



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

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

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



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

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

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

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

[Disclaimer](#)

博士學位論文

감귤원에서 귤꿀나방의 개체군 동태에
관한 연구 : 친환경 방제 및 개체군 모형

Studies on the Population Dynamics of *Phyllocnistis citrella*
(Lepidoptera: Gracillariidae) in Citrus Orchards:
Environmental-friendly Control and Population Models

濟州大學校 大學院

農學科

현 승 용

2018年 2月

감귤원에서 귤굴나방의 개체군 동태에 관한 연구: 친환경 방제 및 개체군 모형

指導教授 金 桐 淳

玄 承 容

이 論文을 農學 博士學位 論文으로 提出함

2017年 12月

玄承容의 農學 博士學位 論文을 認准함

審査委員長 _____ 印

副委員長 _____ 印

委 員 _____ 印

委 員 _____ 印

委 員 _____ 印

濟州大學校 大學院

2017年 12月

목 차

List of Tables	ii
List of Figures	iv
ABSTRACT	viii
I. 종합서론	1
II. 연구사	4
III. 연구내용	12
1. 제주 감귤원에서 귤굴나방에 대한 기생봉 천적의 포장 자연 기생물	12
2. 제주 감귤원에서 귤굴나방 알의 신초 잎 위치별 분포와 유충의 생존율	20
3. 님(Neem)과 고삼 기반의 식물성살충제가 귤굴나방 및 기생봉 천적의 발생에 미치는 영향	34
4. 실험실에서 귤굴나방 온도발육 및 산란모델 매개변수 추정	47
5. 귤굴나방 개체군 모형 작성 및 제주 감귤원에서 포장적합	67
IV. 종합고찰	94
V. 적요	96
인용문헌	99
Appendix I	117
Appendix II	119
Appendix III	129

LIST OF TABLES

Table 1. Mean number of <i>Phyllocnistis citrella</i> per leaf and the parasitism by native parasitoids in Jeju, Korea, 2013	18
Table 2. Native parasitoids of the citrus leaf miner, <i>Phyllocnistis citrella</i> , preliminarily identified in Jeju citrus orchards, Korea and their relative abundance	19
Table 3. Total number of eggs, larvae, pupae and pupae of <i>Phyllocnistis citrella</i> including dead individuals in citrus shoots in a citrus orchard, Jeju; the data sets are based on the total populations found in 100 shoots from 10 trees sampled 26 times weekly from late April to mid October in 2015	28
Table 4. Total number of eggs, larvae, pupae and pupae of <i>Phyllocnistis citrella</i> including dead individuals in citrus shoots in a citrus orchard, Jeju; the data sets are based on the total populations found in 10 shoots from 5 trees sampled 29 times weekly from late April to late October in 2016	29
Table 5. Citrus leaf damage caused by <i>Phyllocnistis citrella</i> and the activity of natural enemies in plots with different spray chemicals after the 1st spray; investigated on August 8, 2013	40
Table 6. Citrus leaf damage caused by <i>Phyllocnistis citrella</i> and the activity of natural enemies in plots with different spray chemicals after the 2nd spray; investigated on August 15, 2013	41
Table 7. Citrus leaf damage caused by <i>Phyllocnistis citrella</i> and the activity of natural enemies in plots with different spray chemicals after the 3rd spray; investigated on August 22, 2013	42
Table 8. Lower developmental thresholds (°C) and thermal requirements in degree-days (DD) for <i>P. citrella</i> eggs, larvae, pupae and total	

immature	59
Table 9. Parameter values of the non-linear developmental rate model for each stage of <i>P. citrella</i> at constant temperature	60
Table 10. Estimated parameter values for adult female aging rate (1/longevity), temperature-dependent total fecundity, age-specific cumulative oviposition rate, and age-specific survival rate of <i>P. citrella</i>	61
Table 11. Parameter values of a Gaussian model describing the relationship between intrinsic rate of increase and temperature in <i>P. citrella</i>	62
Table 12. Comparison of sensitivities obtained by the model simulation with different threshold temperatures for the activation of <i>P. citrella</i> adults in overwintering; data pairs for comparison were obtained from the data of trap captured and model outputs between 1 and 120 Julian date	85
Table 13. Field validation of model outputs: comparison of adult peak dates between pheromone trap records and simulation results	88
Table 14. Comparison of major phenological parameters of <i>P. citrella</i> among different regions in Korea according weather data: phenology was expressed in Julian date	93

LIST OF FIGURES

- Fig. 1. Seasonal abundance of egg and adult populations of *Phyllocnistis citrella* in a citrus orchard, Jeju. A: The growth of citrus shoots was promoted by a strong pruning, 2015. B: The growth of citrus shoots was allowed in free without an artificial disruption, 2016. 30
- Fig. 2. Abundances of each stage of *Phyllocnistis citrella* and parasitoids by the leaf's order from shoot terminal, which are based on total populations found in 100 shoots from 10 trees sampled 26 times weekly between late April and mid October in 2015; A=Eggs, B=Larvae, C=Pupae, D=Pupae emerged to adults and E=Parasitoids. 31
- Fig. 3. Abundances of each stage of *Phyllocnistis citrella* and parasitoids by the leaf's order from shoot terminal, which are based on total populations found in 10 shoots from 5 trees sampled 29 times weekly between late April and late October in 2016. A=Eggs, B=Larvae, C=Pupae, D=Pupae emerged to adults and E=Parasitoids. 32
- Fig. 4. Ranking profiles of leaves in the ranked abundance of *Phyllocnistis citrella* eggs in 2015. A = Changes in ranking of each leaf by seasons (investigated date 1 = 5/21, 2 = 6/6, 3 = 6/13, 4 = 6/19, 5 = 6/27, 6 = 7/4, 7 = 7/11, 8 = 7/18, 9 = 7/25, 10 = 8/1, 11 = 8/8, 12 = 8/15, 13 = 8/24, 14 = 8/31, 15 = 9/7, 16 = 9/14, 17 = 9/21, 18 = 9/28, 19 = 10/5, 20 = 10/12, 21 = 10/19). B = Average ranking during whole seasons. Bars with same letters are not significantly different by Tukey test at $P = 0.05$ ($df = 19, 340$; $F = 91.02$; $P = 0.0001$). The box plots indicate the median, 10th, 25th, 75th and

90th percentiles. 33

Fig. 5. The changes in the number of mines caused by *Phyllocnistis citrella* per citrus leaf. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $P = 0.05$ (Non-treated, $F = 2.90$, $P = 0.0937$; Machine oil, $F = 0.54$, $P = 0.5941$; Machine oil + gosam, $F = 2.53$, $P = 0.1209$; Machine oil + neem, $F = 3.66$, $P = 0.0575$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7. 43

Fig. 6. The changes in the number of *Phyllocnistis citrella* larvae per citrus leaf. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $P = 0.05$ (Non-treated, $F = 17.85$, $P = 0.0003$; Machine oil, $F = 14.42$, $P = 0.0004$; Machine oil + gosam, $F = 4.26$, $P = 0.0401$; Machine oil + neem, $F = 1.50$, $P = 0.2615$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7. 44

Fig. 7. The changes in the percentage of parasitism (unknown parasitic wasps) for *Phyllocnistis citrella* in citrus leaves. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $P = 0.05$ (Non-treated, $F = 3.17$, $P = 0.0783$; Machine oil, $F = 10.14$, $P = 0.0026$; Machine oil + gosam, $F = 1.00$, $P = 0.3966$; Machine oil + neem, $F = 1.50$, $P = 0.2625$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7. 45

Fig. 8 The changes in dead larvae (%) of *Phyllocnistis citrella* caused by unknown factors in citrus leaves. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the

same plot are not significantly different by Tukey test at $P = 0.05$ (Non-treated, $F = 21.53$, $P = 0.0001$; Machine oil, $F = 20.22$, $P = 0.0001$; Machine oil + gosam, $F = 7.36$, $P = 0.0082$; Machine oil + neem, $F = 2.08$, $P = 0.1683$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7. 46

Fig. 9. Development rate (1/days) curve for eggs (A), larvae (B), and pupae (C) of *P. citrella* as a function of temperature. 63

Fig. 10. Major components of oviposition model of *P. citrella* female adults. (A) Female aging rate curve, (B) Temperature-dependent total fecundity curve, (C) Age-specific cumulative oviposition rate curve, and (D) Age-specific survival rate curve. 64

Fig. 11. Predicted oviposition density curves of *P. citrella* related to cohort age and temperature. 65

Fig. 12. The overall thermal fitness curves of *P. citrella* expressed by r_m versus temperature. The observed data points of r_m were obtained from Elekçioğlu and Uygun (2004). 66

Fig. 13. Schematic diagram of the population simulation model for *P. citrella*. DEL: development model, DIS: distribution model of development time, T: temperature, S: survival rate, O: oviposition model, and PA: physiological age. Also, E, L and P indicate eggs, larvae and pupae, respectively. 81

Fig. 14. Cumulative development rate of citrus shoots length against Julian date; A=Spring shoots, B=Summer shoots and C=Fall shoots. 82

Fig. 15. Effects of several sub-stages applied in the population model for *P. citrella*: (A) basic model without shoot growth, wind and temperature for adult activity, (B) shoot effect-included model, (C) wind speed-included model, (D) temperature effect-included model,

and (E) model including the effect of threshold temperature for overwintering adults (see Table 12 for details).	83
Fig. 16. The changes in the first emergence date (Julian) of <i>P. citrella</i> adults according to threshold temperature for the activation of overwintered adults.	84
Fig. 17. Comparison of the result of simulation and the trap catches of <i>P. citrella</i> in Seogwipo city: (A) 2002, (B) 2012 and (C) 2015. ...	86
Fig. 18. Comparison of the result of simulation and the trap catches of <i>P. citrella</i> in Jeju city: (A) 2002, (B) 2012 and (C) 2015.	87
Fig. 19. The population abundance of <i>P. citrella</i> in growing seasons according to different overwintering stages.	90
Fig. 20. Predicted seasonal phenology pattern of <i>P. citrella</i> with the number of generations per year in Jeju area, Korea. The peak sizes were rearranged for visualization after simulation with initial 100 adults. Weather data were based on (A) past (30 yr average of 1961 to 1990), (B) present (30 yr average of 1987 to 1916) and (C) future (average of 2050s in RCP8.5 weather scenario).	91
Fig. 21. Predicted population abundance of <i>P. citrella</i> adults in different regions, Korea. These simulations were conducted with initial 100 adults in all cases. Weather data were based on past (30 yr average of 1961 to 1990), present (30 yr average of 1987 to 1916) and future (average of 2050s in RCP8.5 weather scenario).	92

ABSTRACT

1. Natural parasitism of *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillaridae) in Jeju citrus orchards in Korea

This study was conducted to investigate the species of native parasitoids attacking *Phyllocnistis citrella* and their parasitism in citrus orchards in Jeju. During the survey period from 2013 to 2014, seven parasitoids belongs to Chalcidoidea were found: majority parasitoids were *Sympiesis striatipes* with 73% and *Quadrastichus* sp. with 22% in Eulophidae. The remaining species were *Neochrysocharis* sp., *Pnigalio* sp., *Holcopelte* sp., *Ageniaspis* sp. (Encyrtidae) and *Trichomalopsis* sp. (Pteromalidae). Average parasitism rate reached 10.7% in orchards with spraying insecticide, and 32.2% in environmental-friendly managed orchards.

2. The distribution pattern of eggs on the leaves of shoots and the survival rate of larvae of *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillaridae) in a citrus orchard of Jeju

The citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillaridae), is an important pest that decreases the productivity of citrus trees by attacking citrus leaves, and especially it causes a severe damage during the young growth stage. In this study, we investigated the distribution of eggs on the leaves of shoots according to the leaf position, and the survival rate of this pest in the field conditions. The occurrence patterns of *P. citrella* eggs in citrus orchards were largely affected by the occurrence of shoots. Even if the adults were still being attracted in the pheromone traps, the eggs were not observed on leaves when the growth of shoots was stopped. The density of *P. citrella* eggs in the citrus shoots peaked at the fifth or sixth leaf from the

terminal leaf, and over 90% of the eggs were found in the first to eighth leaves as a whole. In 2015 and 2016, the average survival rate of larvae was 1.4%, and the rate of survival to adults was 0.2%, indicating that most of larvae were died. Furthermore, we discussed the management strategy of *P. citrella* considering the distribution of eggs and the larval survival rate in the citrus shoots.

3. The Effect of Phyto-chemicals Based on *Azadirachta indica* and *Sophora angustifolia* on the Citrus Leaf Miner and Its Parasitic Wasps

Phyllocnistis citrella Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) damages on citrus leaves by making tunnels in the tissue, occurs in summer and autumn flushes of citrus trees mainly after late July. The damaged scars provide a route for the infestation of citrus canker that results in large occurrence of this disease and economic losses. This study was carried out to develop a control method for *P. citrella* that can be applied in environment-friendly citrus orchards. We tested formulated phyto-chemicals of Gosam (*Sophora angustifolia*) and neem trees (*Azadirachta indica*) and petroleum oil (150x); two phyto-chemicals were mixed with petroleum oil of 1,000x for field application. All treatments were sprayed three times at 7 d interval, and the damage of *P. citrella* and parasitism were evaluated in randomly selected 5 flushes per citrus tree. There was no control effect when petroleum oil was sprayed alone. The control effects were high in plots of Gosam or neem-based phyto-chemicals mixed with petroleum oil. In addition, it was found that the parasitic wasps of *P. citrella* were frequently occurred in plots of the untreated control and petroleum oil, and they suppressed the population of *P. citrella* over the time.

