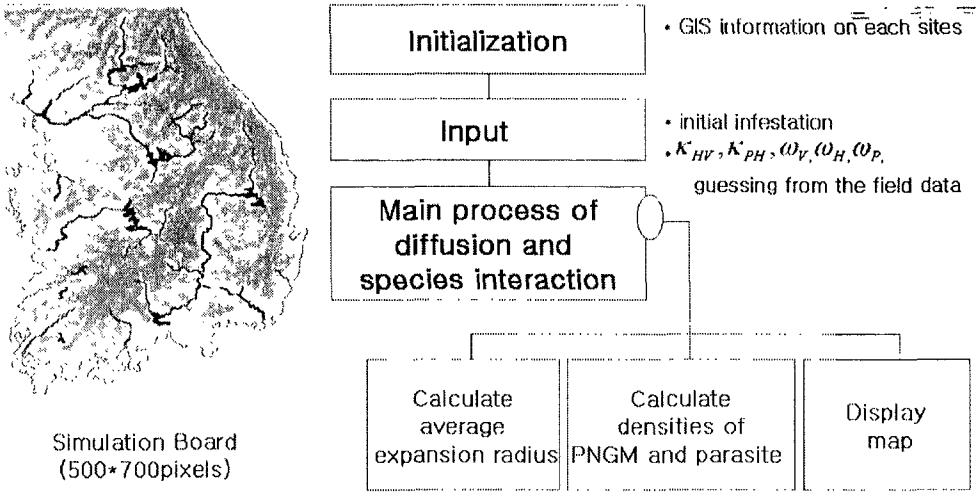


그림 62. 지역별 솔잎혹파리 발생예측 프로그램 및 기본 알고리즘.

2. 피해위험도 평가

솔잎혹파리에 의해 예상되는 피해를 예측, 평가하고 이에 따라 적절한 방제전략을 수립하는 것은 방제효율을 높이기 위해 매우 중요다. 따라서 솔잎혹파리에 의해 예상되는 소나무임지의 피해위험도를 평가하여 많은 피해가 예상되는 지역에 방제대책을 수립하도록 하였다. 또한 임지 내에서 소나무 단목의 피해위험도를 평가하여 간벌 등 임업적 관리를 하는데 있어서 간벌 대상목 선정에 기준을 삼을 수 있도록 하였다.

그림 63는 소나무 임지의 피해위험도 평가를 위한 프로그램 실행화면으로서 Visual C++를 이용해 작성된 작성되었다. 이용자는 소나무임지의 지피식생도, 경사도, 방위, 경사도, 임목도, 국소지형 등의 값을 입력하여 주면 대상임지의 예상되는 솔잎혹파리 피해위험도를 출력하여준다. 아울러 적절한 방제방법을 제시하여 줄 수 있도록 설계되어 있어 효율적인 방제작업을 할 수 있도록 하였다. 예측은 80% 이상의 예측효율을 가진다.

그림 64은 단목의 피해위험도 평가를 위한 프로그램 실행화면으로서 Visual C++를 이용하여 작성하였다. 본 프로그램은 선택된 값에 따라 단목의 피해위험도 평가

에 따라 솔잎혹파리의 피해를 받게 되었을 때 고사하게 되는 단목과 피해를 극복하고 살아 남게 되는 단목으로 나눌 수 있어 간벌 및 피해임지 벌채 등을 할 때 해당 단목을 제거할 것인지 아닌지를 정해줄 수 있는 중요한 기준을 제공해 줄 수 있다. 평가효율은 87%이상을 보인다.

[프로그램 3. 피해위험도 평가 프로그램]

