

해충발생동태 및 예찰모델 개발 : 수원에서의 이화명나방 발생 사례

Development of Insect Population Dynamics and Forecast Models : A Case of *Chilo suppressalis* (Walker) Occurrence in Suwon

이 준 호
Joon-Ho Lee

Abstract - The long-term trend and pattern changes of *Chilo suppressalis* (Walker) occurrence in Suwon were analyzed and the forecasting models for spring emergence of *C. suppressalis* in Suwon were developed. From 1965 to 1996, the population dynamics of *C. suppressalis* in Suwon shows a cyclic fluctuation with one large peak and one small peak, and its periodicity was ca. 36 generations (18 years). *C. suppressalis* population dynamics in Suwon was characterized as controlled by the endogenous dynamics dictated by the 1st order negative feedback mechanism (fast density dependence). The dynamics mechanism of *C. suppressalis* populations was not changed although its population density decreased drastically over the years. Using the data of *C. suppressalis* spring occurrence in Suwon, forecasting models for spring emergence of *C. suppressalis* were developed based on temperature-dependent development model or degree days. In general, these models well described the *C. suppressalis* spring emergence pattern in Suwon. Also, forecasting problems in spring moth emergence related with *C. suppressalis* population dynamics were discussed.

Key Words - *Chilo suppressalis*, Population dynamics, Forecasting models

초 록 - 수원 지역에서의 이화명나방 발생의 장기적 경시적 변화 패턴을 분석하고 수원 지역에서의 이화명나방 봄나방(1화기) 발생시기 예찰 모델을 개발하였다. 수원에서의 이화명나방의 개체군동태는 1965년부터 1996년까지 한 번의 큰 피크와 한 번의 작은 피크를 보인 주기적 변동을 보였으며 발생 변동의 큰 주기는 대략 36세대(18년)로 분석되었다. 수원 지역에서의 이화명나방 발생동태는 1세대를 작은 주기로 하는 내적 유발성 주기성을 보였으며 전세대의 밀도의존성이 높은 제1차 부의 피이드백 작용에 의해 지배되는 내적 동태성이 기본이었다. 이화명나방 개체군 변동 메커니즘은 밀도의 급격한 감소에도 불구하고 변화가 없었다. 수원 지역의 이화명나방 발생 자료를 바탕으로 봄나방 발생시기 예찰 모델들(온도발육모델 및 온일도 모델)을 개발하였다. 또한, 이화명나방 개체군 동태와 관련한 봄나방 성충 예찰 문제를 고찰하였다.

검색어 - 이화명나방, 개체군동태, 예찰모델

해충발생은 시간적, 공간적으로 변이가 높은 역동성을 보이기 때문에 경영적 측면과 환경보전적 측면을 동시에 고려한 최적의 해충관리수단의 선택을 위해서는 해충발생의 신뢰할 수 있는 조기 예찰이 필수적이

다. 우리 나라에서의 해충 발생 예찰 연구는 그 동안 꾸준히 이루어져 왔으나 일부(Song, 1986, 1989; Kim, 1999)를 제외하고는 비체계적이고 단편적으로 이루어졌기 때문에 해충종합관리(IPM) 기술의 실용적 응용

이 부진한 원인의 한 부분을 차지하고 있다. 또한 해충발생예찰에 있어서 우리가 갖고 있는 문제로는 해충발생에 영향을 주는 국지농업기상자료의 활용기술과 해충발생동태 분석 및 모델 개발의 미흡으로 해충발생 기초자료의 활용도 부진 및 이에 따른 정확하고 신뢰성 있는 발생예측의 어려움 등을 들 수 있다. 이러한 문제를 극복하기 위한 한가지 방안은 한 지역에서 조사된 장기간에 걸친 해충발생자료의 분석을 통하여 해충발생동태를 이해하고 발생예찰 모델을 개발하는 것이다.

이화명나방 (*Chilo suppressalis* (Walker))은 국내에서 월동하는 대표적인 벼의 해충으로서 1960년대 후반까지는 전국적으로 매년 대발생하는 가장 중요한 벼의 해충이었다 (Paik, 1967; Song *et al.*, 1982a). 그러나 1970년대 초 이후 격감하여 1980년대 초반까지 낮은 밀도를 유지하다가 1980년대 후반 소폭 증가를 보였으나 현재까지 낮은 밀도를 보이고 있으며 일부 지역에서만 문제가 되는 국지적 해충이다 (Park and Hyun, 1990; Uhm and Gallagher, 1996). 이화명나방은 1960년대부터 지금까지 농촌진흥청에서 수행하고 있는 병해충 예찰사업에 의해 전국적으로 꾸준히 조사되고 있는 해충으로서 그동안 많은 연구자들 (Hyun and Lee, 1975; Song *et al.*, 1982a; Park and Hyun, 1990; Lee and Park, 1991)에 의해 발생소장 분석이 시도된 바 있다. 이들 연구들은 주로 이화명나방의 전국적인 발생양상의 변화에 초점을 맞추어 분석이 이루어졌으며, 이 해충의 개체군동태와 관련하여 중요한 정보들을 제공하였으나, 이 해충의 월동 후 발생 시기 예찰과 관련해서는 Song *et al.* (1982b)을 제외하고는 포괄적인 경향 밖에 분석이 이루어지지 못했다. 또한 이화명나방 발생시기는 50% 발생 시기를 기준으로 화기와 관계없이 빨라지고 있다는 보고 (Park and Hyun, 1990)와 같이 지난 20여 년간 변화가 있었다. 또한, 이화명나방 발생상은 지역간 변이가 복잡하게 다양한 것으로 많은 연구자들에 의해 보고된 바 있어 (Hyun and Lee, 1975; Song *et al.*, 1982; Park and Hyun, 1990; Lee and Park, 1991) 이화명나방 발생예찰을 위해서는 지역 특이적인 발생예찰모델을 새로이 분석 개발할 필요가 있다. 따라서, 본 연구는 수원 지역에서의 이화명나방 발생의 장기간의 경시적 변화 패턴을 분석하고 이화명나방의 1화기 발생시기 예찰 모델을 개발하는데 목적을 두었다.

재료 및 방법

1. 이화명나방 발생자료 및 기상자료

본 연구에서 사용한 이화명나방 발생자료는 수원 지역의 병해충발생 예찰소의 1965년부터 1996년까지

의 일일 유살자료이다. 기상 자료는 수원기상관측소의 일별 기상 관측 자료를 이용하였다.

2. 화기별 발생시기 및 발생량 구분

1화기와 2화기 발생시기를 판별하기 위하여 연간 일별 발생 소장을 그림으로 작성하였다. 이화명나방 발생소장은 1화기와 2화기 발생은 거의 뚜렷이 구분되는 2개의 피크를 보였다. 따라서, 1화기 발생의 종료와 2화기 발생의 시작은 1화기의 발생량이 뚜렷이 감소하여 유아동 유살이 한동안 이루어지지 않은 시기를 중심으로 구분하였다. 대부분의 경우, 1화기 발생 종료와 2화기 발생 시작간의 시간적 간격은 5일 이상 나타났다. 이렇게 구분한 일일 유살량을 합산하여 각각 당해년도 1, 2화기 발생량을 구하였다.