4. A population model for the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella*

Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) and its field validation in Jeju citrus orchards, Korea

This study was carried out to develop temperature-driven immature development and oviposition models of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella*. Previously published data sets were used to estimate each model. The lower developmental threshold temperatures for eggs, larvae, and pupae were calculated using linear model to be 8.8, 7.1, and 12.4°C, respectively. Thermal constants for eggs, larvae, and pupae were 52.2, 108.2, and 88.9 degree-days, respectively. Non-linear model (Logan model modified with three parameters) fitted well for the relationship between development rate and temperature for eggs, larvae and pupae. Aging rate (1/female adult longevity) model was estimated and used to calculate the physiological age of female *P. citrella* adults. Temperature-dependent components (total fecundity, age-specific cumulative oviposition rate, and age-specific survival rate) were then developed for the oviposition models of *P. citrella*. Based on the estimated total fecundity model, the highest total number of eggs laid by a female was approximately 59.5 at temperature of approximately 28.6°C. Sixty percent of total eggs were laid at approximately physiological age of 0.82 in the oviposition rate model. Fifty percent mortality occurred at ≈ 0.91 physiological age in the survival rate model. Finally, we provided oviposition density curves by incorporating all oviposition component models. Also, thermal fitness curve expressed by the intrinsic rate of increase (r_m) versus temperature predicted a maximum r_m of 0.2792 at 31.7°C. Consequently, these temperature-driven models estimated in this study can be used to predict phenological events and/or to construct population model for *P. citrella* in the future.

5. A population model for the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) and its field validation in

Jeju citrus orchards, Korea

A population model for the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella*, was developed to understand the population dynamics of this moth pest and to find an effective management strategy in citrus orchards. Temperature-dependent biological parameters for basic process models were obtained from previous reports. The model was structured by the five developmental stages of *P. citrella*: egg, small-larva, large-larva, pupa, and adult. The model started from overwintered adults or pupae population, and consisted of a series of component models: (1) stage emergence models of eggs, larvae, and pupae, (2) adult oviposition model, (3) the shoot growth model of host plant, and (4) adult activity models in relation to temperature and wind speed. Simulations results of the model described well the typical patterns of *P. citrella* adult abundance in citrus orchards, showing no different adult flight peak within 0 d in 36 of 45 cases between model and actual peaks. The availability of citrus shoots (flushes) was acted as a major limitation factor of population abundance. Also, wind speeds affected highly the adult activity of *P. citrella* population. Overwintering pupal populations importantly contributed to the abundance of *P. citrella* in the seasons, while overwintering adults did not contribute population build up in Jeju areas. Based on the population model developed in the present study, we projected population phenology of *P. citrella* at elevated air temperatures, and discussed the management strategy in the future.

I. 종합서론

귤굴나방(*Phyllocnistis citrella* Stainton)은 동남아시아 원산(Stainton, 1856)의 감귤류(*Citrus* spp.) 해충으로 동북아시아(한국, 일본, 중국)뿐만 아니라 동쪽으로 이라크, 이란과 사우디 반도까지 분포하고 있는 해충이다(Heppner, 1993). 감귤류가 재배되는 전 세계 대부분의 지역에서 경제적으로 중요한 해충으로 알려져 있다(Clausen, 1931; Pandey and Pandey, 1964; Ba-Angood, 1977). 1900년대 아프리카와 호주지역으로 침입하였으며(Heppner, 1993), 1993년과 1998년 사이에 미국, 지중해 지역에 침입하여 피해를 주고 있다(Garcia-Marí et al., 2004). 새로 침입한 지역에서 귤굴나방 유충에 의한 피해는 감귤인 경우 전체 잎의 12~85%(Beattie et al., 1995)와 2~55%(Zeb et al., 2001), 페르시안 라임 같은 경우는 200에이커 중 90%의 면적에 피해를 입혔다(Heppner, 1993).

제주도에서는 귤굴나방이 1600년대부터 기록된 것으로 알려져 있다(Paik, 1958). 노지 감귤인 경우 7월 하순이후 여름순과 가을순에 피해를 주나(Song and Kang., 2006), 보통 심하게 피해를 받은 신초(순)는 여름전정 때 제거 되고 열매의 발육에 봄순과 여름순이 크게 관여하지 않기 때문에 그 동안 성목에서 귤굴나방의 경제적 손실이 적다고 여겨졌다. 따라서 화학적 방제는 다른 나라들에서와 마찬가지로 한국에서도 상처를 통한 궤양병의 침입을 막는 목적과 과수원 조성 시 어린 묘목에 한하여 실시하여 왔었다(Hill, 1918; Ando et al., 1985; Knapp et al., 1995).

하지만, 근래 제주감귤재배에서 만감류(한라봉, 레드향 등)를 중심으로 한 비가림 재배(비닐하우스 시설 재배)가 확대됨에 따라 귤굴나방 방제는 중요해졌다(Hyun and Choi, 2017). 즉, 만감류에서는 과실의 정상적인 성장을 위하여 신초의 잎이 중요하기 때문에 건전한 충분한 잎을 확보하는 것이 중요한 재배기술 중의 하나라 할 수 있다. 이러한 이유 때문에 비가림 재배에서는 주기적인 약제방제에 의존하고 있는 상태이다. 국내에서는 아직 귤굴나방의 약제저항성 발달이 잘 알려져 있지 않으나, 외국에서는 약제저항성 사례가 보고되고 있고(Gyoutoku et al., 1996), 실제 국내에서도 그 동안 사용해오던 네오니코티노이드계 약제의 방제 효과가 크게 감소되는 현상이 관찰되고 있다(Personal observation).

이러한 방제 필요성에도 불구하고 굴굴나방의 개체군 관리 전략은 아직 정확하게 수립되지 않은 상태에 있고, 국내에서 연구사례는 극소수에 불과하다(Song and Kang, 2006). 약제 살포 일정은 주로 달력식 결정에 의지 하는데 때때로 굴굴나방의 페놀로지(phenology, 생물계절)와 잘 일치하지 않는다. 특히 굴굴나방은 아열대성 해충이고 고온에서 적합력이 증가하는 것으로 평가되고 있으므로(Kim et al., 2009) 온도를 높게 유지시키는 비가림 재배(즉 하우스형 온실재배)에서 더욱 문제가 될 것으로 예상된다.

따라서 본 연구는 제주에서 굴굴나방과 천적의 포장에서의 개체군 동태를 구명하고, 친환경 방제체계 및 합리적 개체군 관리에 필요한 굴굴나방 개체군모형을 개발할 목적으로 다음과 같은 연구를 수행하였다.

첫째, 최근까지도 굴굴나방의 토착천적에 대한 보고가 없었으나, Lee et al.(2015)이 *Sympiesis* sp., *Quadrastichus* sp., *Pnigalio* sp. 및 *Aphelinus* sp. 등 4종을 보고하였고, 그 후 Lee et al.(2017)은 *Ageniaspis* sp., *Cynipoidea* sp., *Elasmus* sp., *Pteromalus* sp. 등 4종을 추가로 보고하였다. 이들의 연구는 우리나라에서 처음으로 굴굴나방 기생성 천적을 보고하였다는 측면에서 의의가 있다고 판단되며, 2014년에는 4월부터 8월(Lee et al., 2015), 2015년에는 10월 하순에서 11월 상순 1회 채집한 개체를 바탕으로 하고 있다. 본 연구는 이들 연구보다 1년 앞선 2013~2014년에 보다 광범위한 규모로 이루어졌으며, 종 동정에 대한 완성도를 높여 기존 보고의 오류를 바로 잡고 새로운 종을 추가하여 고찰하고자 하였다.

둘째, 굴굴나방을 효과적으로 관리하기 위해서는 세밀한 포장 발생생태의 이해가 필요하고, 특히 방제실행과 직접적으로 관련된 산란부위의 분포와 자연 생존율 등은 방제전략을 마련하는데 중요한 정보가 될 것이다. 이 부분 연구에서는 감귤 신초 잎의 위치에 따른 굴굴나방의 알, 약충, 번데기 등의 분포와 생존율을 구명하여 감귤포장에서의 개체군 생태와 방제의 기초자료로 활용하고자 실시하였다.

셋째, 관행재배뿐만 아니라 무농약 등 친환경재배에서도 아직 효과적인 방제법이 제시되어 있지 않은 실정이다. 이 실험은 친환경 농가에 굴굴나방 방제방안을

제시하고자 기계유제와 고삼 및 넘 기반의 제형화된 약제를 감귤포장에서 처리하고 방제효과를 검토하고자 하였다.

넷째, 곤충 종의 개체군 모형은 다양한 기상 환경에서 개체군 발생 주기를 추정하여 발생특성을 이해하는데 이용될 수 있다(Shaffer and Gold, 1985; Kim and Lee, 2010). 귤굴나방에 대한 개체군 모형이 있다면 방제 전략 수립에 유용할 것이다. 개체군 모형을 제작하기 위해서는 온도에 따른 발육 및 산란특성을 기본적으로 모형화 해야 한다(Kim and Lee, 2010). 본 연구에서는 기존 자료를 종합하여(Elekcioglu and Uygun, 2004. Abo Kaf et al., 2006) 귤굴나방의 개체군 모형 작성에 필요한 기본 단위모형들을 수립하고자 수행하였다.

다섯째, 해충의 개체군 모형은 새로운 방제기술의 효과를 미리 시뮬레이션하거나, 기후변화에 따른 영향 등을 평가하는 기반으로 사용할 수 있다(Shaffer and Gold, 1985; Kim and Lee, 2010). 따라서 여기에서는 앞의 연구결과를 종합하여 다양한 환경조건에서 귤굴나방의 개체군 동태를 분석할 수 있는 개체군 모형을 작성하고자 수행하였다. 온도발육 등 기상환경을 반영할 수 있는 모형뿐만 아니라 기주식물과의 상호작용을 분석할 수 있도록 신초발생모형을 반영하여 완성도를 높이고자 하였다.

II. 연구사

1. 분류학적 위치

꿀굴나방(*Phyllocnistis citrella* Stainton)은 인도와 동남아시아가 원산으로 (Stainton, 1856) 나비목(Lepidoptera) 가는나방과Gracillariidae) 꿀굴나방아과(Phyllocnistinae) 꿀굴나방(*Phyllocnistis*)속에 속한다(De Prins and De Prins, 2016). 본래 꿀굴나방아과는 독립적인 꿀굴나방과였으나, Van Nieuwerkerken et al.(2011)이 새롭게 정리한 나비목 분류체계에 의하여 꿀굴나방아과로 분류되었다.

2. 지리적 분포

꿀굴나방은 현재 6개 대륙 대부분의 감귤류 생산지역에서 발견되고 있다 (CABI, 2017). 꿀굴나방은 처음 인도에서 보고된 후(Stainton, 1856), 아시아에 광범위하게 퍼져 있음이 밝혀졌다(Clausen, 1927; 1933). 그리고 인도를 중심으로 유럽지중해 지역(García-Marí et al., 1997)의 터키(Uygun et al., 1995), 그리스 (Anagnou et al., 1995), 스페인(Garijo and García, 1994; Dimić et al., 1997)과 북아프리카의 이집트(Martín Santana et al., 1996), 알제리(Berkani, 1995), 모로코(Garrido, 1995c), 리비아(Schauff et al., 1998), 동 아프리카의 수단(Badawy, 1967)과 예멘(Ba-Angood, 1978), 남아프리카 공화국(Meyricl, 1909; Janse, 1917)과 중앙 아시아의 이란, 이라크(Gentry, 1965), 사우디아라비아(Abu-Yaman, 1966), 남아시아의 인도네시아 자바(van Deventer, 1904a)와 수마트라(Voûte, 1934), 동아시아의 중국, 필리핀(Clausen, 1931), 대만(Clausen, 1931), 그리고 일본 남부(Clausen, 1927)에서도 보고되었다. 호주(Beattie, 1989; Hill, 1918)에서 침입한 것으로 보이는 꿀굴나방이 뉴기니와 부근 태평양 섬들(Dumbleton, 1954; Thomas, 1962)에서도 발견되었다. 미국 같은 경우는 1993년 Heppner의 보고로 처음 캘리포니아에 꿀굴나방이 정착한 것으로 보고되었으며(Heppner, 1993), 그 후 몰로카이와 하와이(Nagamine and Heu, 2003) 중미의 멕시코와 카리브해 (Heppner and Dixon, 1995.)로 확대 되었으며 남아메리카의 브라질(Costa, 1999), 칠레(Vargas et al., 1998), 아르헨티나(Willink, 1996), 페루(Cruz and Dale,

1999)에서도 보고 되었다

일본에서 1600년경에 있었던 것으로 추정되고 있어(Clausen, 1927) 한국에서도 같은 시기에 이미 존재 했을 것으로 추정이 가능하나, 백운하에 의해서 처음 언급되었다(Paik, 1958).

3. 형태적 진단

굴굴나방 성충은 평균 2mm 정도 되는 매우 작은 나방으로 날개를 폈을 때는 4mm 정도 이다. 앞날개는 은백색으로 빛을 내는 비늘을 가지고 있고 가운데는 어두운 무늬에 의해서 두 부분으로 나누어져 있다. 그리고 날개의 끝부분에 검은 점이 1개 있고, 안쪽에 몇 개의 어두운 무늬가 있다. 뒷날개는 좁고 날개 끝에서 길게 나와 있는 털 비늘을 가지고 있다. 둥근 모양의 머리는 은백색의 짧은 비늘로 덮혀 있고, 눈에는 겹눈이 있고 홑눈은 없다. 안테나는 섬모와 은빛 비늘이 있으며 앞날개보다 약간 길다. 다리에는 발톱(Claws)이 없고, 앞다리가 가운데 다리보다 짧으며 뒷다리가 가장 길다(Badawy, 1987).

알은 길이가 0.31 x 0.21mm 정도로 연한 녹색으로 약간 불룩하고 평평하며 반짝이는 투명한 막으로 덮혀 있어 눈으로 구분하기 힘들다. 부화 후 1령 유충은 표면으로 나오지 않고 조직으로 들어가 잎을 먹기 시작한다. 크기는 평균 0.74 x 0.33mm(길이 x 폭)이다. 2령 유충은 크기를 제외하고 1령 유충과 비슷하고 크기는 평균 2.26 x 0.52mm이다. 3령 유충은 평평한 삼각형 머리에 한 쌍의 작은 안테나가 있고 체장은 3.79 x 0.76mm정도 된다. 4령 유충은 거의 원통형이고 탁한 노랑색을 띤다. 고치를 형성하기 위한 이 단계에서 입 부분은 잘 발달된 방적돌기를 제외하고는 미성숙하다. 다 자라면 4.99 x 1.03mm 정도 이다. 3령 유충까지는 수액을 흡입하지만 전용 단계인 4령 유충기에는 수액을 흡입하지 않는다. 번데기는 갈색이며 머리에 날카로운 가시가 있다. 유충 때는 주로 잎에 굴을 파고 수액을 빨아먹고 다닌다. 번데기 형성 시기가 되면 잎의 끝 가장자리를 접어 하얀 고치를 만들어 번데기 방을 만들어 그곳에 머문다. 번데기의 크기는 3.06-3.52 x 0.52-0.53 mm이다(Pandey and Pandey, 1964).