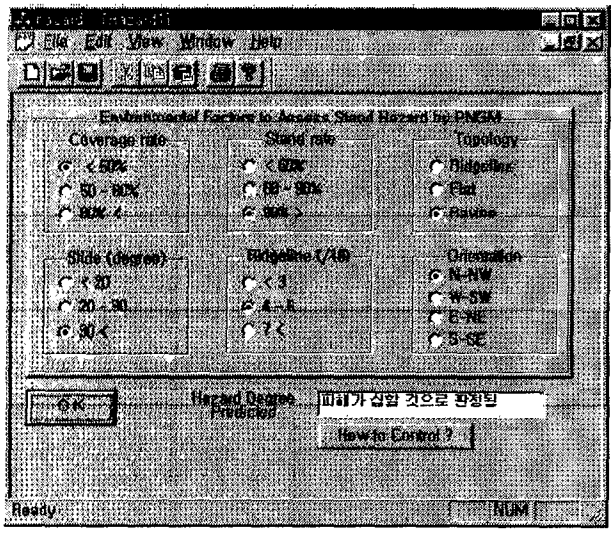


그림 63. 솔잎혹파리 피해임지의 피해위험도평가 프로그램 주화면

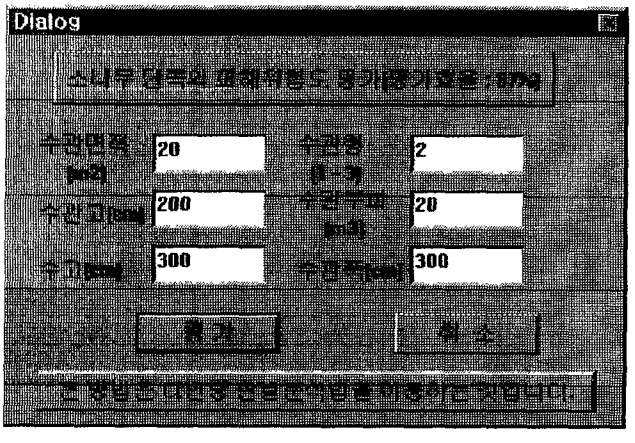


그림 64. 소나무 단목의 피해위험도평가 프로그램 화면

3. 발생량 예측 시스템

먼저 솔잎혹파리의 발생량을 예측하기 위하여 신경회로망을 이용하여 시기별 개체군 크기를 예측할 수 있게 하였다. 프로그램은 C언어로 작성되었으며 지난 4주간의 개체군 밀도를 입력하면 5주째의 밀도를 예측해 준다. 예측효율은 90% 이상을 보였다.

또한 앞의 개체군의 시간적 성장에서 설명된 자료를 바탕으로 많은 계산과 메모리를 필요로 하기 때문에 Unix 시스템에서 C++를 이용하여 솔잎혹파리의 개체군 밀도변동을 시뮬레이션하여 예측할 수 있도록 하였다(그림 65).

[프로그램 4. 신경회로망을 이용한 개체군 밀도 예측 프로그램]

[프로그램 5. 개체군 밀도변동 예측 프로그램]

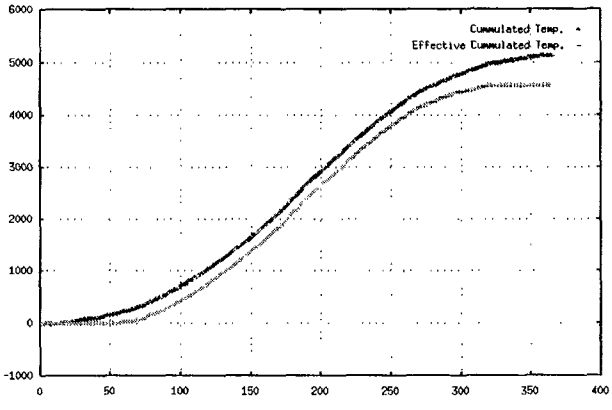


그림 65. (a) 개체군 밀도변동 예측을 위한
유효적산 온도의 변화

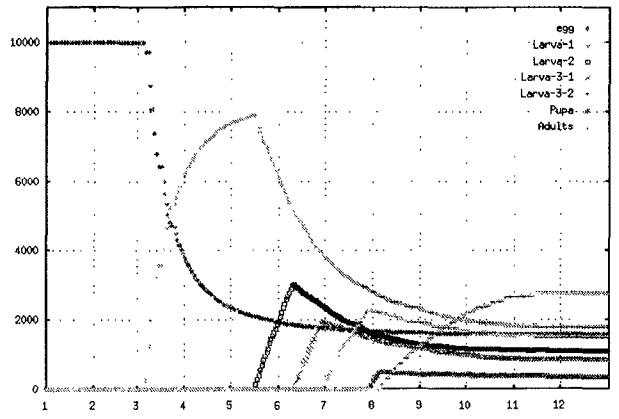


그림 65. (b)솔잎혹파리 개체군의 각 연령기별 밀도 예측

4. 방제적기예측 시스템

솔잎혹파리를 방제하기 위한 생물, 화학 및 임업적 방법이 그 효율성을 높이기 위해서는 적절한 방제시기에 실시하는 것이 중요하다. 특히 현재 방제법으로 시행되고 있는 천적 기생봉 방사 및 나무주사법 등의 실행시기를 결정하는 것은 무엇보다 중요하다. 이를 위해 신경회로망과 유효적산온도를 이용한 솔잎혹파리 우화최성기(50% 우화일)을 통하여 보다 효과적인 예측을 할 수 있도록 하였다.