3. 개체군동태 분석

1965년부터 1996년까지 32년 총 64세대의 이화명나방의 경시적 발생동태를 시계열분석방법을 이용하여 분석하였다. 먼저, 상용대수 값으로 변환한 이화명나방 발생 시계열자료가 안정성 (stationarity)을 갖는지 여부를 Turchin and Taylor (1992), Berryman and Millstein (1994)의 방법을 이용하여 판별하였다. 즉, 자기상관함수 (autocorrelation function, ACF)를 산출하여 자기상관도표 (autocorrelogram)를 작성한 후 이를 이용하여 안정성 여부를 판별하였다. 안정적이지 않은 경우, 안정적인 자료로 변환시켰다 (Turchin and Taylor, 1992; Berryman and Millstein, 1994).

이화명나방 발생동태 분석을 위한 모델은 one-lag nonlinear discrete logistic식과 two-lag linear discrete logistic식 (Turchin, 1990; Berryman, 1992; Berryman, 1997)을 사용하였으며 그 식들은 다음과 같다.

One-lag model:

$$R_t = A(1 - (N_{t-d}/K)^Q) + \varepsilon_t \quad (1)$$

여기서 $R_t = \log_e(N_t/N_{t-1})$, A는 maximum per-capita rate of increase, K는 환경수용력 또는 평형밀도, d는 시간지연 (time delay; time lag), Q는 만곡계수, ε_t 는 임의변수 효과이다.

Two-lag model:

$$R_t = A + B_1 N_{t-1} + B_2 N_{t-2} + \varepsilon_t \quad (2)$$

이들 식들의 파라미터 값들은 Berryman and Millstein (1994)의 방법을 이용하여 구하였다.

4. 이화명나방 1화기 성충 발생시기 예찰 모델

1) 비선형 발육속도 모델

월동유충의 성충 우화기까지의 휴면후 발육 자료를

다음의 비선형 발육속도모델 (Schoolfield *et al.*, 1981)에 적용하여 이화명나방 1화기성충(봄나방) 발생시기 예측 모델을 개발하였다.

$$r(T) = \frac{RH025 \frac{T}{298.15} \exp\left[\frac{HA}{R}\left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{HL}{R}\left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{HH}{R}\left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (3)$$

여기서, $r(T)$ 는 절대온도 ($^{\circ}\text{K}$)에서의 발육률(1/발육기간), R 은 기체상수 ($1.987 \text{ cal degree}^{-1} \text{ mole}^{-1}$), $RH025$ 는 25°C (298.15°K ; 효소의 비활성이 전혀 없다고 가정되는 온도)에서의 발육률, HA 는 모델에서 가정한 발육률 조절 효소(rate-controlling enzyme)가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피, TL 은 발육률 조절 효소가 저온에 의해 50% 활성을 보이는 온도 ($^{\circ}\text{K}$), HL 은 효소의 저온 불활성화와 관련된 엔탈피의 변화, TH 는 발육률 조절 효소가 고온에 의해 50% 활성을 보이는 온도 ($^{\circ}\text{K}$), HH 는 효소의 고온 불활성화와 관련된 엔탈피의 변화이다. 이들 파라미터들의 값 추정은 Wagner *et al.* (1984a)의 SAS 프로그램을 이용하여 구했다. 국내에서의 월동 유충의 휴면 후 발육 연구는 주로 기간 변이를 밝히는데 집중되었기 때문에 아직까지 온도별 발육자료는 없는 상태이다. 따라서, Kishino (1974)의 자료중 북위 34.5° 도에 위치한 후쿠야마(福山)에서의 온도별 월동 유충의 성충 우화까지의 휴면 후 발육 자료를 이용하여 비선형 발육모델(식 4)의 파라미터값을 추정하였다. 그러나, 이 자료는 온도별 평균 발육기간만 제시되어 있어, 발육기간의 변이를 묘사하는 Weibull함수(식 5)에 적용할 수는 없었다. 따라서, Uhm *et al.* (1986)에 의한 주요 지역별 월동 유충의 25°C 에서의 발육 자료 중 평균적 유형을 보인 중원과 논산의 자료를 이용하여 Weibull 함수의 파라미터를 구하였다. 발육기간의 표준분포양상을 묘사하는 Weibull 함수는 다음과 같다.

$$F(x) = 1 - \exp(-[(x-\gamma)/\eta]^{\beta}) \quad (4)$$

여기에서 $F(x)$ 는 정규화된 생리적 시간, x 에서의 발육종료누적확률이며 β , γ , η 는 파라미터들이다. 이들의 값 추정은 Wagner *et al.* (1984b)의 SAS 프로그램을 이용하여 구했다.

2) 온일도 모델

이화명나방 성충발생의 일별 자료를 누적하여 화기별(세대별) 백분율로 환산하여 구한 누적발생분포곡선을 two-parameter Weibull 함수, three-parameter Weibull 함수와 시그모이드 함수에 적용하였다.

Two-parameter Weibull 함수

$$F(x) = 100(1 - e^{-x/\eta})^{\beta} \quad (5)$$

Three-parameter Weibull 함수

$$F(x) = 100(1 - e^{-[(x-\gamma)/\eta]^{\beta}}) \quad (6)$$

시그모이드 함수

$$F(x) = \frac{100}{1 + e^{-\frac{x-\beta}{\gamma}}} \quad (7)$$

여기에서 $F(x)$ 는 성충발생의 누적 백분율, x 는 온일도(DD; degree days)이며 β , γ , η 는 파라미터들이다. 위 식들의 파라미터 값들은 Table Curve (Jandel, 1996)를 이용하여 구하였다.

결과 및 고찰

1. 이화명나방 개체군동태

1965년부터 1996년까지 수원 지역에서의 이화명나방 성충의 발생 패턴은 그림 1과 같다. 이화명나방 성충의 발생은 국내에서는 1년에 2세대 발생하기 때문에 이 기간동안 총 66세대 경과하였다. 이화명나방 발생은 1972년까지 매년 대발생을 하였으며, 특히 1화기의 발생량이 상당히 높아 1화기와 2화기의 변동폭이 매우 격렬하였다. 그 이후 이화명나방 발생량은 격감하기 시작하였으며 이러한 감소 추세는 1980년대 초반까지 지속하였는데 1977년부터 1984년까지는(33~42세대) 발생변동이 매우 미약하였다. 1985년부터 발생량이 다시 증가하기 시작하여 1989년(49~50세대)을 정점으로 현재까지 다시 감소하는 추세를 보이고 있다. 그러나, 이렇게 다시 증가한 1980년대 후반의 평균 발생량은 60년대나 70년대 중반까지의 평균 발생량에 비하면 상당히 낮은 편으로서 약 1/3~1/4 수준에 불과하였다. 수원지역에서의 이러한 이화명나방의 발생패턴은 전국적인 이화명나방 발생패턴(Song *et al.*, 1982a; Park and Hyun, 1990; Uhm and Gallagher, 1996)과 큰 차이가 없었다. 그러나, 밀도가 다시 회복한 80년대 중반의 전국적인 정점은 1988년(Uhm and Gallagher, 1996)으로서 약간의 차이가 있었다. 수원 지역의 1966년부터 1997년까지 세대간 이화명나방 발생동태는 다음과 같이 기술될 수 있다. 즉, 1972년까지의 대발생기, 1972년부터 1977년까지의 격감기, 1978년부터 1984년까지의 저밀도 유지기, 1984년부터 1989년까지의 증가기, 그리고 그 이후의 감소기와 1994년부터의 저밀도 진동기이다. 또한, 33년간의 이화명나방 발생동태를 크게 보면 2번의 주기(큰 피크를 보인 첫 주기와 작은 피크를 보인 두 번째 주기)