4. 생태적 특성

꿀굴나방의 생태는 많은 연구자들에 의해 연구되었다 (Badaway, 1967; Beattie, 1995; Clausen, 1931; Fletcher, 1914; Kalshoven, 1981; Rehman and Yunus, 1945, Latif and Yunus, 1951; Pandey and Pandey, 1964).

꿀굴나방의 성충은 쉽게 알아볼 수 없으며 낮에는 움직임이 거의 없고 밤에 활동한다(Badaway, 1967; Beattie et al., 1995). 꿀굴나방은 우화 후 14~24 시간 안에 교미하는데 교미는 주로 야간이나 이른 아침에 일어난다. 교미는 어둡거나 희미한 빛에서 시작한다. 교미는 암컷의 일생 중 한 번 일어난다. 교미 지속 시간은 15~30분 정도이다(Pandey and Pandey, 1964). 수컷과 암컷의 성비는 1 : 1.2이다(Patel et al., 2012). 암컷은 교미 후 5~8일 안에 알을 낳는다(Badaway, 1967). 알은 대개 부드러운 신초 잎 밑면 가운데 잎맥에 붙어 있으며 각 잎에는 2~3 개의 알이 붙어있다(Hutson and Pinto, 1934; Shiraki, 1934; Pruthi and Mani, 1945). 길이가 10~25mm인 잎에 대부분의 알을 낳는다(Vercher et al., 2008). 암컷의 산란 기간은 2~6일로(Chopra, 1928; Sandhu, 1964; Pandey and Pandey, 1964) 개체에 따라 산란기간이 다르다. 알은 주로 잎 밑면(71.9%)에서 발견되고 다음으로 잎의 윗면 (22.7%)과 부드럽고 즙이 많은 가지(5.4%)에서 볼 수 있다. 8월-10월에 알의 수가 더 많이 발견되고 겨울철 (12월~1월, 아열대 지역)에는 알의 수가 비교적 적다. 알의 부화(eclosion)는 2~10일 이내에 일어나며, 부화 직전 알은 황록색으로 변한다. 알이 껍질에서 나오는데 3~4 분이 걸린다. 부화율은 51.4~88.2 %인 것으로 알려져 있다(Pandey and Pandey, 1964).

5. 생물적 특성

꿀굴나방의 애벌레는 1~4령의 생육단계를 가지고 있다. 1~3령 동안에는 평평하고 4령은 원통형으로 변한다(Needham et al., 1928). 탈피가 일어날 때 탈피시간은 5~6분 걸린다. 애벌레가 만드는 꾸불꾸불한 굴은 은빛 모양을 가지고 있으며 길이는 15~25cm에 이른다(Pandey and Pandey, 1964). 애벌레는 잎을 가해할 때 조용하고 느리게 움직이며 편편한 삼각형 머리를 내밀며 앞으로 가고 몸이 수축과 이완을 통해 배설물을 배출한다. 배설물은 갈색 반점으로 남는다. 애벌레는 수액을 먹을 수 있도록 변형된 원반모양의 턱을 가지고 있는데 애벌레가 굴 안에서 전진함에 따라 표피가 들어 올려지고 구기가 세포 조직을 자르면 수액이

찢어진 세포에서 흘러나오고 애벌레는 수액을 먹는다. 수액을 먹지 않는 4령 유충은 작은 머리에 원통형으로 어두운 황색이다(Pandey and Pandey, 1964). 유충은 번데기 방을 만들기 위해 얇은 실을 토하여 번데기 방(고치)을 짓는다(Clausen, 1931). 번데기의 색깔은 담황색이고(Rutherford, 1914; Hutson and Pinto, 1934) 주로 굵이 많고 부드러운 잎 가장자리에 잎을 말고 백색의 고치 번데기 방을 만들고 그 안에 머문다(Pandey and Pandey, 1964; Siddigi and Mahur, 1981).

Clausen(1931)은 꿀굴나방이 겨울에 휴면하는 것을 확인할 수 없다고 보고하였다. 그러나, Ayoub(1960)은 성충으로 겨울을 보내는 것으로 보고하였다. 인도에서 꿀굴나방은 휴면을 하지 않는 것으로 보고되었다(Pandey and Pandey, 1964). 플로리다에서 꿀굴나방은 휴면하지 않았고 성충전 단계와 성충으로 월동하고 온도 낮 길이 같은 조건이 알맞으면 휴면이 가능한 유전적 조건을 가지게 된다고 보고하였다(Lim and Hoy, 2006).

6. 온도발육과 생활사

알 기간은 2~10 일, 유충 기간은 8~10월 5~10 일이고, 11~1 월 13~20일 사이로 다양하고, 번데기 기간은 6~22 일이다(Pandey and Pandey, 1964). 성충의 수명은 겨울 보다 여름 더 짧았다(Chopra, 1928; Pruthi and Mani, 1945; Rehman and Yunus, 1945).

수명주기는 온도에 따라 다르며 25°C에서 평균 약 17일 이었고(Marjorie and Nguyen, 1997). Boughdad에 따르면, 수명주기는 온도에 따라 13일에서 45일까지 지속되었다(Boughdad, 1999). 알에서 성충으로 우화하기까지의 꿀굴나방의 생활 주기는 28.77°C의 온도에서 16.63일이었다(Abo Kaf et al. 2006). 예멘에서 꿀굴나방 알에서 성충까지의 발육기간은 20, 25, 30 및 35°C에서 각각 47.5, 39.7, 28.0 및 23.1 일로 보고되었다(Ba-Angood, 1997). Elekcioglu and Uygun(2004)에 따르면 꿀굴나방의 알에서 성충까지 발육 기간은 온도가 증가함에 따라 감소하였는데, 15°C에서 51.7일에서 35°C에서 10.1일까지 감소하였다. 총 사망률은 15°C에서 22.5%로 가장 높았고 30°C에서 6.67%로 가장 낮았다. 15°C에서는 알을 낳지 않았다. 모든 온도에서 암컷은 수컷보다 통계적으로 더 오래 살았다. 세대증가율

은 30.1℃에서 50.19(female/female)로 가장 높았다. 가장 높은 내적자연증가율(r_m)은 동일한 통계적 유의성을 갖는 30℃ 및 35℃에서 0.258 및 0.260(females/female/day)로 귤굴나방 개체군 성장에 최적온도는 30℃ 인 것으로 보고하였다(Elekcioglu and Uygun, 2004).

7. 계절발생 및 포장발생 특성

귤굴나방은 고흥 유자(*Citron junos*)에서 4~5세대(Lee et al., 1990), 제주에서 5~7세대(Kim et al., 2002) 발생하는 것으로 알려져 있다. 일본에서는 연속해서 6~10세대가 발생하고(Clausen, 1931), 인도 남부에서는 9-13세대가 발생한 것으로 보고되었다(Pandey and Pandey, 1964). 미국 캘리포니아에서는 7-8 세대가 발생하였고(CISR, 2017), 중국 광시성에서는 12세대가 발생하였다(Huang et al. 1989b).

전남 고흥에서 귤굴나방 유충은 1990년에 7월 초순에 발생하였고 9월 초순에 발생 최성기를 나타내었으며 1991년에는 6월 하순에 발생하였고 9월 중순에 발생 최성기를 보였으며 용태로 월동하였다. 난에서 우화까지 평균기간은 7, 8월에는 15.1~19.3일 6, 9월에는 22.0~24.6일이고 평균 수명은 여름에 5.8~13.2일 가을에는 11.6~16.8일이었으며, 산란수는 여름에 최대 51.3개 가을에는 55.6~75.3개였다(Lee et al., 1991).

제주에서 귤굴나방은 번데기와 성충태로 월동하며 여름철과 가을철에는 알이 부화하여 성충이 되기까지 약 2주 정도 소요된다. 4월경부터 월동성충이 활동을 시작하기는 하지만 봄에는 밀도가 높지 않으므로 봄에는 피해가 매우 적고 7월 하순 이후의 여름 순과 가을 순에 많이 발생하여 피해를 주는 것으로 알려져 있다(Kim et al., 2002).

Huang et al.(1989b)은 중국 광시성의 귤굴나방 생활사에 관해 보고하였는데, 포식자와 기생봉은 늦여름과 가을에 중요한 귤굴나방 조절 인자로 활동한다고 보고하였다(Huang et al., 1989a).

일본에서는 감귤류 재배지역 중 큐슈와 같이 더 따뜻한 곳에서 월동 중인 암컷이 3월 중순에 산란하기 시작하였고, 여름과 가을에 유충의 80% 이상은 번데기가 되기 전에 기생봉과 알려지지 않은 인자에 의해 사망한 것으로 알려져 있

다.(Ujiye, 2000).

미국 플로리다에서 1994~1995년 6월~7월과 9월~10월에 높은 개체군 밀도를 보였고, 12월~ 2월까지의 밀도가 감소하였다. 봄에 각각 5배와 3배의 밀도 증가를 보였는데 그것은 굴굴나방 유충 발육에 적절한 온도 증가와 라임오렌지 신초성장 사이에 밀접한 관계가 있는 것으로 보고되었다. 야간 기온이 낮아지면 산란이 감소될 수 있는 것으로 여겨졌기 때문에 겨울철 밀도가 감소한 것으로 보고되었다. 살충제 사용은 과수원에서 계절을 통한 점진적인 밀도증가를 억제하는 것으로 알려져 있다(Pena et al., 1996, Knapp et al., 1995).

멕시코 Coquimatlán에서는 일년 내내 굴굴나방 유충에 의한 피해가 관찰되었지만 10월에서 12월까지 피해 정도가 가장 심하였고, 두 번째 중요한 피크는 5월에서 7월까지로 라임 잎 90% 이상이 굴굴나방 유충에 의해 피해를 받았다. 저온(15 °C보다 낮은 온도)은 1월말, 2월 및 3월(멕시코 겨울)의 피해 감소와 관련이 있었고, 8월~9월에서도 굴굴나방 피해가 눈에 띄게 감소하는 것을 관찰할 수 있었다(Legaspi et al., 2001; Robles et al., 2005).

호주에서 굴굴나방은 연중 발생하였고, 새로운 잎의 절반 이상이 굴굴나방의 피해를 입었다. 그리고 굴굴나방은 잎 당 평균 5.9개의 알을 낳았고, 그 중 잎 윗면에 32.7%를 낳았다. 유충은 5.2% 만이 번데기가 되는 것으로 알려져 있다(Wilson, 1991).

수단의 하르툼(Khartoum) 주에서는 굴굴나방 성충이 3월말에 출현하여 건조한 여름철(5월과 6월)에 발생 최성기에 이르렀고, 성충 밀도는 점차 감소하여 겨울철에 매우 낮은 수준에 이르렀다. 12월과 1월에 침입은 무시할 만한 수준이고 극히 적은 양의 유충이 발육을 완료하는데 성공하였다(Badway, 1967).

인도 북부 Uttar Pradesh에서 굴굴나방은 일년 내내 활동적이었지만 7월부터 심각한 피해를 주기 시작하여 10월 말까지 계속되었다. 그 후 겨울이 오면서 줄어들었다가 대기온도와 습도가 알맞은 2월과 3월에 다시 피해가 관찰되었다. 고온과 저습도로 번식하기에 적당하지 않은 4월에서 6월까지의 활동이 지연된다. 2월부터 3월, 7월부터 10월까지의 굴굴나방 활동은 신선한 잎과 즙이 많은 신초가 연관이 있는 것으로 보고되었다(Pandey and Pandey, 1964; Siddigi and Mahur, 1981; Chhetry et al., 2012).

8. 경제적 중요성

굴굴나방은 주로 운향과(Rutaceae family)식물에 피해를 주는데 감귤류가 자라는 전 세계 대부분의 지역에서 경제적으로 중요한 해충으로 알려져 있다(Clausen, 1931; Pandey and Pandey, 1964; Ba-Angood, 1977). 감귤 나무의 연한 잎 표피 아래에 구불구불한 굴을 만들어 있을 뒤틀리게 하거나 파괴함으로써 피해를 주는 것으로 알려져 있다(Pandey and Pandey, 1964). 굴굴나방 유충에 의한 피해는 감귤인 경우 전체 잎의 2-85% (Beattie et al., 1995; Zeb et al., 2001), 페르시안 라임 같은 경우는 200에이커 중 90%의 면적이 피해를 입혔다(Heppner, 1993).

유충은 잎의 표피 세포만을 섭취하며 남아있는 잎 조직은 유충을 보호하는 잎 조직의 상피 큐티클과 함께 그대로 남는다(Sohi and Verma, 1965). 피해가 더욱 심해지면 육묘장과 새롭게 심은 나무의 성장을 늦추고 생산량을 감소시키는 것으로 알려져 있다(Knapp et al., 1993; Garrido, 1994).

굴나방 종들은 잎 조직에 손상을 주어 기주 식물의 순 광합성을 감소시킴으로써 피해를 주는 것으로 알려져 있고(Welter, 1989), 굴굴나방에 의한 잎의 손상과 순 광합성의 감소는 유충 수와 굴이 만들어지는 기간과 관계가 있는 것으로 알려져 있다(Schaffer et al., 1997).

굴굴나방에 의한 경제적 손실은 첫째 열매가 달리지 않은 어린 묘목과 육묘 생산에 드는 비용증가, 둘째 묘목 판매 감소, 셋째 직접적으로 살충제 사용을 통한 과수원 생산 비용의 증가와 간접적으로는 생물학적 방제 및 해충종합관리 프로그램 붕괴이다. 잎 손상으로 인한 성숙한 나무의 수확량 손실은 입증되지 않았다. 보통 궤양병은 비가 많고 고온인 곳에서 많이 발생하는데 감귤류에 위협한 병으로 알려져 있다(Pruvost et al., 1997). 굴굴나방에 의한 감귤나무의 손상은 플로리다에서 궤양병(*Xanthomonas citri* subsp. *citri*) 감염의 빈도와 강도를 증가시키는 것으로 기록되었다(Stelinski, 2011). 인도에서는 굴굴나방이 과수원에 많이 발생함으로써 궤양병이 50% 이상 증가한 것으로 보고되었다(Sohi and Sandhu, 1968).