솔잎혹파리의 유력한 방제수단인 침투성살충제인 포스팜액제의 나무주사 및 솔잎혹파리먹좀벌, 혹파리살이먹좀벌 등의 천적기생봉 이식의 방제효과는 솔잎혹파리의 발생시기와 밀접한 관계가 있어 이들 방제방법의 최적기는 침투성살충제의 나무주사의 경우, 솔잎혹파리의 우화최성일 전 5일과 후 10일 동안, 천적기생봉의 이식은 우화최성일을 전후한 3일정도의 기간으로 인식되고 있다. 따라서 솔잎혹파리 성충의 발생시기 예측은 본 해충의 방제에 있어 매우 중요하다.

먼저 전년도 및 당해연도의 온도와 전년도의 우화양상을 이용하여 최성기를 예측하기 위하여 신경회로망 알고리즘을 이용하여 Visual C++로 프로그램을 작성하였다. 그림 66-67은 방제적기 예측을 위한 프로그램의 주화면 및 실행과정을 나타내며, 그림 68은 프로그램 실행 후 예측된 결과의 예를 나타내는 것이다. 예측오차는 5일 이

내로 높은 예측성을 보였다.

신경회로망에 의한 방제적기 예측법은 온도 및 우화자료의 누적된 database가 필요하다. 따라서 이들 자료가 없는 경우는 방제적기를 예측하는데 어려움이 있다. 이를 위해 앞에서 설명된 유효적산 온도법에 따라 예측을 할 수 있도록 하였다. 그림 69는 지역에 따른 유효적산 온도를 입력하여 예측할 수 있는 프로그램을 나타낸 것이다. 방제적기 예측 오차는 7일 이내로 높았다.

[프로그램 6. 솔잎혹파리 방제적기 예측 프로그램]

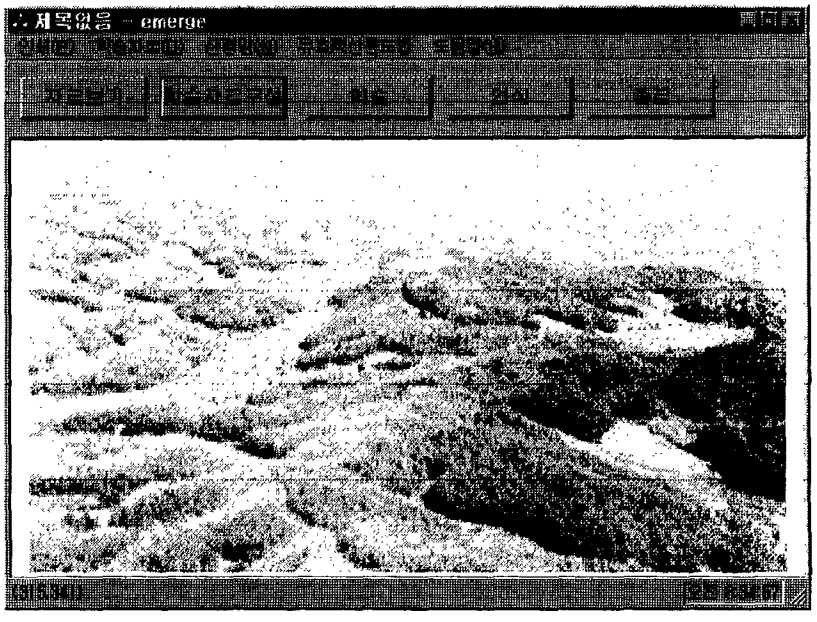


그림 66. 신경회로망을 이용한 우화예측 프로그램의 주 화면.