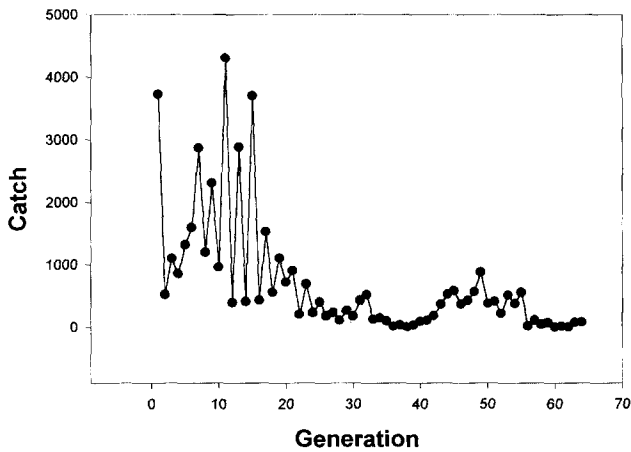


Fig. 1. Population changes of *C. suppressalis* in Suwon, 1965~1996 (1~64 generations).

를 보이는 주기적 변동이다. Park and Hyun (1990)은 1965년부터 1988년까지의 연간 이화명나방의 전국적인 발생추이를 3단계, 즉 1970년대까지의 격감기, 1980년대 초반기까지의 저밀도 유지기, 그리고 1980년대 중반 이후의 증가기로 규정한 바 있다. Park and

Hyun(1990)의 이러한 당시까지의 개략적인 추세 분석은 크게 어긋난다고 할 수는 없으며 수원의 경우도 이와 다르지 않다.

수원지역에서의 이화명나방의 평균 세대간 발생동태는 그림 1에서 보는 바와 같이 1965년부터 1996년까지 한 번의 큰 피크와 한 번의 작은 피크를 보인 주기적 변동을 보였다. 이화명나방 발생소장은 불안정적인 시계열 (non-stationary time series)로서, 주기성 (periodicity)을 보였다. 이러한 주기성은 32년의 기간 동안 2번의 주기를 나타내었는데, 이러한 경향은 Fig. 2A의 자기상관도표에서도 뚜렷이 나타났다. 자기상관함수 (ACF; autocorrelation function)가 시차 (time lag)가 진행됨에 따라 지수함수적으로 0에 수렴하여 가는 추세를 보였으나, 시차가 더욱 커짐에 따라 음의 방향으로 길게 진행되다가 다시 양의 방향으로 잠시 증가하다가 다시 음의 방향에서 주기를 보였다. 이화명나방 발생변동의 큰 주기는 대략 36세대 (18년)로 보여진다. 또한 이화명나방 발생은 시간지연적 밀도의존성을 보이고 있다.

Fig. 2B는 이화명나방 발생의 편자기상관도표 (PACFs)이다. 편자기상관함수 (PACFs; partial autocorrelation function)는 시간지연적 밀도의존성의 차수, 즉 시

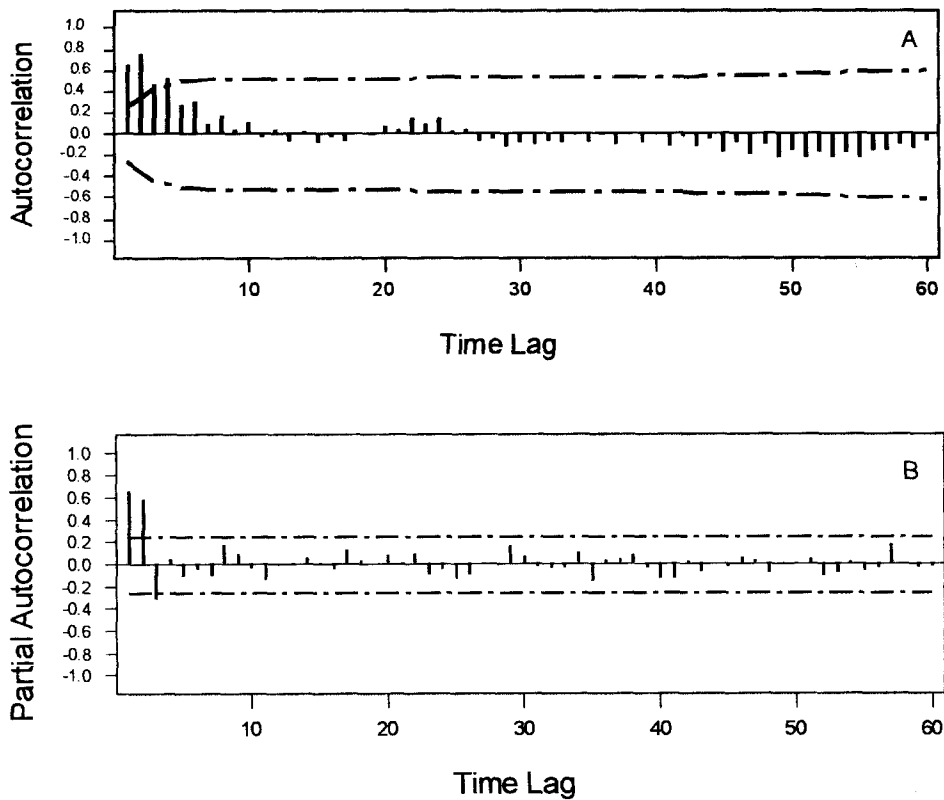


Fig. 2. Autocorrelation function (ACF) (A) and partial autocorrelation function (PACF) (B) for the *C. suppressalis* time series in Suwon, 1965~1996.

차 (time lag)를 판정하는데 유용하다 (Turchin, 1990). PACFs의 결과는 앞의 3세대, 특히 전세대 (N_{t-1})와 그 전세대 (N_{t-2})의 밀도의존성을 시사한다.