꿀굴나방 잎 손상은 손상된 잎 면적 비율을 육안으로 평가함으로써 결정하고 있다(Knapp et al., 1995; Pena, 1994; Mingdu and Shuxin, 1989). 꿀굴나방에 대한 경제적피해허용수준은 아직 확립되어 있지 않은 상태이고 어린 나무에 피해가 크기 때문에 성목 보다는 주로 어린나무시기에 방제를 하고 있는 실정이다. 그러나 궤양병이 바람 등에 의한 상처보다 꿀굴나방의 가해 부위로 더 쉽게 감염되는 것으로 알려져 있다(Gottwald et al., 2002).

III. 연구내용

1. 제주 감귤원에서 귤나방에 대한 기생봉 천적의 포장 자연 기생율

1-1. 서론

귤나방은 동남아시아 원산(Stainton, 1856)의 감귤류(*Citrus* spp.) 해충으로 알려져 있으나, 이미 오래전 동북아시아(한국, 일본, 중국)뿐만 아니라 동쪽으로 이라크, 이란과 사우디 반도까지 분포하고 있는 해충으로 알려져 있다(Heppner, 1993). 1900년대 아프리카와 호주지역으로 침입하였으며(Heppner, 1993), 1993년과 1998년 사이에 미국, 지중해 지역에 침입하여 감귤산업에 많은 피해를 주게 됨에 따라(Garcia-Marí et al., 2004) 생물적 방제에 대한 관심이 더욱 집중하게 되었다.

귤나방의 천적과 관련하여 Hepper(1993)는 동양에서 기생성 천적 30종을 보고하였고, Schauff et al.(1998)은 귤나방에 기생하는 쯤벌류 속(Genus)을 고찰하면서 전 세계적으로 80종의 천적을 정리하였다. 일본(일부 대만 포함)에서는 쯤벌상과에 속한 24종의 귤나방 천적이 보고되었다(Ujiye and Adachi, 1995).

제주 감귤의 주품종으로 재배되고 있는 온주밀감이 1960~70년대 일본에서 대량 도입된 것을 감안하면 이 당시 귤나방과 기생성 천적이 같이 유입되었을 가능성이 높다. 하지만 최근까지도 귤나방의 토착천적에 대한 보고가 없었으나, Lee et al.(2015)이 *Sympiesis* sp., *Quadrastichus* sp., *Pnigalio* sp. 및 *Aphelinus* sp. 등 4종을 보고하였고, 그 후 Lee et al.(2017)은 *Ageniaspis* sp., *Cynipoidea* sp., *Elasmus* sp., *Pteromalus* sp. 등 4종을 추가로 보고하였다. 이들의 연구는 우리나라에서 처음으로 귤나방 기생성 천적을 보고하였다는 측면에서 의의가 있다고 판단되며, 2014년에는 4월부터 8월(Lee et al., 2015), 2015년에는 10월 하순에서 11월 상순 1회 채집한 개체를 바탕으로 하고 있다. 본 연구는 이들 연구보다 1년 앞선 2013~2014년 보다 광범위한 규모로 이루어졌으며, 자생 천적의 종류와 포장기생율을 구명할 목적으로 수행하였다. 더불어 기존 보고에서 제시되지 않은 종(species) 또는 속(genus) 동정에 대한 형태적 자료를 제시하여 향후 동정에 대한 혼란을 방지하고자 하였다.

1-2. 재료 및 방법

1-2-1. 굴굴나방 조사

과원당 각각 굴굴나방 피해잎 100잎(5-10주)을 채취하여 분석하였다. 채취한 잎은 비닐봉지(지퍼백, 20 X 30cm)에 넣어 밀봉하고, 냉장보관하면서 해부현미경(SMZ645, Nikon, Japan)으로 20~60배 하에서 조사하였다(1주일 이내 조사). 각 채취잎 별 굴굴나방 유충수, 기생당한 유충수, 굴굴나방 번데기 수(탈피각 포함), 굴나방 유충 사망수, 기생봉 우화수 등을 기록하였다

1-2-2. 기생성 천적류 조사

각 과원별 임의로 굴굴나방 피해잎 100잎을 채취하였다(대략 10 주). 천적을 수거하기 위하여 채취한 잎을 비닐봉지에 밀봉하여 상온에 노출하여 기생봉들이 자연우화 하도록 유도하였다(Legaspi et al., 2001). 약 7일후 우화한 기생봉 성충을 수거하였으며 채집병(혈액 검사용 5ml. Plain Tube. 세원 메디칼)에 알콜 70% 5ml를 넣고 보관하면서 분류동정하였다.

1-2-3. 2013년 조사

2013년에 굴굴나방에 대한 기생성천적의 기생률과 기생성 천적의 종류를 조사하였다. 천적의 기생률은 관행감굴원 4곳과 친환경(무농약) 감굴원 4곳에서 조사하였는데, 조사대상 관행재배 감굴원과 조사일은 함덕리(과원A, 8월 2일; 과원B, 10월 28일), 안성리(과원D, 8월 2일), 세화리(과원I, 10월 5일)에 소재하고 있었다. 주요 품종은 궁천 조생온주 이었으며, 관행적으로 약제를 년 7-10회 살포하였다(감굴원 소유주 증언을 참고하였음). 무농약재배 감굴원은 토평동(과원E; 7월 30일, 10월 2일), 위미리 2940-1(과원G, 9월 30일; 과원H, 7월 31일), 함덕리(과원A, 8월 2일)에 소재한 과원으로 주품종은 관행과원과 동일하였다(see Appx. I. Fig. 1, Table 1).

기생성 천적의 종류 조사는 관행감굴원에서는 6회, 무농약 감굴원에서는 9회

조사하였다. 조사대상 관행감굴원과 조사일은 과원B(8월 2일), 과원F(위미리 1254; 8월 15일, 8월 22일), 과원G(8월 11), 과원I(8월 2일, 10월 5일) 등이었다. 무농약 감굴원과 조사일은 과원C(조수리 위치; 8월 2일, 11월 5일), 과원E(7월 30일, 10월 11일), 과원G(10월 1일, 10월 12일), 과원H(7월 30일, 8월 2일, 9월 30일) 였다(see Appx. I. Fig. 1, Table 1).

1-2-4. 2014년 조사

기생성 천적의 종류를 조사하기 위하여 관행 감굴원 3곳과 무농약 감굴원 4곳에서 각각 4회 표본조사를 실시하였다. 관행 감굴원과 조사일은 과원B(9월 14일, 10월 10일), 과원D(9월 9일), 과원I(9월 10일) 등 이었다. 무농약 감굴원은 과원C(9월 2일), 과원E(9월 1일), 과원G(8월 26일), 과원H(10월 8일) 등 이었다(see Appx. I. Fig. 1, Table 1). 기생봉의 채집과 분류동정 방법은 2013년과 동일하게 실시하였다.

1-2-5. 기생성 천적류 분류 동정

기생봉의 분류동정은 Waterston(1915), Gibson et al.(1997), Schauff et al.(1998) 등이 제시한 형태적 특징에 따라 실시하였다. 좀벌상과 중분류 체계가 아직 수립되어 있지 않았기 때문에 대부분 기생봉은 속 단계까지 동정하였다.

1-2-6. 분석방법

관행재배와 무농약재배에서 기생율과 굴굴나방 생존율의 차이는 t-검정을 적용하여 분석하였다. 이 때 각 조사과원을 반복으로 취급하였다.

1-3. 결과

제주 감굴원에서 조사된 굴굴나방에 대한 기생성 천적의 기생률은 Table 1과 같았다. 무농약재배 과원에서 천적 기생률은 관행재배 과원 보다 훨씬 높았다($t = -3.71$, $df = 7$, $P = 0.0076$). 반면 굴굴나방의 우화 성공률은 두 재배 과원간 통계

적으로 차이가 없었다($t = -0.53$ $df = 7$, $P = 0.6129$). 무농약재배 과원에서 살아 있는 꿀굴나방 유충의 밀도가 높았지만 동시에 천적에 기생된 비율도 높았다. 천적의 평균 기생률은 관행재배에서 10.7%, 무농약 과원에서는 32.2%를 나타냈다.

2013-2014 제주 감귤원에서 발견된 꿀굴나방 기생봉 천적의 종류는 Table 2와 같았다. 좀벌상과에 속한 총 7종이 발견되었으며, 좀벌과에 속한 *Sympiesis striatipes*가 73%, *Quadrastichus* sp.가 22%로 대부분을 점유하였다. 기타 *Aphelinus* sp. 등 3종이 발견되었는데 이들은 아직까지 꿀굴나방에서 보고된 기록이 없으며, 진딧물 또는 나방류의 기생봉이 우발적으로 채집된 것으로 보인다.

1-4. 고찰

조사과정에서 발견된 종의 동정에 필요한 형태적 특징을 부록(Appendix II)에 제시하였다. 발견된 종들의 발생기록에 대한 역사와 특성은 다음과 같다.

Sympiesis striatipes (Ashmead)

좀벌과(Eulophidae)의 *Sympiesis*속에 속하는 이 종은 전 세계적으로 분포하는 종으로 Ujiye and Adachi(1995)와 Schauff et al.(1998)의 꿀굴나방 천적목록에 포함되어 있다. Schauff et al.(1998)이 정리한 것에 따르면 일본을 비롯하여 중국, 대만, 파키스탄에서 보고되었고, 생물적 방제 천적으로 오만과 시리아로 도입된 바 있다. *S. purpurea* Waterston 1915으로 알려진 종과 같은 종이다. 일본에서는 본토 14지역에서 발견되는 우점종으로 알려져 있다(Ujiye and Adachi, 1995).

같은 속(Genus)의 꿀굴나방 천적으로 *S. bukobensis*, *S. gordius*, *S.gregori* 등 3종이 보고되어 있으며(Schauff et al., 1998), 또한 이들은 종명이 미확인된 개체를 *Sympiesis* sp.로 처리하였다. 제주 감귤 꿀굴나방 천적조사에서 Lee et al.(2015)와 Lee et al.(2017)은 *Sympiesis* sp.로 기록하였는데 형태적 특징의 기술이 부족하기 때문에 어느 쪽에 속한 것인지 확실하지 않다.

Quadrastichus sp.

국제종인 이 종은 Ujiye and Adachi(1995), Schauff et al.(1998), Lee et

al.(2015; 2017)의 보고에 나타난 천적이다. 같은 아과에 속한 *Tetrastichus*과 *Citrostichus*와 유사하여 종종 혼동이 일어나기도 한다. 중국, 일본, 대만, 태국 등에서 기록되었으며, 키프로스 공화국, 이스라엘, 스페인 등으로 도입되었다 (Schauff et al., 1998).

***Ageniaspis* sp. [*citricola*]**

깡충좀벌과의 이 속은 나비목 유충에 다배발생하는 국제종으로 꿀굴나방의 천적으로는 *Ageniaspis citricola*가 알려져 있다(Ujiye and Adachi, 1995; Schauff et al., 1998). Schauff et al.(1998)는 이 종과 더불어 종명이 확인되지 않은 다른 종을 *Ageniaspis* sp.로 기록하였고, 제주 감귤에서도 *Ageniaspis* sp.로 기록되었다(Lee et al., 2017). *Ageniaspis citricola*에 가까운 것으로 판단된다(see Appx. II. Fig. 3).

***Neochrysocharis* sp. [*formosa*]**

전 세계적으로 분포하는 속으로 꿀나방류나 천공성 곤충에 내부기생하는 부류이다. 기존 *Neochrysocharis* sp.로 취급되었던 미동정 개체들이 *Neochrysocharis formosa*로 확인되었다(Schauff et al., 1998). 일본에서는 Ujiye et al.(1996)이 동정하여 보고하였다. 본 연구에서 발견된 종도 *Neochrysocharis formosa*와 가장 유사한 형태를 보였다(see Appx. II. Fig. 4).

***Pnigalio* sp.**

꿀굴나방 천적으로 기록된 이 속의 종은 *Pnigalio agrales*, *P. minio*, *P. pectinicornis*, *P. soemius* 인데 *P. soemius*은 상대적으로 꿀굴나방 천적으로 흔치 않은 종이다(Schauff et al., 1998). 일본에서는 *Pnigalio* 속의 미동정 3종을 보고하였다(Ujiye and Adachi, 1995). Lee et al.(2015)도 *Pnigalio* 속 미동정 1종을 보고한 바 있다.

***Trichomalopsis* sp.**

금좀벌과인 이 속에 기록된 꿀굴나방 기생성 천적은 일본에서 보고된

Trichomalopsis oryzae Kamijo & Grissell가 있다(Ujiye et al., 1996). 이 속은 전 세계적으로 분포하며 나비목과 파리목의 기생봉이고, 종종 거미의 알주머니에 기생하기도 하는 속이다(Schauff et al., 1998).

***Holcopelte* sp.**

Holcopelte sp.은 일본에서 굴굴나방 천적으로 보고된 바 있다(Ujiye, 1988; Heppner, 1993).

***Ooctonus* sp. [*capensi*]**

충채벌과인 이 속은 기존 연구자들에 의하여 굴굴나방 기생성 천적으로 보고된 기록이 없다. 채집과정에서 혼입되었을 가능성이 있으므로 주의를 요한다. *Ooctonus capensi*로 추정된다.

***Aphelinus* sp.**

면충좀벌과인 이 속은 외국의 기존 연구자들에 의하여 굴굴나방 기생성 천적으로 보고된 기록이 없었으며, Lee et al.(2015)이 제주 감귤원에서 보고한 바 있다. 진딧물류 천적인데 채집과정에서 혼입되었을 가능성이 있으므로 주의를 요한다.