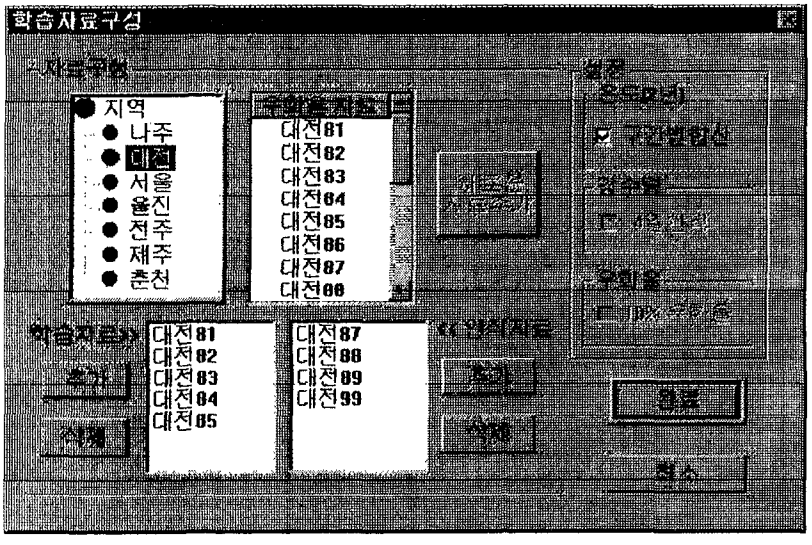


그림 67. 우화시기 예측모델을 위한 자료선택

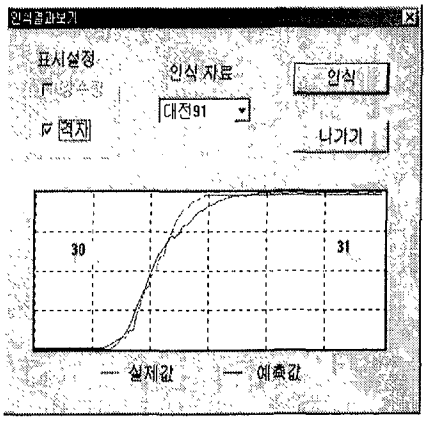


그림 68. 우화예측 프로그램에 의해 예측된 결과.

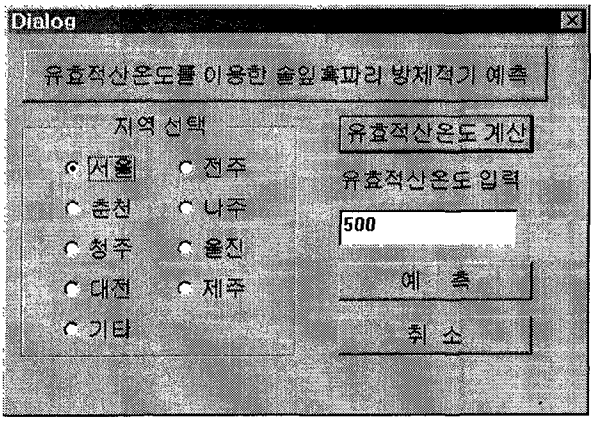


그림 69. 유효적산온도에 의한 방제적기 예측 프로그램

5. 방제효율 평가 프로그램

솔잎혹파리 방제를 위하여 천적 기생봉 방사 및 나무주사 방법 등이 주로 이용되고 있다. 따라서 이들 방법이 적절히 수행되었는지, 방제시에 예상되는 효율 등을 평

가할 수 있도록 프로그램을 작성하였다. 예측모델 작성을 위한 자료는 매년 실시되고 있는 누적자료의 통계에 근거하였으며 프로그램은 Visual C++로 작성되었다. 그림 70은 나무주사 및 천적 기생봉에 의한 방제의 효율평가를 위한 프로그램 화면이다.

[프로그램 7. 솔잎혹파리 방제효율 평가 프로그램]

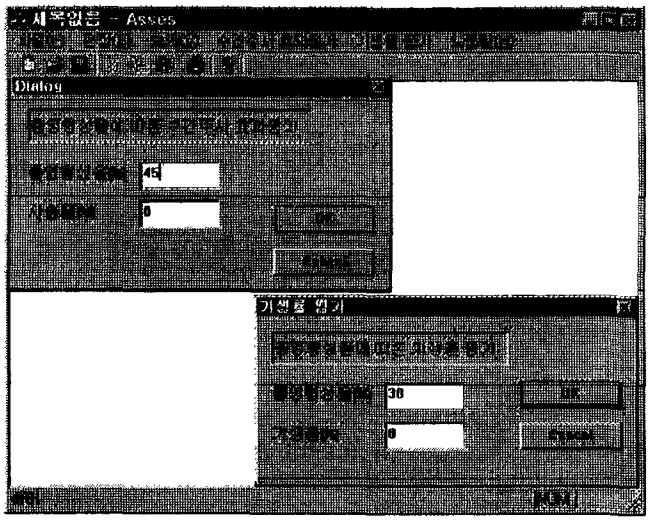


그림 70. 솔잎혹파리 방제효율 평가 프로그램

6. 정보초고속망을 기반의 인터넷홈페이지 구축

본 연구의 결과 및 솔잎혹파리 관련 정보를 인터넷을 통하여 이용할 수 있도록 인터넷 홈페이지(http://10.60.143.147/pngm/ 및 http://164.125.153.18)를 구축하여 계속해서 수정 보완 중에 있다. 그림 71은 홈페이지 화면은 나타낸 것이다.