이화명나방 발생 시계열자료는 불안정적인 시계열 (Figs. 1, 2A)이기 때문에 적절한 변환을 통하여 자료의 안정화를 시켜야 할 필요가 있었다. 앞에서 언급한 바와 같이 이화명나방의 발생은 크게 3기간으로 구분된다. 따라서, 이화명나방 시계열 자료는 앞에서 설명한 3기간(제 1기, 1965~1972; 제 2기, 1973~1985; 제 3기, 1986~1996)으로 구분하여 분석하였다. 1965년부터 1972년까지(제 1기)의 이화명나방 평균 발생변동 추세를 보면 Fig. 3A와 같다. 세대간 발생의 변동이 초기에는 비교적 안정적으로 진행되다가 점차 진동을 시작하여 일정한 진동 폭을 유지하는 진동 유형을 보였다. 발생량은 그러면서 서서히 감소하는 추세를 보이고 있기는 하나, 이 추세는 상당히 미약하여 그 기간동안의 이화명나방 발생은 안정적 시계열을 나타

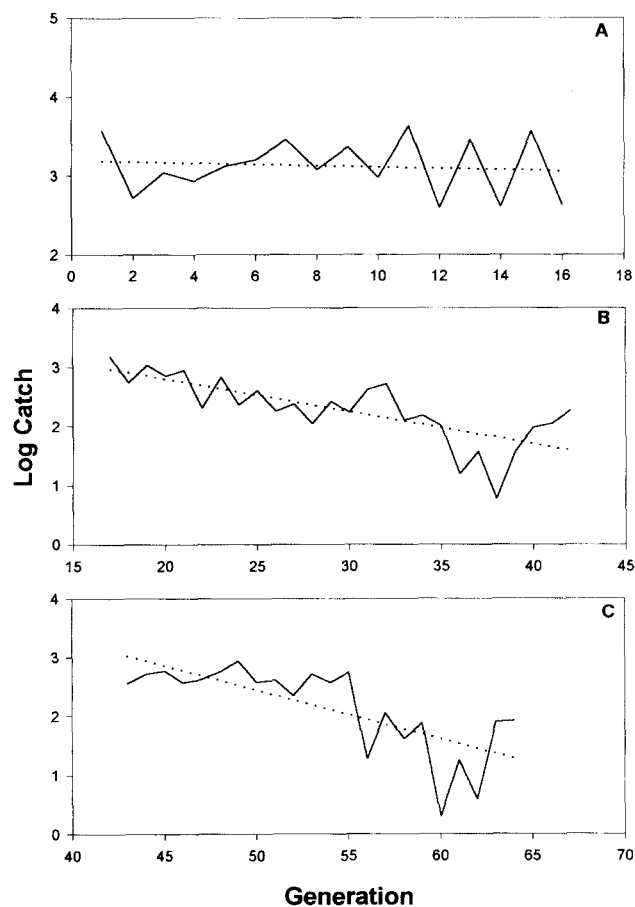


Fig. 3. Log transformed time series of *C. suppressalis* population in Suwon, 1965~1996. (A) 1965~1972 (1~16 generations); (B) 1973~1985 (17~42 generations); (C) 1986~1996 (43~64 generations).

내고 있다. 즉, 이화명나방 세대별 발생밀도(상용대수 변환값)는 평균밀도($\log N_t$) 3.0087을 중심으로 진동하는 패턴을 보였다. 이 기간동안의 수원 지역에서의 이화명나방 발생동태는 1세대를 작은 주기로 하는 내적 유발성 주기성을 갖는 안정적 과정 (a stationary process with endogenously generated periodicity 또는 phase-forgetting quasi-cycle) (Turchin과 Taylor, 1992)의 전형적인 특성을 보이고 있다 (Fig. 4A).

1973년부터 1985년까지(제 2기)의 이화명나방 평균 발생변동 추세는 Fig. 3B와 같았다. 세대간 발생 변동의 폭은 이전기간(1965~1972)에 비해 훨씬 강도가 약해졌음을 알 수 있다. 발생밀도의 격감 추세는 이 기간 동안 거의 지속되었다. 세대간 밀도 변동의 폭도 이전기간보다는 상당히 약해졌지만 어느 정도 존재하였다. 1973년부터 1985년까지의 이화명나방 발생은 Fig. 4B의 자기상관도표에서 보이는 바와 같이 불안정 시계열 (non-stationary time series)이었다. Fig. 5A는 이러한 이화명나방 발생 추세 (trend)를 제거하여 (detrending; 추세선 $y=3.02668 - 0.0544882 \times t$; $r^2=0.56$; 평균=2.286) 변환한 것이다. 이 시계열은 안정적 과정을 보여준다. 1986년부터 1996년까지(제 3기)의 이화명나방 발생변동 추세는 Fig. 3C와 같았다. 세대간 발생 변동폭의 크기는 초기에는 미약하다가 후반(1994~1996)에 이화명나방 세대간 발생은 다시 저밀도에서의 진동 유형을 보였다. 그러나, 이러한 진동의 크기는 제 1기에 비하면 아주 작은 편이었다. Fig. 5B는 Fig. 3C에서 보인 이화명나방 발생 감소추세를 제거한 (detrending, 추세선 $y=3.10825 - 0.0829 \times t$; $r^2=0.531$; 평균=2.155) 이화명나방 발생 시계열로서 안정적 과정을 보여준다. 제 2기(1973~1984)와 3기(1985~1996)의 이화명나방 발생 변동 패턴은 비슷하였으며 (Fig. 3B와 3C), 1986~1990년 동안 이화명나방 발생의 일시적인 재증가 현상이 있었으나 전반적인 추세는 감소추세라 할 수 있다. 한편, 1986~1996년만 국한해서 볼 때 수원에서의 이화명나방 발생 동태는 다시 2기간으로 구분될 수도 있다. 즉, 1986~1992년까지 (Fig. 3C의 43~56세대; 평균 밀도=446 (상용대수 값, 2.65))와 1993~1996년까지 (Fig. 3C의 57~64세대; 평균 밀도=52.9 (상용대수 값, 1.72))의 두 기간이다. 이 두 기간에서의 이화명나방 개체군 발생 메커니즘의 변화는 없었으며, 단지 밀도만 약 1/10로 감소하여 안정적 진동을 보이고 있다.

Table 1은 안정화시킨 수원 지역의 이화명나방 발생 자료를 모델(식 1과 식 3)에 적용한 결과이다. 전반적으로 이화명나방 발생동태는 바로 전세대의 밀도의존성이 높은($d=1$) 밀도 피이드백 반응이 매우 빠른 유형을 보였다. 즉, 이화명나방 발생동태는 제 1차 부의 피이드백 작용 (1st order negative feedback)에 의해 지

Table 1. Estimated values for parameters of population dynamics models for *C. suppressalis* in Suwon

	Sequence #1 (1~16 Gen)	Sequence #2 (17~42 Gen)	Sequence #3 (43~64 Gen)
One Lag Model			
Time delay, d	1	1	1
Intercept, A	3.595	21.7374	15.5865
Equilibrium, K	1534.1	195.026	157.51
Curvature, Q	0.50261	0.0314752	0.0593025
r ²	0.89417	0.304966	0.434685
s	0.489634	0.833199	1.16517
Two Lag Model			
Intercept, A	0.991	0.4722	0.7734
Slope (N_{t-1}), B1	-0.0008854	-0.002881	-0.005017
Slope (N_{t-2}), B2	0.0003099	0.001226	0.002183
r ²	0.904	0.204	0.381
s	0.4961844	0.9355627	1.319788