***Trichogramma* sp.**

알벌과인 이 속은 기존 연구자들에 의하여 굴굴나방 기생성 천적으로 보고된 기록이 없다. 채집과정에서 혼입되었을 가능성이 있으므로 주의를 요한다.

Table 1. Mean number of *Phyllocnistis citrella* per leaf and the parasitism by native parasitoids in Jeju, Korea, 2013

Management type	Rep-licate ¹⁾	Date examined	No. of leaves examined	No. mines per leaf	<i>P. citrella</i> per leaf			Parasitoids in total		
					No. larvae alive	No. pupae emerged	% survival	No. parasitized	No. parasitoids emerged	% parasitism
Conventional spray	1	Aug. 2	100	2.0	0.03	0.02	1.00	0.10	0.00	5.0
	2	Aug. 2	100	1.1	0.01	0.16	14.3	0.05	0.00	4.5
	3	Oct. 5	100	1.5	0.01	0.18	12.4	0.31	0.00	21.4
	4	Oct. 28	100	1.4	0.00	0.21	15.6	0.01	0.15	11.9
		Mean ± SE			1.5 ± 0.19	0.01 ± 0.006	0.14 ± 0.042	10.8 ± 3.34	0.12 ± 0.067	0.04 ± 0.038
Non-synthetic chemical spray	1	Jul. 30	100	1.8	0.21	0.18	9.9	0.11	0.22	18.2
	2	Jul. 31	100	1.6	0.09	0.10	6.1	0.51	0.20	43.3
	3	Aug. 2	100	1.2	0.12	0.15	12.3	0.35	0.05	33.5
	4	Sep. 30	100	1.1	0.18	0.28	25.2	0.38	0.01	35.1
	5	Oct. 2	100	1.5	0.05	0.20	13.0	0.46	0.01	30.5
	Mean ± SE			1.4 ± 0.13	0.13 ± 0.029	0.18 ± 0.030	13.3 ± 3.2 ^{ns}	0.36 ± 0.069	0.10 ± 0.046	32.2 ± 4.07*

¹⁾ Citrus orchards surveyed were regarded as replicates for the purpose of statistical test.

^{ns, *} Two sample t-test (Parasitism, $t = -3.71$, $df = 7$, $P = 0.0076$; Survival, $t = -0.53$, $df = 7$, $P = 0.6129$): ns, not significant; * significantly different at 5%.

Table 2. Native parasitoids of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella*, preliminarily identified in Jeju citrus orchards, Korea and their relative abundance

Family	Species	Female	Male	Total	% abundance
Eulophidae	<i>Sympiesis striatipes</i> *** ¹⁾	109	304	413	73.1
	<i>Quadrastichus</i> sp.***	37	87	124	21.9
	<i>Neochrysocharis</i> sp.**	6	3	9	1.6
	<i>Ageniaspis</i> sp.**	5	3	8	1.4
	<i>Pnigalio</i> sp.**	0	1	1	0.2
	<i>Holcopelte</i> sp.*	0	1	1	0.2
Pteromalidae	<i>Trichomalopsis</i> sp.*	1	0	1	0.2
The others ²⁾					
Aphelinidae	<i>Aphelinus</i> sp.***	4	0	4	0.7
Mymaridae	<i>Ooctonus</i> sp.**	2	0	2	0.4
Trichogrammatidae	<i>Trichogramma</i> sp.*	1	1	2	0.4
Total		165	400	565	

¹⁾ * Found in 2013, ** Found in 2014, *** Found in 2013 and 2014.

²⁾ These species were survived just in the samples of citrus leaves, and may not be a parasitoid on/in *P. citrella*.

2. 제주 감귤원에서 귤굴나방 알의 신초 잎 위치별 분포와 유충의 생존률

2-1. 서론

귤굴나방(*Phyllocnistis citrella* Stainton)은 동남아시아 원산(Stainton, 1856)의 감귤류(*Citrus* spp.)에 대한 중요한 해충으로 1993년과 1998년 사이에 미국, 지중해 지역에 침입하여 감귤산업에 많은 피해를 주고 있다(Garcia-Marí et al., 2004). 특히 유목기 잎에 피해를 받는 경우 줄기의 생장을 저해하여 묘목의 품질을 떨어뜨려 경제적인 피해가 크다(Knapp et al., 1995). 성목에서는 직접적 피해는 크지 않지만 귤굴나방의 피해 상처가 궤양병의 감염통로가 되기 때문에 방제를 무시할 수 없다(Hill, 1918).

특히 제주감귤재배에서 만감류(한라봉, 레드향 등)를 중심으로 한 비가림 재배(비닐하우스 시설 재배)가 확대됨에 따라 귤굴나방 방제는 더욱 중요해졌다. 즉, 만감류에서는 과실의 정상적인 생장을 위하여 신초의 잎이 중요하기 때문에 건전한 잎을 충분히 확보하는 것이 중요한 재배기술 중의 하나라 할 수 있다. 이러한 이유 때문에 주기적인 약제방제에 의존하고 있는 상태이다. 국내에서는 아직 귤굴나방의 약제저항성 발달이 잘 알려져 있지 않으나, 외국에서는 약제저항성 사례가 보고되고 있고(Gyoutoku et al., 1996), 실제 국내에서도 그 동안 사용해 오던 네오니코티노이드계 약제의 방제효과가 크게 감소되는 현상이 관찰되고 있다(Personal observation).

외국에서는 기생봉 천적을 이용한 귤굴나방의 생물적 방제가 폭 넓게 적용되고 있는데(Foelkel et al., 2009; Xiao and Fadamiro, 2010), 이것은 새로 침입한 지역의 고전적 생물적방제의 일환이기도 하지만 약제방제의 한계 때문으로도 보인다. 귤굴나방을 효과적으로 관리하기 위해서는 세밀한 포장 발생생태의 이해가 필요하고, 특히 방제실행과 직접적으로 관련된 산란부위의 분포와 자연 생존률 등은 방제전략을 마련하는데 중요한 정보가 될 수 있다. 외국에서는 귤굴나방의 산란특성과 포장 생태가 보고되어 있으나(Badaway, 1967; Knapp et al., 1995; Vercher et al., 2008), 국내 재배환경에서는 아직 연구된 자료가 없는 실정이다. 따라서 본 연구는 감귤 신초 잎의 위치에 따른 귤굴나방의 알, 약충, 번데기 등의 분포와 생존률을 조사하여 방제의 기초자료로 활용하고자 실시하였다.

2-2. 재료 및 방법

2-2-1. 조사 감귤원

제주특별자치도 서귀포시 남원읍 위미리 2940-1번지(위도 33°16' 13.33", 경도 126°39' 29.16" Google Earth)에 위치한 감귤원에서 실험을 실시하였다. 과원 면적은 약 0.1ha 이고 약 40년생인 온주밀감이 4.5m×4.5m로 재식되어 있었다. 과원 관리는 무농약 인증을 받아 친환경적으로 관리되었다.

2015년 잡초관리는 김메기(2015년 3월 15일, 7월 19일, 8월 12일, 9월 30일)로 하고 병해충관리는 실험을 위하여 최소로 하였다. 2015년 5월 28과 6월 19일에 더듬이병 방제를 위하여 보르도액(중앙프라자 153, 5-5식)+기계유(70배, 삼공)를 혼용하여 500L을 살포하였다.

2016년에도 2015년과 같이 김메기를 4회(2016년 3월20일, 5월17일, 7월20일, 10월3일) 실시하였고, 병해충관리는 2016년 보르도액(중앙프라자 153, 5-5식)을 5월 2일 살포하였고, 6월 19일보르도액+님오일(푸른꿈, 경농), 7월 15일 보르도액+님오일+기계유(120 배, 삼공)를 혼용하여 500L 살포하였다.

2-2-2. 귤굴나방 알과 성충 발생조사

2015년 조사 : 귤굴나방이 알을 낳을 신초를 계속 제공하기 위하여 3월 5일 겨울전정 후 5월 5일부터 20일 간격으로 직경이 0.5cm 이상 되는 가지를 절반 전정하여 새로운 순이 계속 나오도록 유도하였다. 조사는 2015년 4월 24일부터 10월 19일까지 실시하였는데, 매 주 1회 무작위로 선택한 감귤나무 10주에서 1주 당 10개의 신초를 무작위로 채취하였다. 채취한 시료를 신문지에 싸서 비닐 지퍼백(30×35cm)에 담아 4℃ 냉장상태로 조사일 까지 보관하였으며, 최소 1주일 이내에 조사를 완료하였다.

실체 현미경(Nicon, SMZ645)을 이용하여 20~40x에서 관찰하면서 신초 당 감귤 잎의 수, 그리고 신초 상부 끝 잎을 1번으로 시작하여 잎의 순서에 따라 귤굴나방의 알, 유충, 번데기(용), 우화된 탈피각(성충으로 우화 성공한 번데기를 나타냄), 기생봉 천적(중 미동정)을 조사하여 기록하였다.

성충조사는 상업적으로 판매하는 꿀굴나방의 성페로몬 미끼 (7Z,11Z-16:Al) (Song and Kang, 2006)를 델타형 트랩(그린아그로텍 Co., 경산시 대한민국)에 내장하여 실시하였다. 가슴 높이 약 1.2m의 나뭇가지에 트랩(1개)을 설치하였으며 미끼는 약 2개월 마다 교체하였고, 델타트랩의 끈끈이 밀판은 매 조사시기 마다 교체하였다.

2016년 조사 : 2016년에는 인위적으로 신초발생을 유도시키지 않고 자연발생되는 신초를 채취하여 꿀굴나방의 알, 유충, 번데기(용), 우화된 탈피각, 기생봉천적(종 미동정)을 조사하여 기록하였다. 조사는 2016년 4월 7일부터 10월 27일까지 실시하였는데 매 주 1회 감굴나무 5주에서 1주 당 2개의 순을 무작위로 채취하여 조사하였다. 채취한 시료의 보관방법과 조사방법은 2015년과 동일하게 하였다. 성충발생조사 방법도 2015년과 동일하게 실시하였다.

2-2-3. 분석

신초의 잎 위치별 산란선호도를 각 조사일별 알 밀도가 높은 잎부터 낮은 잎까지 순위를 배정하여 분석하였다. 동일한 순위가 발생하는 경우는 동일 값이 없을 때 할당되었을 순위의 평균으로 결정하였다(Ludwig and Reynolds, 1988). 조사일(6월 19일~10월 18일, 총 18회)을 반복으로 취급하여 순위의 평균값을 제공된 변환 후 분산분석을 실시하였고, 평균간 비교는 Tukey-검정을 적용하였다(SAS Institute, 1999).

2-3. 결 과

2-3-1. 성충과 알의 발생양상

2015년 꿀굴나방 성충의 페로몬 트랩 유살수는 Fig. 1A와 같이 4월 상순 월동성충으로 보이는 소수의 개체가 관측되었고, 5월 중순부터 유살수가 급격히 증가하였다. 반면 알은 5월 21일 10개 신초 당 0.1개가 발견되고 난후 6월 중순까지는 잘 발견되지 않았으며, 6월 중순 이후부터 발생이 증가하였다. 여름철 7, 8월과 가을철 9, 10월에는 성충 유살수의 양상을 따라서 알의 발생밀도가 형성되었다.

인위적으로 신초의 발생을 조장하고 알 밀도를 조사한 2015년과 달리, 자연상태의 과원에서 조사한 2016년의 알 발생양상은 성충 발생양상과는 다소 달랐다(Fig. 1B). 특히 성충의 유살수는 지속되었음에도 불구하고, 알 밀도는 신초발생 시기에 따라서 단절되었다. 봄순(신초) 발생기에는 5월 하순 단지 한 차례 알이 발견되었고, 그 후 중단되었다가 여름순이 발생하는 7월 중순부터 알 밀도가 급격히 증가하고 다시 중단되었다. 그 후 가을순이 발생하는 9월 중순부터 10월 중순까지 알 밀도가 형성되었다.

2-3-2. 신초 잎의 위치별 발생양상

감귤신초 잎의 위치에 따른 꿀꿀나방 알, 유충, 번데기, 기생봉 천적의 발견빈도수(연간 전체 발생량)는 Fig. 2(2015년)와 Fig. 3(2016년)과 같았다. 2015년에 알 발생 피크는 신초 끝으로부터 5번째 잎에서 나타났고, 2016년에는 6번째 어린 잎에서 알 발생이 최고에 도달하였다. 알의 발생 양상에 따라서 유충의 발생 위치는 더 성숙한 잎 쪽으로 평행 이동한 형태를 보였는데 8번째(2015년) 또는 9번째(2016년) 잎에서 피크가 나타났다. 신초의 발생을 조장한 2015년에는 신초에서 잎의 위치에 따른 알과 유충의 발생빈도분포가 뚜렷한 종 모양의 분포를 나타냈다. 번데기, 우화성충(번데기 탈피각), 기생봉 천적이 발견된 잎의 위치는 2015년과 2016년 모두 뚜렷한 일관성 없이 다양하게 나타났다. 다만, 2016년에 번데기가 발견된 잎이 1~3번째 잎에서 집중된 반면 2015년에는 4~14번째 잎의 넓은 범위에서 나타났다.

2-3-3. 잎 위치별 산란순위의 분포와 변화

연간 신초발생을 조장한 2015년 신초 잎의 위치별 알 발생량 순위에 대한 평균은 Fig. 4와 같았다. 잎의 위치에 따른 알 발생량 순위는 통계적으로 유의성이 있었다($df = 19, 340; F = 91.02; P = <.0001$). 전체적으로 3~6번 잎이 연간 높은 순위를 계속 유지하였으며 10번째 이후의 잎은 12에서 15위 범위에서 변동하였고, 계절(조사일)에 따라 큰 변화가 없었다(Fig. 4A). 연간 평균 순위는 5번 > 4번 > 6번 > 3번 > 7번 > 2번 > 8번 > 9번 > 1번째 잎 등으로 배열되었으며, 전체적으로 보았을 때 4~5번 잎에서 산란수의 최대순위가 나타났다(Fig. 4A).

전체적으로 첫 번째에서 8번째 잎 범위에서 90% 이상의 알이 발견되었다.