솔잎혹파리 인터넷 홈페이지는 방제관리시스템 외에 솔잎혹파리 관련 일반정보제공을 위하여 "솔잎혹파리 생태와 방제"를 이미지 등을 포함해 발생과 피해, 생태, 방제법(화학적 방제, 생물적 방제, 임업적 방제)등을 작성하였다. 또한 "솔잎혹파리 관련정보"로서는 1970년부터 임업연구원에서 발행되는 산림방역 및 임업정보에 투고된 솔잎혹파리 관련자료를 등록하였다. 이는 우리나라의 솔잎혹파리에 대한 연구의 방

향이 어떻게 진행되어 왔는지를 잘 나타내주고 있다. 한편 솔잎혹파리를 포함하는 "산림곤충 관련문헌"은 발행지역별로는 국내, 일본, 중국, 미주-유럽 등으로 나누고 문헌종류별로는 논문(2041건), 보고서(661건), 기타(159건) 등으로 세분화하여 이용자들이 쉽게 이용할 수 있게 하였다. 또한 국내 주요 일간지에 보도된 솔잎혹파리 신문기사를 검색, 등록하여 언론에 비쳐지는 솔잎혹파리에 대한 관심도를 알 수 있도록 하였다. 또한 솔잎혹파리 관리를 위한 정보 초고속망을 계속적으로 구축하여 on-line input output이 가능하도록 하였으며, 시험자 및 연구자간에 각종 자료를 교신하도록 하기 위하여 부산대학교 생태학실험실에 비치된 컴퓨터에 ip address를 부여받아 "linublue.pusan.ac.kr"에 ftp를 개설하였다.

[프로그램 8. 솔잎혹파리 홈페이지 자료]

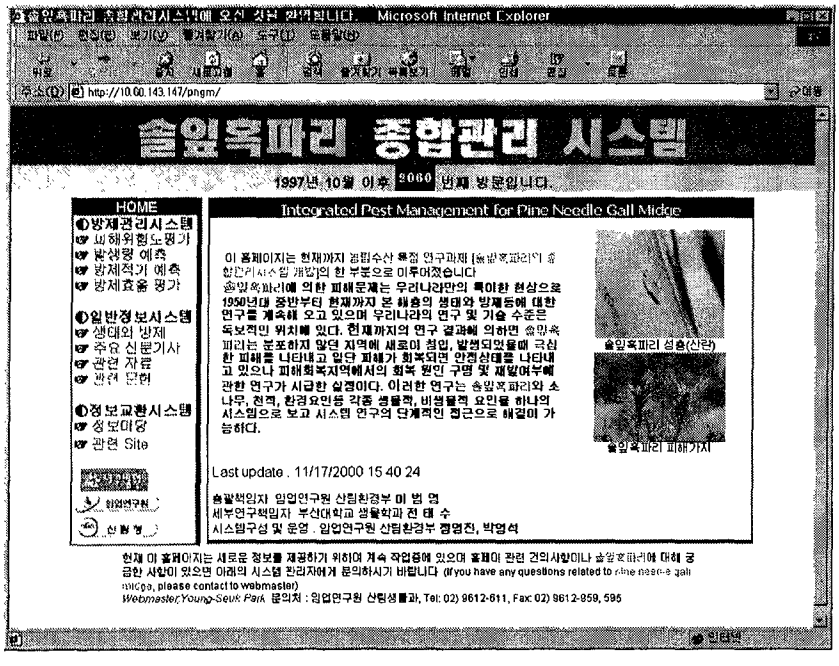


그림 71. 솔잎혹파리 홈페이지

제 6 절 종합관리 전략

산림해충은 완전한 박멸을 기대할 수 없는 것으로 생태계의 교란을 극소화시키고 해충을 경제적 피해허용수준이하로 관리하여 서로 공존한다는 개념의 "해충 종합관리" 방안이 근래 강조되고 있다. 해충의 종합적인 관리체계를 수립하기 위해서는 해충 개체군 동태의 파악이 요구되고 있고 밀도를 억제 조절하는 주요 지배요인의 구명과 이들 요인의 영향에 대한 평가 및 강화책 개발이 있어야 하므로 산발적이고 단편적인 지식으로 문제를 해결하려는 생각보다 기초적인 문제의 단계적인 구명으로 종합적 결론에 도달해야 할 것이다.

이러한 관점에서 볼 때 솔잎혹파리 문제의 합리적인 해결을 위해서는 다방면의 방제무기(방제법)의 개발과 이들 무기를 생태학의 원리에 기초를 두어 조화 있게 적용하여 이 해충의 밀도를 억제할 수 있는 보다 과학적인 산림해충관리의 이론과 체계의 도입이 절실히 요구된다고 할 수 있겠다.

1. 솔잎혹파리 개체군 동태의 파악

방제대상 해충의 개체군 동태(population dynamics)를 파악하는 것은 해충의 관리전략을 수립하는데 근간이 되는 것이다. 솔잎혹파리에 대한 관리전략 수립과 관련되는 개체군동태의 특징은 다음과 같이 요약할 수 있다.