배되는 내재적 동태성을 기본적으로 보이며 밀도변동 추세의 추진력은 외적 요인(환경요인)인 것으로 판단된다. 이러한 외적 요인은 이화명나방 개체군 밀도 변화추세에 영향을 주었음에는 틀림없으나, 이화명나방 발생동태의 내적 과정에서의 변화에는 큰 영향을 주지 못한 것으로 분석되었다(Table 1; 제 1, 2, 3기 모두 시간지연 $d=1$). 이화명나방 개체군동태의 안정성은 제 1기(1965년부터 1972년까지의 기간) 동안이 가장 높았다. 이것은 이화명나방 밀도의 세대간 변동의 폭은 이 기간동안 매우 컸으나 이화명나방 개체군의 내적 조절 메카니즘(먹이와 공간에 대한 종내경쟁 등)의 역할이 중요한 요인으로 작용했을 것으로 생각된다. 또한 Table 1에서 보이는 바와 같이 비선형 단일 지연 요인 모델(식 1)보다는 선형 복수 지연요인 모델(식 2)의 결정계수 값이 높아 이화명나방 개체군 동태는 전세대 밀도(N_{t-1})와 그전세대 밀도(N_{t-2})에 의해 더 잘 설명된다고 할 수도 있으나, 결정계수 값의 향상이 아주 높지는 않아 전세대 밀도(N_{t-1})만으로도 충분히 설명될 수 있는 것으로 판단된다.

이화명나방 발생 추세변화의 주요 외적요인으로는 우리 나라의 경우, 경종법의 변화라는 것이 일반적인 견해이다(Song *et al.*, 1982; Park and Hyun, 1990; Song and Heong, 1993). 특히, 통일계 품종의 보급과 함께 이앙기와 수확기가 각각 13일 정도 빨라졌고 이러한 재배시기의 변화가 이화명나방 2화기 유충의 생존에 결정적 영향을 주었을 것이라는 것이 일반적인 견해이다. 이것은 1970년대 초중반부터 급격히 보였던 이화명나방 밀도 감소 추세와 통일계 재배면적의 증가 추세의 시기가 일치하고 있음에도 그 상관성을 찾을 수 있다(Song and Heong, 1993).

이화명나방 개체군의 감소는 1972년을 시점으로 나타나고 있음은 앞의 분석에서 제시된 바 있다. 즉, 1965년부터 1971년까지의 이화명나방 발생 동태는 안정적 시계열로서 외적 영향보다는 내재적 밀도의존성에 의한 세대간 빠른 진동을 보이는 유형이라고 할 수 있다(Figs. 3A, 4A). 이 기간 동안에 이루어진 세대간의 밀도 변동은 주로 자원, 공간에 대한 종내경쟁, 곤충병원균, 기생봉 등의 천적에 의한 밀도조절 영향 등 밀도의 부의 피이드백 작용이 아주 빠르게 나타나는 메카니즘이 주로 작용한 것으로 여겨진다. 이화명나방 밀도의 감소는 조기이앙과 조기수확으로 특징되는 벼재배시기의 변화가 주원인이었을 것이라는 것은 이미 앞에서 언급된 바 있다. 특히, 1화기 성충밀도의 격감은 월동 유충밀도의 감소와 직결되는데, 이러한 월동유충 밀도의 감소는 2화기 유충 개체군의 감소를 의미하는 것이다. 2화기 유충 개체군의 감소는 재배시기의 조기화로 인하여 2화기 유충 부화시 벼의 생육이 그전보다 많이 진행되어 벼줄기 경화가 상당히 되어 있어 이로 인한 부화 유충의 식입의 어려움으로 인한 사망률 증가, 수확기의 앞당김으로 2화기 유충의 물리적 제거 증가, 월동전 유충의 충분한 생육 저하 및 이로 인한 월동중 사망률 증가 등에 의해 일어난 것으로 설명되고 있다(Song *et al.*, 1982; Park and Hyun, 1990). 이화명나방 발생 격감은 1973~1977년 사이에 진행되었으며, 이 기간동안의 이화명나방 평균 개체군 밀도는 그 이전과 비교하면 29.9%에 불과하였다. 특히, 1974년부터 1977년까지 4년간은 이화명나방 개체군이 새로운 환경변화로부터 극심한 부정적인 영향을 받던 시기로 보이며 개체군 밀도가 감소하면서 점차 새로운 재배환경에 적응되는 기간으로 분석된다. 이것은 1973~1984년까지 이화명나방 개체군이 저밀도로 감소하는 추세 속에서도 세대간에 안정적 진동을 보이는 패턴으로 알 수 있으며(Fig. 3B), 이러한 감소추세를 제거한 후의 개체군 변동을 보면 안정적 시계열로 나타나는 것으로도 뒷받침된다(Fig. 5A). 그러나, 이러한 개체군 수준의 급격한 변화에도 불구하고 이화명나방 개체군변동 메카니즘에는 아주 큰 차이는 없었다(Table 1). 이러한 사실은 이화명나방 발생 감소는 기본적으로 외적요인(환경요인)의 변화(즉, 벼품종 변화, 재배시기의 변화와 같은 경종법의 변화)에 의한 것이기 때문이라는 것을 뒷받침하는 것이다. 다시 말해서, 이화명나방 발생변화는 이화명나방 개체군의 내재적 개체군 발생 메카니즘의 변화에 의한 것이 아니기 때문에 이러한 외적요인의 또 다른 변화가 일어나면 밀도의 재증가는 필연적으로 일어날 것이라는 것을 의미한다. 이화명나방의 개체군의 재증가 현상이, 통일계 벼품종의 재배가 줄기 시작한 이후, 1986년부터 나타나고 있음은 이러한 분