2-3-4. 잎에서 꿀굴나방의 상대적 생존률

2015년 연간 신초 잎에서 조사된 총 꿀굴나방 발육단계별 발생수는 Table 3과 같았다. 발견된 알 개체군은 유충 대비 74.3%로 적었으며, 번데기는 유충의 1.4% 수준으로 매우 적었다. 성충으로 우화한 번데기 탈피각의 비율은 유충의 수 대비 0.11%로 더욱 낮았다. 기생봉은 총 41개체가 발견되었으며, 유충 대비 0.33%가 되었다. 신초의 발생시기별 유충 대비 발견된 번데기의 비율은 봄순, 여름순, 가을순 각각 16.23%, 2.30%, 0.02%로 봄순에서 상대적으로 생존률이 높았다.

2016년 계절별 자연 발생된 신초 잎에서 조사된 총 꿀굴나방 발육단계별 발생수는 Table 4와 같았다. 발견된 알 개체군은 유충 대비 34.6%를 나타냈으며, 번데기 수는 유충 수의 1.4%, 성충으로 우화한 번데기 탈피각의 비율은 0.29%로 매우 낮았다. 전체 조사기간 동안 기생봉 천적은 23개체가 발견되었는데, 발견된 비율은 유충 대비 1.66%가 되었다. 신초의 발생시기별 유충 대비 발견된 번데기의 비율은 봄순, 여름순, 가을순 각각 0.00%, 0.16%, 15.52%로 가을순에서 상대적으로 생존률이 높았다. 2016년에는 갯도에서 사망한 유충 개체수를 조사하였는데, 유충기에 대부분의 사망이 일어났다.

2-4. 고찰

인위적으로 신초의 발생을 조장한 2015년과 자연 상태의 과원에서 조사한 2016년의 알 발생양상과 성충 발생양상과는 다소 달랐다. 2016년 알 밀도는 신초 발생 시기에 따라서 크게 영향을 받았다. 반면, 성충의 페로몬 유살수는 알 발생 밀도의 단절에 영향을 받지 않고 지속적으로 나타났다. 아마도 페로몬 트랩의 유인거리가 상당히 길고, 꿀굴나방이 번식할 수 있는 신초의 발생은 과원이나 나무에 따라 변이가 커서 서로 중첩되기 때문에 이러한 결과가 나타난 것으로 보인다.

꿀굴나방 알은 부화 후 바로 잎의 큐티클을 뚫고 들어가 표피세포(epidermal

cell)을 섭식하면서 큐티클과 바깥 세포벽으로 형성된 특유의 얇은 껍질을 만드는데, 유조직(parenchyma tissue)까지는 피해가 도달되지 않는다(Sohi and Verma, 1965; Achor et al., 1996). 이 때 굴굴나방 유충은 어린잎에서 만 생존이 가능하고, 잎이 굳어지면 사망률이 증가하는 것으로 알려져 있으며, 따라서 성충은 부드럽고 연한 잎에 산란하는 습성을 보인다(Badaway, 1967; Knapp et al., 1995). Faeth(1985)는 굴나방류 성충은 기주식물의 적합성, 다른 해충의 존재유무 및 천적의 존재 등에 따라서 산란여부를 결정한다고 하였다. 굴굴나방 성충의 경우는 산란할 때 잎의 앞 또는 뒷면에서 위 아래로 반복적으로 걷는 행동을 통하여 감귤 잎에 대한 산란 적합성을 판단하는 것으로 보이며, 10~25 mm 길이의 어린잎에 주로 산란 하는 것으로 알려져 있다(Vercher et al., 2008). 본 연구에서는 감귤나무 신초 끝 잎으로부터 3~7번째 어린 잎이 굴굴나방의 알 발생 5순위에 들었으며, 5 또는 6잎에 집중도가 높았다(Fig. 4). 또한 알은 8번째 잎까지 90% 이상이 발견되었고, 유충의 경우도 12번째 잎 이내에서 대부분 발견되었다. 이러한 결과는 감귤 신초가 굳어지기 전 유충의 발육이 완료되었는지 또는 사망했다는 것을 나타내며, 앞선 연구자들의 결과와 같이 굴굴나방이 생존을 위하여 어린잎을 이용한다는 것과 일치한다. 또한, Vercher et al.(2008)은 굴굴나방 알 밀도 추정을 위하여 10~25 mm 길이의 잎 표본을 채취하는 것이 효과적이라 하였는데, 신초 끝에서 잎의 위치에 따른 표본 채취도 활용 가능한 전략으로 보인다.

Table 3과 4와 같이 유충 수에 비하여 조사된 알의 수가 적은 이유는 알과 유충의 발육기간의 차이에 기인한 것으로 판단된다. 즉, 여름철 7~8월 평균온도가 되는 25℃ 조건에서 굴굴나방 알 발육기간은 3.0일이고, 유충의 발육기간은 대략 5일 이상(Elekcioglu and Uygun, 2004; Hyun et al., 2017 in review)이 되기 때문에 상대적으로 유충기간이 길어서 개체수가 누적된 현상으로 보인다. 하지만, 알의 크기가 작고 구분하기 어려워서 조사과정에서 누락된 경우가 다소 발생할 수 있으므로(Legaspi et al, 1999; Vercher et al, 2008) 조사과정의 오류가 적은 유충, 번데기 및 성충 우화수(번데기 탈피각)를 기준으로 발육단계별 생존율을 추정하는 것이 합리적일 수 있다. 2015년과 2016년 평균 유충이 번데기까지 생존한 비율은 1.4% 이었고, 성충 우화까지 생존한 비율은 0.2%로 99.8%는 사망한

것으로 나타났다.

다른 나라에서도 꿀굴나방의 포장 사망률은 높은 것으로 보고되었다. Wilson(1991)은 포장상태에서 단지 5.2%의 유충만이 번데기로 성공하였다고 보고하였다. 또한, Mari et al.(1996)은 유충의 60~80%가 사망한다고 하였다. 기타 꿀굴나방 알의 생존율은 19% 이었으며(Radke and Kandalkar, 1987), 대체로 고온기에 사망률이 높았다고 보고하였다(Ba-Angood, 1977). 또한 번데기의 생존률은 봄순보다는 여름순내지 가을순에서 낮은 경향이었는데, 이는 천적의 활동이 봄 보다는 여름이나 가을에 증가하기 때문인 것으로 보인다.

이러한 큰 사망률은 다양한 요인에 의하여 나타날 수 있다고 추측된다. 우선 꿀굴나방 유충의 행동특성에 기인하여 자연사망률이 높을 수 있다. 즉 꿀굴나방 유충이 만드는 갱도는 다른 개체의 갱도와 서로 교차하는 경우가 드물며, 본인의 갱도 또는 다른 갱도와 접촉하는 경우 섭식을 못하고 사망하는 것으로 알려져 있다(Siu-King and Ren-Guang, 1980; Heppner, 1993; Stansly and Rouse, 1993). 따라서 한 앞에서 다수의 유충이 성공적으로 번데기까지 생존하기 어려울 수 있다.

다른 요인으로 기생성 천적을 비롯한 다양한 천적을 고려할 수 있다(Schauff et al., 1998). 본 연구에서 기생성 천적의 발생정도는 유충 수 대비 1.0%(2015~2016년 평균)로 기생성이 성충으로 우화하여 나가서 발견하지 못한 개체를 감안하더라도 매우 낮은 수준이었다. 다만, 기생성 성충이 꿀굴나방 유충의 체액을 흡즙하여 포식하는 종(Foelkel et al, 2009)이 있기 때문에 기생성에 의한 사망률이 더 높을 수는 있다. 본 조사가 이루어진 감귤과원에는 유기합성 약제를 살포하지 않았고, 꿀굴나방 주발생기 동안에 님오일과 기계유유제 등이 집중적으로 살포된 것이 아니기 때문에 약제살포를 주요한 사망요인으로 보기 어렵다. 2016년 조사에서 유충기간 동안 사망한 개체수가 많았다는 점은 기생성 천적 외에 다른 효과적인 천적의 존재 가능성이 있는 것으로 추정된다. 즉, 침노린재나 썩기노린재 등 야생의 다양한 천적이 존재할 수 있으며(Lioni and Cividanes, 2004; Sahayaraj and Balasubramanian, 2016), 향후 이에 대한 자세한 연구가 필요하고, 이러한 야생 포식성 천적이 꿀굴나방의 밀도억제에 중요한 역할을 하고 있을 지도 모른다.

본 연구에서 제시된 감귤 신초의 잎 위치에 따른 알과 유충의 분포정보는 귤 굴나방 방제전략에 유용하게 활용될 수 있다. 방제대상인 알과 유충은 대부분 신초의 중간 윗부분에 존재하므로 응애류나 각지벌레의 방제처럼 약제를 수관 내부 깊숙이 도달시킬 필요가 없다. 즉 과원에 고정식으로 설치된 스프링클러 형태의 분무로 충분히 약제의 접촉이 가능하므로 약제살포 노력을 크게 줄일 수 있다. 또한 감귤신초의 발생주기에 따른 방제체계를 접목시킬 수 있다. 알이 주로 3~7번째 잎에 많이 분포하고 유충은 12번째 이상 되는 잎에서 생존이 어려우므로 첫 방제는 알의 부화와 부화유충의 초기피해를 감안할 때 5엽기 전후가 될 것이다. 첫 방제 후 두 번째 방제는 신초의 성장과 성숙 정도에 따라 결정될 수 있을 것이다. 재배관리를 잘하여 일찍 신초를 굳게 하는 경우는 추가 약제 살포가 불필요하고, 신초관리 실패로 어린잎이 계속 발생하는 경우는 추가 살포가 필요할 것이다. 이와 같은 전략이 귤굴나방 개체군 밀도 관리에 효과적인지는 향후 포장시험을 통하여 확인되어야 하겠지만, 더 나은 결과가 도출될 때 까지 본 연구의 결과는 포장에서 귤굴나방 방제에 유용하게 활용될 수 있을 것이다.

Table 3. Total number of eggs, larvae, pupae and pupae of *Phyllocnistis citrella* including dead individuals in citrus shoots in a citrus orchard, Jeju; the data sets are based on the total populations found in 100 shoots from 10 trees sampled 26 times weekly from late April to mid October in 2015

Division of variables	Type of shoot			Total
	Spring	Summer	Autumn	
Eggs	390	3,902	4,902	9,194
Larvae	154	6,531	5,689	12,374
Pupae	25	150	1	176
Pupae emerged to adults ¹⁾	3	10	0	13
Parasitoids	0	41	0	41

¹⁾ This variable is based on the exuviae of pupae found in a pupal cell at the leaf margin.

Table 4. Total number of eggs, larvae, pupae and pupae of *Phyllocnistis citrella* including dead individuals in citrus shoots in a citrus orchard, Jeju; the data sets are based on the total populations found in 10 shoots from 5 trees sampled 29 times weekly from late April to late October in 2016

Division of variables	Type of shoot			Total
	Spring	Summer	Autumn	
Eggs	2	413	65	480
Larvae	23	1,250	116	1,389
Pupae	0	2	18	20
Pupae emerged to adults ¹⁾	0	3	1	4
Mortality: Dead larvae				
During larvae by unknown factors	17	367	51	435
During pupae by unknown factors	0	0	1	1
Parasitoids	0	16	7	23

¹⁾ This variable is based on the exuviae of pupae found in a pupal cell at the leaf margin.

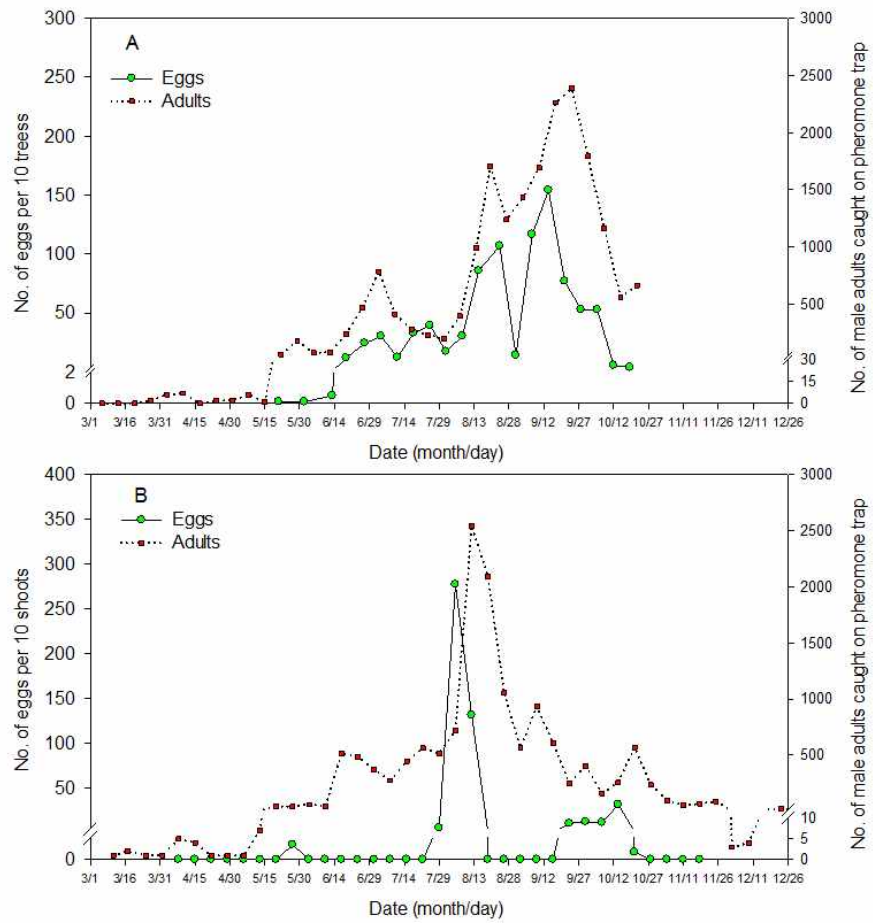


Fig. 1. Seasonal abundance of egg and adult populations of *Phyllocnistis citrella* in a citrus orchard, Jeju. A: The growth of citrus shoots was promoted by a strong pruning, 2015. B: The growth of citrus shoots was allowed in free without an artificial disruption, 2016.