1) 솔잎혹파리가 최초 침입후 최고 충영율에 도달하기까지는 5-7년이 소요된다.
2) 최고충영율 즉 피해극심기 이후에는 어떤 형태이든 회복과정을 갖는다.
3) 충영형성전의 부화유충 사망율은 15-85%로 밀도증가-회복지역간에 뚜렷한 차이가 있다.
4) 피해극심기 이후 회복단계에서는 잎의 생장형태변화에 따른 기주식물의 저항이 주요 사망요인이 된다.
5) 피해회복 및 피해안정 지역에서 기생봉의 기생율이 높다.
6) 봄철 지중서식기의 사망률이 높으며 토양 함수율 및 이의 시기적 변이가 주요 치사요인이다. 급격한 밀도증가과정을 거쳐 극심한 피해를 준 후 회복과정을 갖는다는 사실은 실제 방제측면에서 매우 중요한 현상으로 피해극심기를 효율적으로 저지하여 임목피해를 극소화시키면서 안정기로 유도할 수 있도록 환경

저항인자의 정착을 촉진시키는 방제의 목표를 두어야 할 것이다.

2. 경제적 피해허용수준의 설정

해충의 올바른 방제는 피해해석결과를 기초로 경제적 또는 사회적 측면에서 감수할 수 있는 한계의 해충밀도를 정하여 피해허용수준을 확정하고 해충의 밀도가 이 수준이상으로 초과하지 못하도록 관리하는 것을 말한다. 이 피해허용수준은 경제적 측면에서는 피해액이 방제가를 초과하는 수준선이 되는 것이다.

솔잎혹파리의 피해허용수준은 충영형성율 50%로 연구보고되어 있다. 이 피해허용수준은 방재대상지의 선정, 선단지 밀도 증가 과정에서의 방제적용년도 결정 등에 중요한 지표가 되는 것이다. 위의 피해허용수준은 재적생장 감소에 근거하여 설정한 수준이므로 송이 생산지, 경관보전지역 등 특수지역에 대한 허용수준은 별도로 설정되어야 할 것이다.

3. 피해위험도의 예측

어디를 방제할 것인가?, 어떤 방제법을 적용할 것인가?를 결정하는 중요 사항이다. 솔잎혹파리에 의한 소나무의 고사는 신초고사율이 60% 이상일 때 발생하기 시작하여 80%를 넘으면 급격히 증가하는 경향을 나타내고 있다. 흉고직경에 비해 수관면적이 적은 임목, 즉 침엽의 양이 적은 임목이 고사위험도가 높으며 이러한 임목은 생장이 우량한 밀생임분내의 임목이 주로 해당된다. 우량 소나무림이 분포하고 있는 강원지역에서 고사목의 발생이 많은 것은 위와 같은 임목특성에 기인되는 것으로 판단된다.

임분 및 지역에 따른 피해정도의 차이는 해충자체의 밀도뿐 아니라 입지환경조건과도 밀접한 관계가 있다. 솔잎혹파리 피해임분의 피해위험도는 지피식생, 임목도, 임지방위 등 몇몇 환경인자가 피해정도와 밀접한 관계가 있으며 이들 인자에 의해 피해위험도 예측이 가능하다.

4. 침투성 살충제 나무주사에 의한 방제전략

해충방제를 위한 화학적, 생물학적, 임업적 등 각종 방제기술은 방제효과, 방제비, 환경에 대한 부작용에 대하여 평가, 적용되어야 한다. 솔잎혹파리의 문제해결을 위해

그 동안 이 해충의 생태와 방제분야에 많은 연구가 있었으나 대부분의 방제법이 산림생태계의 관리 측면에서 합리적이고 체계적이었다고 할 수 없다. 솔잎혹파리의 자연적인 세력억제를 위한 기생봉의 이식, 포식성 천적 및 병원미생물의 이용 등의 생물적 방제법은 산림생태계의 안정이라는 측면에서 합리적인 방법이나 목적달성에 많은 시간을 요한다.

피해의 진전속도가 빠른 선단지에서 임목에 대한 피해를 억제하기 위하여 효과가 정확하고 신속한 화학적방제의 적용이 불가피한 실정이며 그 대표적인 방법이 침투성 살충제의 나무주사에 의한 방제이다. 현재까지 80% 이상의 살충효과를 기대할 수 있는 방제법은 나무주사 뿐이며 대상 임목에 정확하게 처리할 수 있는 방법이므로 이 방법의 전략적 이용에 관하여 살펴볼 필요가 있다.

첫째, 발생선단지의 군상발생지에 집중적으로 처리하는 것이 피해 진전속도를 지연시켜 천적류를 비롯한 각종 환경저항을 증대시킬 수 있어 효과적이나 현재는 전국적으로 확산되어 선단지라는 개념이 없어진 상태로 적용할 수 없는 개념이 되었다.