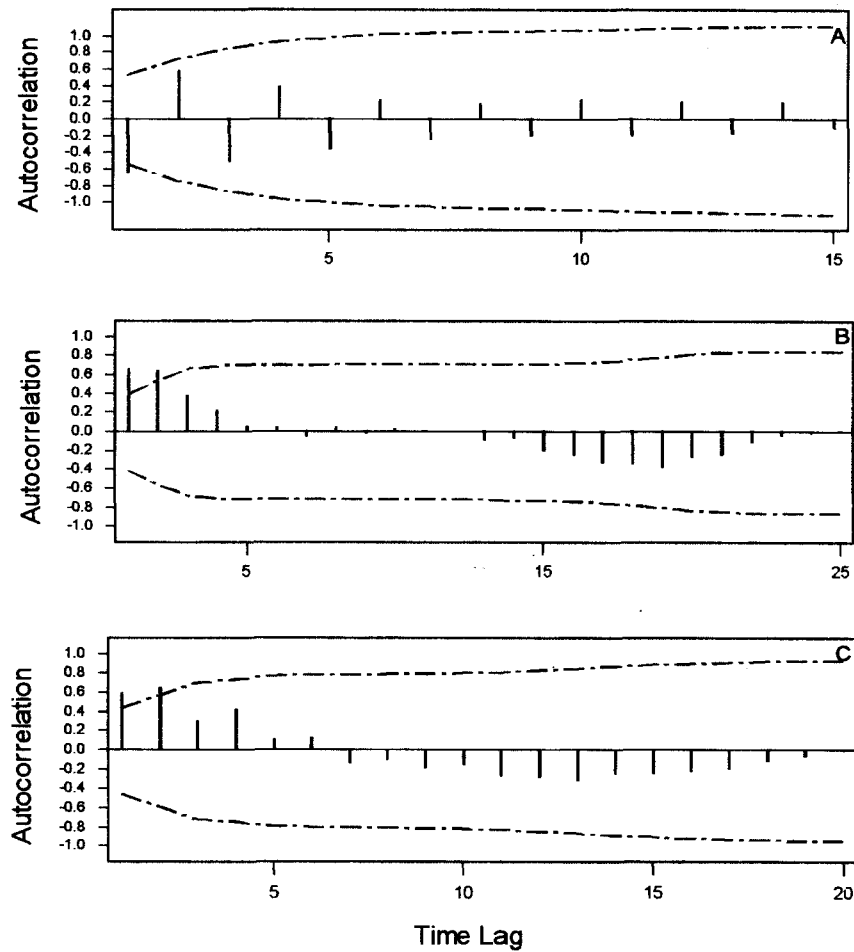


Fig. 4. ACFs of or the *C. suppressalis* time series of Suwon, (A) 1965~1972; (B) 1973~1985; (C) 1986~1996.

석을 반증한다. 그러나, 이 기간동안의 이화명나방 개체군 증가는 1화기보다는 2화기 성충 개체군의 증가가 더 큰 역할을 하였다. 이것은 이화명나방 개체군 발생 기본 메카니즘은 변화가 없었다 할 지라도 ($d=1$ 이라는 점, 즉, 전세대 (N_{t-1})의 피이드백 작용이 가장 큰 요인이라는 것, Table 1), 1화기 유충 기간동안의 식물환경(벼 생리 생육 등)이 이화명나방 유충 생육에 유리하였거나 또는 기타 여러 요인들이 부차적으로 작용하여 이러한 결과를 가져왔을 것으로 생각된다.

2. 이화명나방 봄나방 발생시기 예찰 모델

이화명나방의 발생 시기 예찰 모델은 Song *et al.* (1982b)에 의해 시도된 바 있다. 이들은 Time delay 개념에 의한 이화명나방 phenology model을 개발하였는데 이 모델은 50% 발생시기를 지역에 따라 비교적 정확히 예측하였다. 본 연구에서는 그 이후에 진행된 이화명나방 생태 연구 자료를 바탕으로 이화명나방

발생시기 예찰 모델 개발을 시도하였다. 그러나, 이화명나방 생태 연구는 1980년대 이후 상당히 제한적으로 수행되어 사실상 이화명나방 발생 생태에 대한 연구 자료는 Song *et al.* (1982b)이 예찰모델을 개발하던 때와 비교해서 특별히 나아진 것은 크게 없다고 해도 과언은 아니다. 여기에서는 지금까지 부분적으로 여러 연구자들에 의해 발표된 이화명나방 자료를 재구성하여 발육모델을 개발하여 실제 자료와 검정하였다.

Fig. 6A는 온도에 따른 이화명나방 월동 유충의 성충 우화까지의 휴면 후 발육률(Kishino, 1974)을 비선형 발육속도 모델(Wagner *et al.*, 1984b)에 적용한 결과이다. 그림에서 보는 바와 같이 이 자료는 고온 발육 저해의 4-parameter 모델에 잘 적용되었다($RH025=0.0158698527$, $HA=9192.6187313$, $TH=306.5933977$, $HH=206306.02671$). 월동 유충의 휴면후 온도 발육에 대한 자료는 Kishino (1974)의 자료가 유일하다. 그러나 이 자료는 각 온도별 이화명나방 월동 유충의 휴면 후 성충 우화까지의 발육률의 분포(즉, 온도별 발

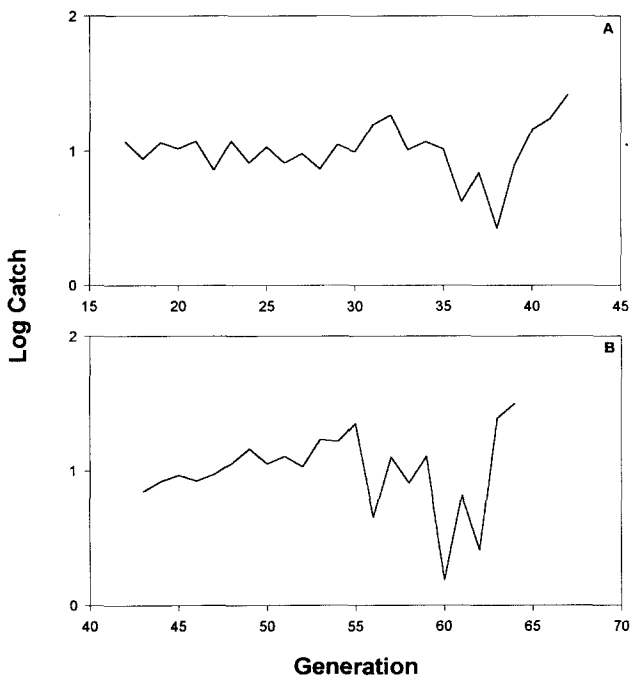


Fig. 5. The *C. suppressalis* time series of Suwon after de-trending. (A) 1973~1985 (17~42 generations); (B) 1986~1996 (43~64 generations).

Table 2. Estimated values for parameters of Weibull distribution and sigmoid models describing spring emergence of *C. suppressalis* in Suwon

Models	Parameters	Estimated values	r ²
Weibull			
2-parameter model	β	4.75527	0.9675
	η	421.7277	
3-parameter model	β	4.4296	0.9676
	η	24.8965	
	η	396.6757	
Sigmoid			0.9677
	β	388.2956	
	γ	55.3234	

육충의 변이)에 대한 정보가 없기 때문에 월동 유충의 성충 우화까지의 휴면 후 발육률의 분포는 Uhm *et al.* (1986)의 자료를 이용하였다. 이것은 2월 15일 논산과 청원에서 월동 유충을 채집하여 25°C에서 성충 우화까지의 분포이다. 이 자료를 정규화 시켜서 Weibull 함수에 적용한 결과는 Fig. 6B와 같다. 이 모델의 파라미터 값들은 $\eta=0.64248$, $\beta=2.44031$, $\gamma=0.42955$ 이었다. 위의 비선형 모델을 이용하여 1993년부터 1996년까지 수원에서의 이화명나방 1회기 성충