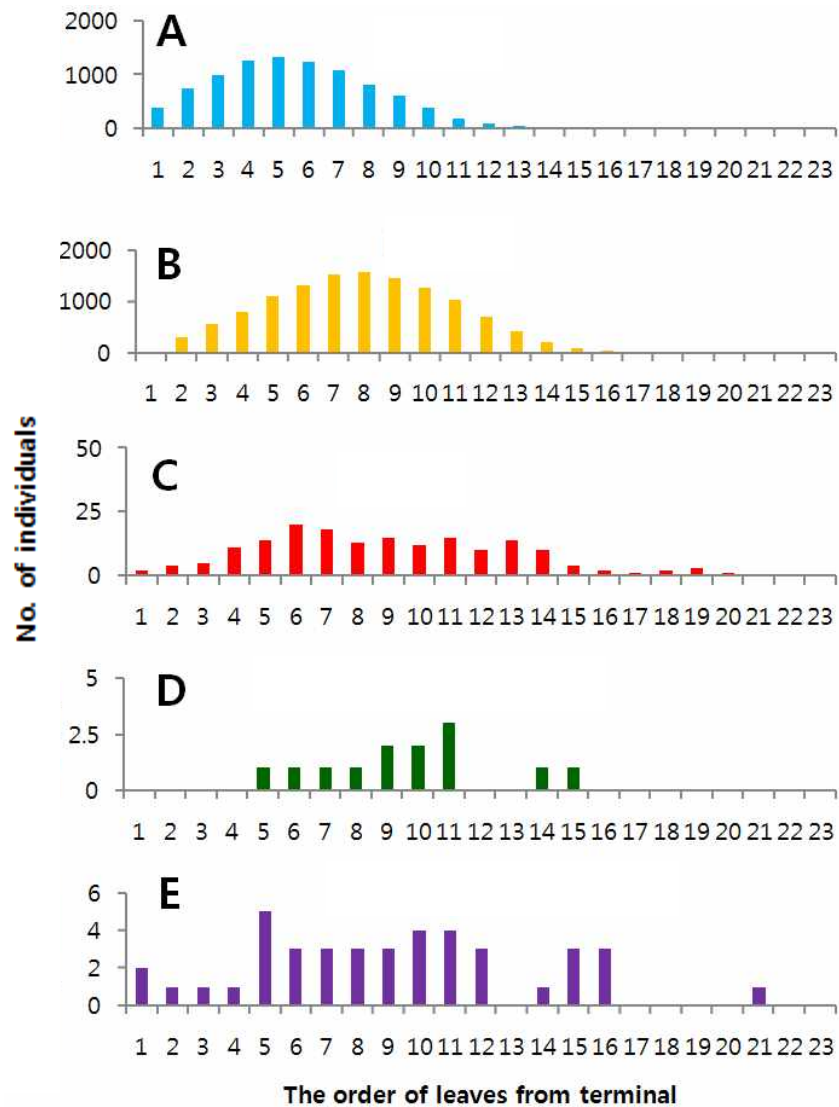


Fig. 2. Abundances of each stage of *Phyllocnistis citrella* and parasitoids by the leaf's order from shoot terminal, which are based on total populations found in 100 shoots from 10 trees sampled 26 times weekly between late April and mid October in 2015; A: Eggs, B: Larvae, C: Pupae, D: Pupae emerged to adults and E: Parasitoids.

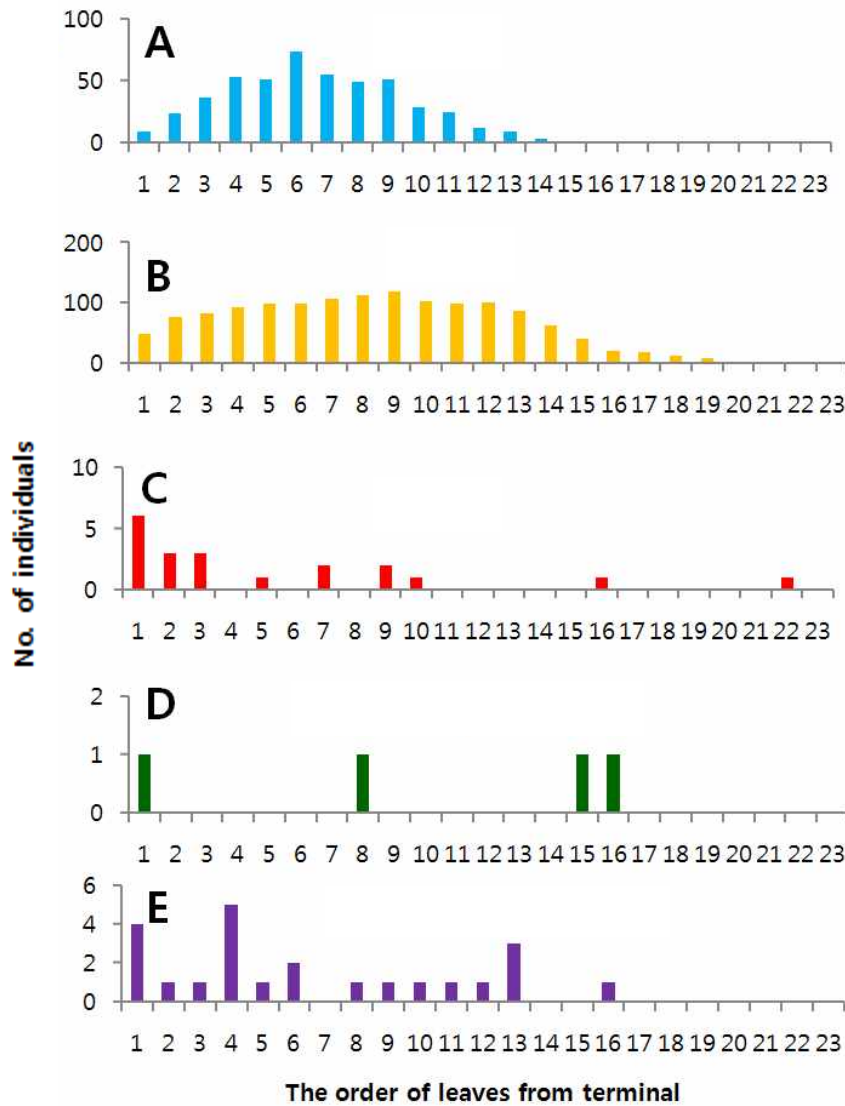


Fig. 3. Abundances of each stage of *Phyllocnistis citrella* and parasitoids by the leaf's order from shoot terminal, which are based on total populations found in 10 shoots from 5 trees sampled 29 times weekly between late April and late October in 2016; A: Eggs, B: Larvae, C: Pupae, D: Pupae emerged to adults and E: Parasitoids.

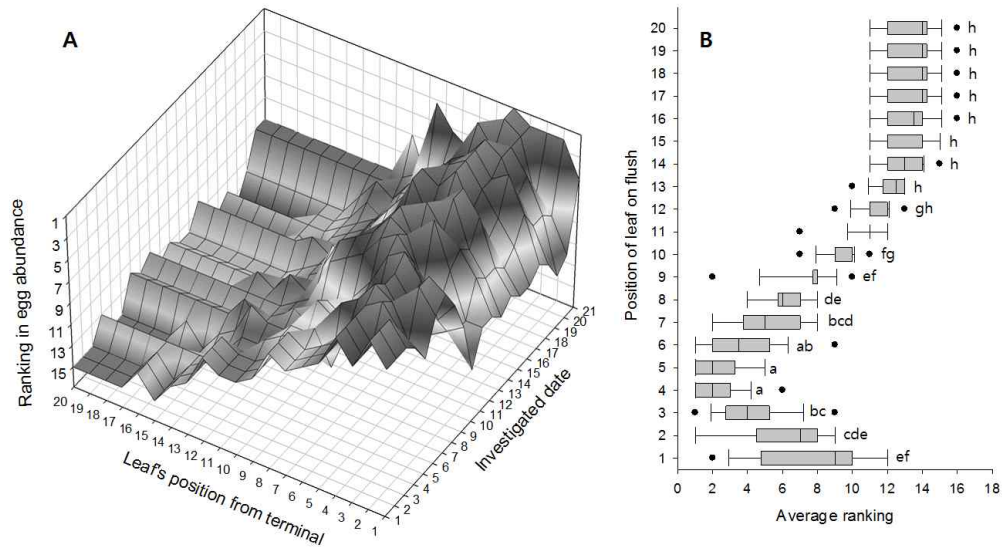


Fig. 4. Ranking profiles of leaves in the ranked abundance of *Phyllocnistis citrella* eggs in 2015. A = Changes in ranking of each leaf by seasons (investigated date 1 = 5/21, 2 = 6/6, 3 = 6/13, 4 = 6/19, 5 = 6/27, 6 = 7/4, 7 = 7/11, 8 = 7/18, 9 = 7/25, 10 = 8/1, 11 = 8/8, 12 = 8/15, 13 = 8/24, 14 = 8/31, 15 = 9/7, 16 = 9/14, 17 = 9/21, 18 = 9/28, 19 = 10/5, 20 = 10/12, 21 = 10/19). B = Average ranking during whole seasons. Bars with same letters are not significantly different by Tukey test at $P = 0.05$ ($df = 19, 340$; $F = 91.02$; $P = 0.0001$). The box plots indicate the median, 10th, 25th, 75th and 90th percentiles.

3. 님(Neem)과 고삼 기반의 식물성살충제가 귤굴나방 및 기생봉 천적의 발생에 미치는 영향

3-1. 서론

주로 잎에 굴을 만들어 피해를 주는 귤굴나방 *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae)은 노지 감귤인 경우 7월 하순 이후 여름순과 가을순에 피해를 주고(Song and Kang., 2006), 피해 부위로 감귤 궤양병 병원균이 침입하여 과원에 궤양병의 발생을 촉진(Hill, 1918)하므로 농가에 방제비용의 부담을 주고 있다. 특히 귤굴나방은 만감류(한라봉) 비가림재배에서 신초의 생장을 불량하게 하여 과실의 품질을 저하시키므로 철저한 방제대상 해충이기도 하다. 또한 무농약 등 친환경재배에서는 아직 효과적인 방제법이 제시되어 있지 않은 실정이다. 본 실험은 기계유제와 고삼 및 님 기반의 제형화된 약제의 귤굴나방에 대한 방제효과를 검토하고, 친환경 재배농가에서 이들 약제를 활용한 귤굴나방 방제방안을 제시하고자 수행하였다.

3-2. 재료 및 방법

3-2-1. 감귤원

본 실험은 제주특별자치도 서귀포시 남원읍 위미 1254 온주감귤원(재식간격 2.3×2.3 m)에서 실시하였다. 약 8년 수령으로 새순을 확보하기 위하여 2013년 7월 4일 전정하고, 균일한 새순을 확보하기 위하여 7월23일 먼저 나와 옷자란 새순을 제거하였다.

3-2-2. 처리내용

무처리(물)를 포함하여 4처리 5반복으로 실시하였으며 감귤나무 1주를 1반복으로 취급하였다. 처리내용은 (A) 기계유 유제 150배, (B) 기계유 유제 150배 + 고삼(보검 1000배), (C) 기계유 유제 150배 + 님 (푸른꿈 1,000배), (D) 무처리(농업용수)와 같았다. 고삼 및 님 처리구는 모두 제형화된 제품을 사용하였다. 약제

희석액을 배부식 분무기(한일분무기, 모델 HS-310 S/TB, 용량 17ℓ, 상용압력 4.2kg/cm², 분당 분사량 1.7ℓ)를 이용하여 반복 당 약 10리터의 약량으로 수관전체에 살포하였다. 약제처리는 7일(1주일) 간격으로 연속하여 3회 살포하였다(1차 2013. 8. 1, 2차 2013. 8. 8, 3차 2013. 8. 15).

3-2-3. 효과조사

약제처리 후 굴굴나방의 발생조사는 각 반복별 5개 신초를 채취하여 실시하였다(3회 조사 : 1차 2013. 8. 8, 2차 2013. 8. 15, 3차 2013. 8. 22). 채취한 시료는 지퍼백(25cm×30cm)에 밀봉하여 4~5℃ 냉장고에 보관하면서 해부현미경을 이용하여(Nikon SMZ645, 8~50x) 조사하였다. 신초 당 총 엽수를 기록하고 피해 일별 굴굴나방 갱도수를 조사하였다. 또한 갱도 안에서 생존한 유충수, 기생당한 유충수, 번데기에 성공한 유충수, 기타 사망한 유충수를 기록하였다. 사망한 유충은 번데기로 된 흔적이 없으면서 유충이 존재하지 않고 갱도 부위가 검게 변색된 경우를 포함하였다.

3-2-4. 자료분석

결과 자료(잎 당 갱도수, 유충수, 천적 기생률, 유충사망률, 시기별 유충수, 시기별 기생률, 조사시기별 미상 사망률)에 대하여 분산분석(ANOVA)을 실시하였으며 평균간 비교는 Tukey-검정을 이용하였다. 분석자료 중에서 갱도수 및 생존 유충수는 $x+0.5$ 의 제곱근 변환 후 분석하였고, 기생율 및 사망률 자료는 분석 전 각도변환(arsine)시켰다.

3-3. 결과

1차 약제처리(8월 1일) 후 조사(8월 8일 조사)한 굴굴나방의 잎 당 갱도수 및 유충수, 천적 기생률, 그리고 유충사망률(사망요인 미상)은 Table 5과 같았다. 잎 갱도수는 처리별 통계적으로 유의하게 차이가 있었으며($F = 17.35$, $df = 3, 15$, $p = 0.0001$), 기계유유제 단독처리와 무처리구에서 고삼 또는 님 처리구에 비하여

많았다(고삼과 님 처리구는 기계유유제 150배가 혼합 처리되었음, 이하 고삼 또는 님 처리구로 표현함). 생존 유충수는 기계유유제 단독처리와 무처리구에서 높았으며 고삼 또는 님 처리구는 아주 낮았다($F = 26.07, df = 3, 15, P = 0.0001$). 기생률은 무처리구에서 가장 높았으며 다른 처리구에서는 매우 낮았다($F = 48.68, df = 3, 15, P = 0.0001$). 유충사망률은 님 처리구에서 가장 높았으며 기계유유제 단독처리 및 고삼 처리구에서는 낮았다($F = 3.96, df = 3, 15, P = 0.0289$). 무처리구에서는 유충사망률이 낮았으나 님 처리구와 통계적 차이가 없었다.