둘째, 최초 발생후 경과 연수별 피해진전과정에서 나무주사을 적용할 시점은 피해허용한계에 도달하는 연도에 처리하여야 할 것이다. 충영율 증가추세와 전술한 피해허용 한계 50%를 적용하여 생각하면 솔잎혹파리 방제는 최고기에 도달하는 연도 또는 전년도에 집중 실시하여 피해허용수준을 넘지 못하도록 하는 것이 바람직하다.

셋째, 솔잎혹파리는 완전구제가 불가능한 것이므로 전체 임목의 일부만을 처리하여도 피해 극심기를 거치지 않고 안정기로 이행할 수 있다. 선단지의 피해상승 임지에서 임목본수비율 60% 및 30%로 1년 또는 2년 나무주사를 실시한 후 충영율과 임목피해율의 변동을 조사한 결과 60% 1년 또는 30% 2년 처리로도 임목 피해억제가 가능한 것으로 판단되었다.

넷째, 기생봉에 미치는 영향을 극소화시키기 위하여 처리시기를 조절해야 한다. 솔잎혹파리의 대표적인 기생봉으로 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌이 있으며 이 두 기생봉의 활동시기가 기주인 솔잎혹파리와 차이가 있으므로 그 지역에 분포하는 기생봉 종류의 활동시기를 피하여 수간주입을 실시하는 것이 바람직하다. 즉 솔잎혹파리먹좀벌이 분포하는 지역에서는 6월초순에, 혹파리살이먹좀벌 분포지역에는 6월하순에 수간주입을 실시하는 것이 이들 기생봉 보호에 도움이 된다.

참 고 문 헌

고제호, 김상욱, 김윤산. 1969. 솔잎혹파리 유충의 포식성 조류에 대하여. 한림지. 9:49-54.

고제호, 이범영. 1975. 풍동에 의한 솔잎혹파리의 분산시험. 한곤지. 5:13-16.

고제호. 1963. 솔잎혹파리 기생봉 (Isostasius sp.)에 관한 연구. 농시연보. 6(2):91-95.

고제호. 1965. 솔잎혹파리의 기생봉(Isostasius seoulis Ko)에 관한 연구. II. 기생상과 기생율. 농시연보. 8(2):97-101.

고제호. 1967. 솔잎혹파리 먹좀벌의 분포와 생태에 대하여. 산림보호. 23:45-52.

김창환, 노용태, 박중석. 1968. 솔잎혹파리의 천적 조사연구. 산림청, 16pp.

김창환, 윤일병, 남상호, 변종욱, 김미량. 1981. 절족동물에 의한 솔잎혹파리의 방제에 관한 연구. 고대곤충연연보. 8:1-22.

김창환, 윤일병, 박봉규, 김윤식, 임형빈, 원병오. 1979. 솔잎확파리에 의한 송림의 피해 회복여부 및 원인조사 연구. 고대곤충연연구보. 7:1-125

박기남, 현재선. 1983. 솔잎혹파리가 소나무 생장에 미치는 영향에 관한 연구(I) - 충영형성율의 변동. 한림지. 61:20-26.

박기남, 현재선. 1983. 솔잎혹파리가 소나무 생장에 미치는 영향에 관한 연구(II) - 소나무의 피해. 한림지. 62:87-95.

박기남, 현재선. 1984. 솔잎혹파리가 소나무 생장에 미치는 영향에 관한 연구(III) - 직경생장저해. 한림지. 65:48-53.

박기남. 1983. 솔잎혹파리가 소나무 생장에 미치는 영향에 관한 연구. 서울대 박사학위논문.

박용철, 한성식, 조동현. 1990. 솔잎혹파리에 관한 연구 III. 지리적 격리에 따른 생리, 생태적 차이. 한응곤지. 29:25-30.

성주한, 전문장. 1987. 솔잎혹파리 기생봉인 혹파리등뿔먹좀벌의 생태 및 이용에 관한 연구. 임연연보. 35:146-154.

이범영, 정영진, 변병호, 최병회. 1991. 환경인자에 의한 솔잎혹파리 피해위험도 예측. 임연연보. 42:127-134.

이범영. 1994. 제주도 솔잎혹파리개체군의 생태특성. 임연연보. 49:65-72.

정영진, 이범영. 변병호. 1991. 침투성살충제의 수간주입에 의한 솔잎혹파리 방제전. 임연연보. 42:135-139.

정영진, 현재선. 1986. 솔잎혹파리의 월동후 밀도변동에 미치는 주요인자에 관한 연구. 한식보호지. 25:1-9.