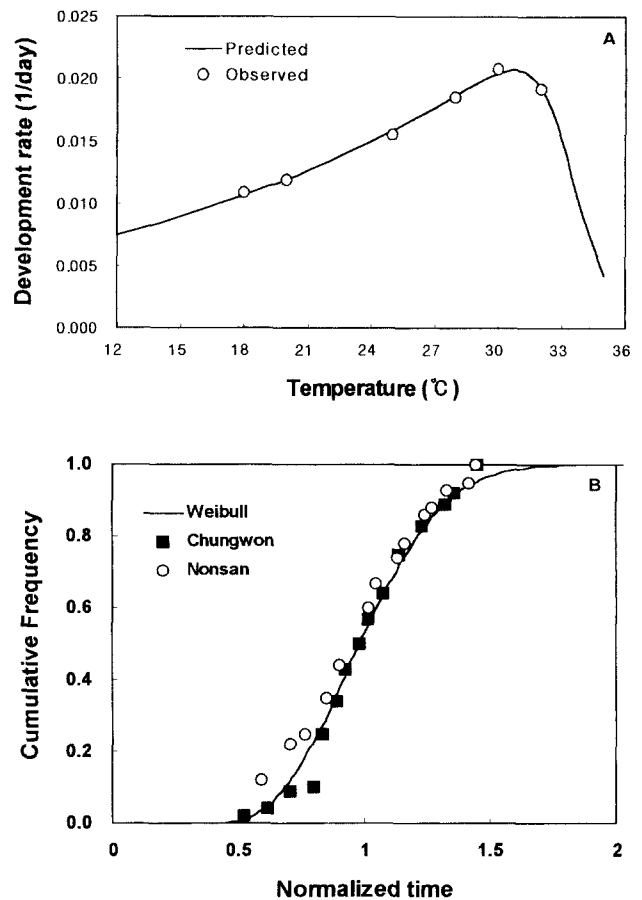


Fig. 6. (A) Development rate (1/day) curve for overwintering larva of *C. suppressalis* to adult emergence as a function of temperature. Data (source: Kishino, 1974) were fitted to the non linear rate function (Schoolfield *et al.*, 1981); (B) Cumulative distribution for development completion times of *C. suppressalis* to adult emergence. Data (Source: Uhm *et al.*, 1986) were fitted to the Weibull function (Wagner *et al.*, 1984b).

발생 (우화) 패턴을 해당연도의 실제 야외온도를 이용해서 시뮬레이션 하였으며 그 결과는 Fig. 7에 제시하였다. 비선형 발육모델에 의한 수원에서의 1회기 이화명나방 성충의 발생 예측과 실제 발생분포는 많은 편차를 보였다. 1994년의 경우, 40% 발생일까지는 상당히 근접하였으나, 그 이후의 편차는 매우 컸다. 반대로 1995, 1996년의 경우는 50% 발생일까지는 편차가 매우 컸으나 그 이후는 상당히 근접하는 예측을 하였다. 이화명나방 1회기 성충 발생패턴은 3개의 온일도 모델들에 의해서 더 잘 묘사되었다 (Table 2, Fig. 7). 이들 모델들의 파라미터값들은 Table 2에 제시되었다. 이화명나방 1회기 성충 발생시기 예측 모델은 아직 개선되어야 할 점들이 있으나, 본 연구에서 제시한 온

일도 모델들은 전반적인 발생 추세를 상당히 근접해서 묘사하고 있으며 특히 전반 50%까지의 발생시기 예측의 정확성이 높았다. 이것은 이 해충 발생의 조기 예찰에 유용할 것으로 판단된다.

이화명나방 성충 발생 시기 예찰 모델은 그것이 온

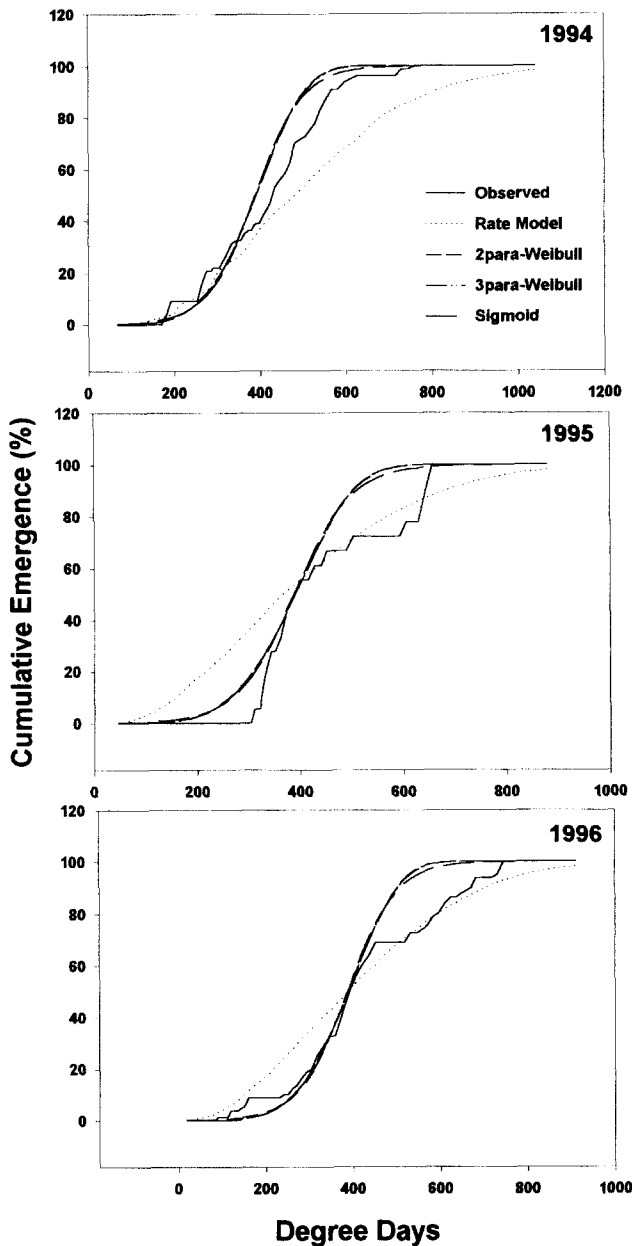


Fig. 7. Predicted and observed cumulative spring emergence pattern of *C. suppressalis* in Suwon, 1993~1996. Degree days were calculated from Jan. 1 with a lower threshold of 10°C, and a upper threshold of 30°C (Song *et al.*, 1982b). Details of prediction models were described in the text.

일도모델이거나 온도발육모델을 기본으로 하던 관계 없이 아직 개선해야 할 점이 있는데 그것은 다음과 같다.

1. 이화명나방 월동 유충의 성충우화까지의 온도 발육 실험이 충분한 범위의 온도에서 이루어져야 한다. 즉, 현재까지의 발표된 자료를 볼 때, 한국과 일본 등 전부에서 이 연구가 제대로 되어 있지 않다. Kishino (1974)의 자료도 20~30°C를 바탕으로 하였기 때문에 모델의 적용에 부족한 점이 많다. 더구나, 온도별 발육 분포의 자료가 없어, 본 모델의 적용시 활용한 Uhm *et al.* (1986)의 자료의 미흡함도 본 연구에서 개발된 발육속도모델의 정확도에 한계를 갖게 한다.