조용섭, 정후섭. 1976. 솔잎혹파리 병원체조사 및 그 활용에 관한 연구. 임업시험장. 31pp.

현재선. 1968. 솔잎혹파리의 천적에 관한 조사연구. 산림청. 20p.

현재선. 1980. 솔잎혹파리의 수상분포양식에 관한 연구. 서울농학연구. 5(1):25-41.

Allen, T.F.H. and T.B. Starr. 1982. Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. The University of Chicago Press, Chicago. USA. pp. 310.

Bialynick-Birula, I. Phys. Rev., D49:6920-6927(1994)

Boccara, N Fuks, H. Modeling diffusion of innovation with probabilistic cellular automata(1997).

Boon, P. J. Stat Phys., 68(1992)

Doolen, G. D et al. 1990. Lattice Gas Methods for PDEs, Addison-Wesley. New York.

Doolen, G. D. Lattice. 1991. Gas Methods for PDE's, Theory, Applicataion and Hardware, North-Holland

Gorden, D. M. et al J. Theor. Biol., 156:293-307(1992)

Gould, H. and J. Tobochnik. 1996. An Introduction to Computer Simulation Methods: Applications to Physical Systems. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, USA. pp. 721.

Halpern, P et al. Am. J. phys., 57(5):405-408(1989)

Harada, Y. and Y. Iwasa. 1994. Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. Res. Popul. Ecol. 36(2): 237-249.

Hogeweg, P. applied Mathematics and Computation, 27(1988)

Ko, J.H. 1982. The pine gall midge (*Thecodiplosis japonensis*) in Korea. Proc. Korea-U.S.A. Joint Sem. For. Dis. Ins. Pests. Sept. 1982. Seoul, Korea.

Levin,S.A. and S.W. Pacala. 1996. Theories of simplification and scaling in

ecological systems. *In*: Tilman, D. and P. Kareiva (eds). Spatial Ecology: The Role of Space in Population of Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton University Press, Princeton, NJ. USA.

Logan, J.A., R.A. Casagrande, and A.M. Liebhold. 1991. Modeling environment for simulation of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) Larvaal phenology. Env. Ent. 20(6): 1516-1525.

Logan, J.A. and D.W. Hilbert. 1983. Modeling the effects of temperature on arthropoda population systems. *In*: Lauenroth, W.K., G.V. Skogerboe, and M. Flug. (eds) Analysis of Ecological Systems: State-of-the-Art in Ecological Modelling. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Denmark. p. 113-121.

Nisbet, R.M. and W.S.C. Gurney. 1982. Modelling Fluctuating Populations. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. pp. 379.

Meyer, D. A. UNSD preprint(1995), quant-ph/961105

Murray, J. D. Mathematical Biology (1989)

Nowak, M. May, R. Nature, 359(1992)

Odum, H.T. 1983. Systems Ecology: An Introduction. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. pp. 644.

Okubo, A. 1980. Diffusion and Ecological Problems : mathematical Models. Springer-Verlag, New York.

Okubo, A. and Levin, S. 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. Ecology, 70(2): 329-338.

O'neill, R.V., D.L. DeAngelis, J.B. Waide, and T.F.H. Allen. 1986. A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 254.

Pielou, E.G. An Introduction to Mathematical Ecology (1969)

Rumelhart, D.E. and J.L. McCelland. 1986. Parallel distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition. Vol. 1. Foundations. MIT press/Bradford Books. Cambridge, MA.

Satho, K. J. Phys. Soc. Jap., 58:3842-3856(1989)

Sharov, A. 1996. Quantitative Population Ecology. http://www.gypsymoth.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/popecol.html.

Shigesada, N., K. Kawasaki, and Y. Takeda. 1995. Modelling stratified diffusion in biological invasions. The American Naturalist. 146(2):229-251.

Shoemaker, C.A. 1980. The role of systems analysis in integrated pest management. *In* Huffaker, C.B (eds), New Technology of Pest Control. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. pp. 25-49.

Silvertown, J. J. Eco., 80:527-534(1992)

Skellam, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. Biometrika, 38:196-218.

Von Neumann, J The general and logical theory of automata(1963)

Von Neumann, J. Theory of Self-Reproducing Automata, (ed) Burks, A.W.(1966)

Weimer, J. Boon, J.P. A New Class of Cellular Automata for Reaction-Diffusion System(1993)

Wolfram, S. Cellular Automata, Los Alamos Science, vol9(1983)

Wolfram, S. Physica scripta, vol T9 (1985)

Wolfram, S. Rev. Mod. Phys. vol.55(1983)

Wuensche, A. Cognitive Science Reaserch paper 281(1993)