2. 이화명나방 발생시기의 변이는 이화명나방 개체군의 크기와도 밀접한 관계가 있었다. 이화명나방 성충 50% 발생 시기 (또는 온일도)는 연간 변동이 상당히 있었는데, 이것과 이화명나방 개체군 밀도와도 역상관 관계를 보이고 있다 ($r = -0.5, p = 0.008$; Fig. 8). 일반적으로 개체군밀도가 아주 낮은 때에 50% 발생 시기는 늦어지는 경향을 보였다. 또한, 개체군 밀도가 아주 낮은 경우에 이들 발생 시기 변이의 크기는 밀도가 높은 경우에 비해서 훨씬 컸다.

이것은 한편, 앞에서 언급한 바와 같이 재배환경 변화에 따른 선택압의 영향으로 이화명나방 개체군의 질적 변화도 관여되었을 가능성도 배제할 수 없기 때문에 이화명나방 개체군 발생 시기 예찰 모델은 이러한 요인을 고려한다면, 훨씬 실용적이고 신뢰성 있는 모델이 될 것이다. 이를 위하여 개체군 유전학적 모델도 고려되어야 할 것이다.

3. 이화명나방 사망요인 및 이들의 요인 특이적 사망률이 고려되어야 한다. 또한, 월동 유충의 무게는 상당한 변이가 있으며, 이들의 사망률과 발육률도 다른

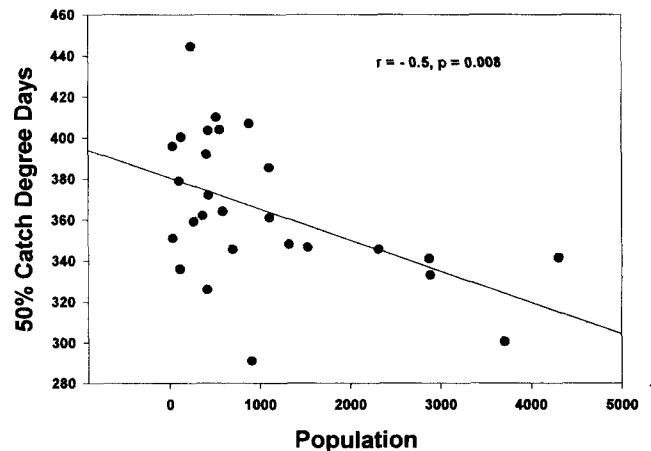


Fig. 8. Correlation between degree days of 50% spring emergence of *C. suppressalis* and its spring population density in Suwon.

것으로 알려져 있다(Yun, 1989).

4. 이화명나방 1화기 성충(봄나방)의 발생 시기의 패턴은 연간 변동이 상당히 있었다. 이화명나방 발생 유효적산온도(하한임계온도=10°C; 상한임계온도=30°C; Song *et al.*, 1982b)를 바탕으로 수원에서의 1화기 성충 50% 발생시기의 변이를 보면 30년 동안 제일 빨랐던 해와 제일 늦었던 해 사이에 약 135온일도의 차이를 보였다. 발생변이는 밀도가 높았던 1960년대의 경우, 매우 작았으며 해를 거듭함에 따라 변이의 폭이 커졌음을 알 수 있다.

이러한 발생시기의 변이는 이화명나방 개체군 감소와도 밀접한 관계가 있었다(Fig. 8). 즉, 이화명나방 개체군의 감소는 개체군의 질적 변화를 수반하였을 것이며, 발생시기의 변이 크기는 이를 반영하는 것으로 생각된다. 이러한 점은 이화명나방 발생예찰모델에 있어 단순한 온도의존적인 요인만을 중심으로 하는 것에는 일단의 한계가 있을 것임을 시사한다.

사 사

이 논문은 1997년도 한국학술진흥재단의 대학교수 해외파견 연구지원에 의하여 연구되었음.

참 고 문 헌

- Berryman, A.A. 1992. On choosing models for describing and analyzing ecological time series. *Ecology* 73: 694~698.
- Berryman, A.A. 1997. On the principles of population dynamics and theoretical models. *Am. Entomol.* 43: 147~151.
- Berryman, A.A. and J.A. Millstein. 1994. Population analysis system, P1a, Single species time series analysis, Ecological Systems Analysis, Pullman, Washington, USA.
- Jandel. 1996. TableCurve 2D. Automated curve fitting and equation discovery, version 4.0, Jandel Scientific, San Rafael, CA, USA.
- Kim, D.-S. 1999. Population phenology model of the peach fruit moth, *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). Ph.D. Dissertation, pp. 167, Seoul National University.
- Kishino, K. 1974. Ecological studies on the local characteristics of the seasonal development in rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker. *Bull. Tohoku, Natl. Agric. Expt. Stn.* 47: 13~114. (in Japanese with an English abstract)
- Paik, W.H. 1967. Insect pests of rice in Korea. pp. 657-674. in Major insect pests of rice plant. Johns Hopkins Univ. Press.
- Park, C.G. and J.S. Hyun. 1990. Studies on the regional characteristics in the occurrence of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker) in Korea. *Korean J. Appl. Entomol.* 29: 257~268. (in Korean with an English abstract)
- SAS Institute. 1995. SAS/STAT user's guide, release 6.11 ed. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe and C.E. Magnuson. 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88: 719~731.
- Song, Y.-H., S.Y. Choi and J.S. Hyun. 1982a. A study on the phenology of the striped rice borer, *Chilo suppressalis* (Walker), in relation to the introduction of new agricultural practices. *Korean J. Plant Prot.* 21: 38~48. (in Korean with an English abstract)
- Song, Y.-H., S.Y. Choi, J.S. Hyun and C.H. Kim. 1982b. A phenological simulation of the striped rice borer, *Chilo suppressalis* (Walker), life system. *Korean J. Plant Prot.* 21: 200~206. (in Korean with an English abstract)
- Song, Y.-H. 1986. Development and application of predictive model for forecasting the status of brown planthopper population in rice fields. pp. 60, Research Report of KOSEF. (in Korean with an English abstract)
- Song, Y.-H. 1989. Effects of predaceous natural enemies on the density of brown planthopper population in rice fields. pp. 40, Research Report of KOSEF. (in Korean with an English abstract)
- Turchin, P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature* 344: 660~663.
- Turchin, P. and A.D. Taylor. 1992. Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* 73: 289~305.
- Uhm, K.-B., J.O. Lee and E.J. Cho. 1986. Differences in post-diapause developmental period of striped rice borer, *Chilo suppressalis* (Walker), (Lepidoptera: Pyralidae). *Korean J. Plant Prot.* 25: 11~16. (in Korean with an English abstract)
- Uhm, K.-B. and K.D. Gallagher. 1996. Integrated pest management for migratory insect pests of rice in Korea. pp. 123~138, In Proc. Int. Workshop on the pest management strategies in Asian monsoon agroecosystems.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield and R.N. Coulson. 1984a. Modeling insect development rates: a literature review and application of biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 77: 208~225.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield and R.N. Coulson. 1984b. Modeling distributions of insect development time: a literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 77: 475~487.
- Yun, J.C. 1989. Studies on the changes in the occurrence of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* (Walker). pp. 37, M.S. thesis, Seoul National University, Korea. (in Korean with an English abstract)

(1999년 8월 10일 접수, 1999년 11월 17일 수리)