2차 약제처리(1차 8월 1일, 2차 8월 8일) 후 조사(8월 15일 조사)한 굴굴나방의 잎 당 갱도수 및 유충수, 천적 기생률, 그리고 유충사망률(사망요인 미상)은 Table 6와 같았다. 굴굴나방의 잎 당 갱도수 및 생존 유충수는 1차 조사시와 비슷한 경향을 보였다(갱도수: $F = 54.36, df = 3, 15, P = 0.0001$; 생존 유충수 : $F = 6.65, df = 3, 15, P = 0.0040$). 기생률은 기계유제 단독처리 및 무처리구에서 여전히 높았다($F = 46.15, df = 3, 15, P = 0.0001$). 유충사망률은 님 처리구에서 90% 이상으로 가장 높았으며, 무처리구와 기계유유제 단독처리구에서 그 다음으로 높았고, 반면 고삼처리구에서는 낮았다($F = 33.85, df = 3, 15, P = 0.0001$).

3차 약제처리(1차 8월 1일, 2차 8월 8일, 3차 8월 15) 후 조사(8월 22일 조사)한 굴굴나방의 잎 당 갱도수 및 유충수, 천적 기생률, 그리고 유충사망률(사망요인 미상)은 Table 7과 같았다. 굴굴나방의 잎 당 갱도수 및 생존 유충수는 모두 기계유유제 단독처리구 및 무처리구에서 높은 경향을 보였다(갱도수: $F = 103.22, df = 3, 15, P = 0.0001$; 생존 유충수 : $F = 5.89, df = 3, 15, P = 0.0066$). 기생율은 님 처리구를 제외하고는 차이가 없었으며 6~13% 범위에 있었다($F = 4.04, df = 3, 15, P = 0.0258$). 유충사망률은 처리별 다양하였으나 통계적 차이는 없었다($F = 1.08, df = 3, 15, P = 0.3857$).

3-4. 고찰

갱도수, 시기별 유충수, 시기별 기생률 및 조사시기별 미상 사망률자료를 조사 시기별로 나타내면 각각 Fig. 5, Fig. 6, Fig. 7, 및 Fig. 8과 같았다

잎 당 갱도수는 굴굴나방의 감굴 잎에 대한 피해정도를 나타내는 지표라 할

수 있다(Fig. 5). 님 또는 고삼과 기계유유제(150배) 혼합처리(7일 간격 3회)는 굴굴나방 피해(깡도수)를 방지하는데 효과적이었다. 반면, 기계유유제(150배) 단독 처리는 무처리보다는 깡도수가 낮았으나 유의한 효과가 없었다(Table 5~7).

님 처리구에서 깡도수는 1차 조사에서는 나타났으나(매우 낮은 수준), 3차 조사에서 거의 무시할 수 있는 수준이었다. 이는 어린잎의 초기 피해는 상처 주피가 발달되면서 회복되는 현상 때문으로 보인다(Albrigo, 1986). 이러한 보상현상은 친환경 굴굴나방 방제시 유용하게 작용할 수 있다. 즉, 약간의 피해를 감수할 수 있으므로 잔류효과가 다소 떨어지는 친환경 약제의 살포간격을 좀 더 넓힐 수 있는 여유가 생긴다.

처리별 살아있는 굴굴나방 유충수는 고삼 또는 님 처리구에서 지속적으로 낮게 유지되었다. 기계유유제 또는 무처리구에서는 초기(1차 조사)에는 높았으나 시간이 지날수록 낮아졌다(Fig. 6). 이런 현상은 이 두 처리구에서 기생률이 높았기 때문으로 해석된다(Fig. 7). 고삼 또는 님 처리구에서 기생률이 낮게 형성되었는데, 이는 약제의 영향도 있었겠지만, 살아있는 굴굴나방 유충의 밀도가 낮았기 때문에 천적의 기능반응(functional response)으로 인한 영향을 받은 것으로 보인다.

기계유유제는 피복질식이나 접촉독성에 기인하여 살충작용을 일으키는 약제(Tomlin, 2013)로 오래전부터 감귤해충에 대하여 기계유유제의 방제효과가 종합적으로 평가되었다(DeOng et al., 1927). 하지만, 굴굴나방 유충은 잎 표피층 아래서 보호를 받고, 또한 번데기는 잎 가장자리 말린 부분으로 보호되어 있어서(Raga et al., 2001) 기계유유제로 방제가 쉽지 않을 수 있다. 본 연구에서도 기계유유제의 직접적 방제효과는 무처리와 차이가 없었다. 한편, Amiri-Besheli(2011)는 비티 1,000배 살포시 굴굴나방 살충률은 약 38% 이었고, 기계유유제 1,000배를 희석했을 때 살충률이 54%로 증가하다고 보고하였다. 즉 기계유유제는 계면활성제로 작용하여 표면장력을 줄이기 때문에 깡도의 들떠있는 표피층 밑으로 비티(Bt)가 침투(보통 기공을 통하여 침투함)를 용이하게 할 수 있는 것으로 보고 있으며(Shapiro et. al., 1998), 일반적으로 식물추출물에 기계유유제(mineral oil)를 혼합하는 경우 식물표면에 부착력과 침투력을 증진시키는 것으로 알려져 있다(Bogran et al., 2006).

따라서 본 연구의 기계유유제 혼합처리는 고삼과 님의 살충효과를 증가시켰을 것으로 생각된다. 굴굴나방에 대한 고삼의 살충효과는 세계적으로 평가된 바 없는데, 본 연구결과로 볼 때 님과 비슷한 방제효과를 보이는 것으로 보인다. 기타 굴굴나방에 대하여 살충비누와 마늘추출물 250~500배 내외는 3일후 각각 66%와 43%의 살충률을 나타냈고, 고추 추출물도 산란을 방지하는 효과가 있는 것으로 보고되었다(Amiri-Besheli, 2011).

반면, 님제(아자디락틴 60ppm)는 굴굴나방 방제에 효과적인 것으로 알려져 있다(Howard, 1993). Mckenna et al.(2013)은 님오일(a.i. 30%) 희석액(0.1 µl/100 ml)은 굴굴나방 유충에 대하여 88%의 포장 방제가를 보였다고 하였다. 본 연구에서도 님을 주원료로 한 약제가 우수한 방제효과를 보였다.

아자디락틴(azadirachtin)을 주성분으로 하는 님제는 탈피억제, 섭식억제, 산란기피 등 다양한 작용기작으로 해충의 발생을 억제하는 비신경독성의 식물성 살충제이다(Krauss et al., 1987; Mordue et al., 1993; Mordue and Nisbet, 2000). Villanueva-Jimenez and Hoy(1998)는 굴굴나방 포식 기생자 *Ageniaspis citricola*에 대한 약제들의 독성등급을 평가하면서 님제(아자디락틴), 오일류(oil) 또는 님제+오일을 저독성으로 분류하였듯이 님제는 생물적 방제와 호환적으로 사용할 수 있다. 본 연구에서 굴굴나방 기생성 천적의 직접적 기생과 기주섭식으로 추정되는 사망률이 나타났는데, 천적상을 교란시키지 않는 친환경 방제체계가 요구된다.

굴굴나방 유충의 주 사망요인 중 하나는 기생봉의 기주섭식으로 나타날 수 있다(Foelkel et al., 2009). 무처리와 기계유유제 단독처리구에서 2차 조사시기부터 높은 유충사망이 발생되었는데, 기생봉 성충의 섭식에 의한 결과 외에는 다른 요인을 찾기 어렵다. 고삼 처리구에서도 3차 조사에서는 높은 유충 사망률을 보였다. 고삼 또한 식물조직 침투능력이 미흡한 약제로 조직 속에 있는 유충을 직접 살충시켰다고 볼 수 없기 때문에 기생봉의 기주섭식이 활발하게 일어났던 것으로 보인다. 님의 경우는 침투성이 우수한 약제(Schmutterer, 1990)로 1차 및 2차 조사시 나타난 높은 유충 사망률은 약제 침투효과 및 기생봉의 기주섭식 효과가 복합적으로 나타난 것으로 판단된다.

종합적으로 판단하면, 님과 고삼 등 친환경 약제는 천적과 상호작용을 통하여

굴굴나방 피해를 효과적으로 방지할 수 있었다. 반면, 기계유유제 단독처리는 굴굴나방에 대한 직접적인 방제효과가 미흡하였기 때문에 굴굴나방 피해를 방지하기는 어려웠다. 다만, 기계유유제가 기생봉에 의한 굴굴나방 생물적 방제 체계를 심하게 교란시키지 않기 때문에 후세대의 피해는 감소될 수 있을 것으로 보인다. 또한 기계유유제는 식물성 추출물을 조직 속으로 침투시키는 역할을 하므로 보조제로 이용이 가능할 것이다. 기타 기계유유제 잔류층은 굴굴나방 산란을 감소시키며(Dias et al., 2005), 이 효과는 살포농도와 회수(Beattie et al., 1995; Smith et al 1997), 기타 성분의 탄소수(25개)에 따라 좌우된다(Liu et al., 2001). 기계유유제를 보조제로 사용하는 경우 본 연구와 같이 고농도인 150배는 불필요하며 기존 연구에서와 같이 1,000배 내외이면 제 역할을 할 것으로 보인다.

본 연구는 감귤 신초의 발생을 계획적으로 균일하게 조성하고 수행한 실험이기 때문에 신초 발생의 변이가 큰 실제 재배상태와는 차이가 있을 수 있다. 향후, 굴굴나방의 기생봉 천적, 신초발생 등과 관련하여 약제방제체계를 어떻게 배치해야하는지 살포시기와 횟수 등에 측면에서 다양한 포장검토가 있어야 할 것으로 생각된다. 그 때까지 본 연구결과는 친환경 감귤재배에서 친환경 자재를 이용한 굴굴나방 방제체계의 기본 방향을 제공할 것이다.

Table 5. Citrus leaf damage caused by *Phyllocnistis citrella* and the activity of natural enemies in plots with different spray chemicals after the 1st spray; investigated on August 8, 2013

Treatment ¹⁾	No. mines per leaf	No. alive larvae per leaf	Mortality (%) by causing factor	
			Parasites	Unknown ³⁾
A	1.6 ± 0.28a ²⁾	1.3 ± 0.22a	0.6 ± 0.27b	12.5 ± 5.56b
B	0.2 ± 0.06b	0.1 ± 0.06b	0.0 ± 0.00b	22.2 ± 11.52b
C	0.1 ± 0.06b	0.0 ± 0.01b	0.0 ± 0.00b	76.2 ± 19.18a
D	1.3 ± 0.25a	0.8 ± 0.12a	8.5 ± 1.55a	27.1 ± 7.13ab

¹⁾ A: Machine oil 150x, B: Machine oil 150x + Gosam (*Sophora angustifolia*), C: Machine oil 150x + Neem (*Azadirachta indica*), D: Water.

²⁾ Means with same letters in a column are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (No. mines per leaf, $F = 17.35$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$; No. alive larvae per leaf, $F = 26.07$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$; Parasites, $F = 48.68$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$; Unknown, $F = 3.96$, $df = 3, 15$, $P = 0.0289$).

³⁾ No available data for the mortality.

Table 6. Citrus leaf damage caused by *Phyllocnistis citrella* and the activity of natural enemies in plots with different spray chemicals after the 2nd spray; investigated on August 15, 2013

Treatment ¹⁾	No. mines per leaf	No. alive larvae per leaf	Mortality (%) by causing factor	
			Parasites	Unknown
A	1.3 ± 0.24a ²⁾	0.3 ± 0.11a	17.3 ± 3.16a	62.1 ± 4.63b
B	0.0 ± 0.03b	0.0 ± 0.02b	0.0 ± 0.00b	6.7 ± 6.67c
C	0.1 ± 0.02b	0.0 ± 0.00b	0.0 ± 0.00b	93.3 ± 6.67a
D	1.9 ± 0.14a	0.3 ± 0.05a	19.7 ± 3.91a	66.6 ± 3.19b

¹⁾ A: Machine oil 150x, B: Machine oil 150x + Gosam (*Sophora angustifolia*), C: Machine oil 150x + Neem (*Azadirachta indica*), D: Water.

²⁾ Means with same letters in a column are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (No. mines per leaf, $F = 54.36$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$; No. alive larvae per leaf, $F = 6.65$, $df = 3, 15$, $P = 0.0040$; Parasites, $F = 46.15$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$; Unknown, $F = 33.85$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$).

Table 7. Citrus leaf damage caused by *Phyllocnistis citrella* and the activity of natural enemies in plots with different spray chemicals after the 3rd spray; investigated on August 22, 2013

Treatment ¹⁾	No. mines per leaf	No. alive larvae per leaf	Mortality (%) by causing factor	
			Parasites	Unknown
A	1.2 ± 0.12b ²⁾	0.2 ± 0.08a	9.5 ± 3.91ab	63.8 ± 6.42a
B	0.1 ± 0.04c	0.0 ± 0.01b	6.7 ± 6.67ab	80.0 ± 20.00a
C	0.0 ± 0.00c	0.0 ± 0.00b	0.0 ± 0.00b	40.0 ± 24.49a
D	1.9 ± 0.18a	0.2 ± 0.07ab	12.8 ± 2.73a	74.2 ± 3.98a

¹⁾ A: Machine oil 150x, B: Machine oil 150x + Gosam (*Sophora angustifolia*), C: Machine oil 150x + Neem (*Azadirachta indica*), D: Water.

²⁾ Means with same letters in a column are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (No. mines per leaf, $F = 103.22$, $df = 3, 15$, $P = 0.0001$; No. alive larvae per leaf, $F = 5.89$, $df = 3, 15$, $P = 0.0066$; Parasites, $F = 4.04$, $df = 3, 15$, $P = 0.0258$; Unknown, $F = 1.08$, $df = 3, 15$, $P = 0.3857$)

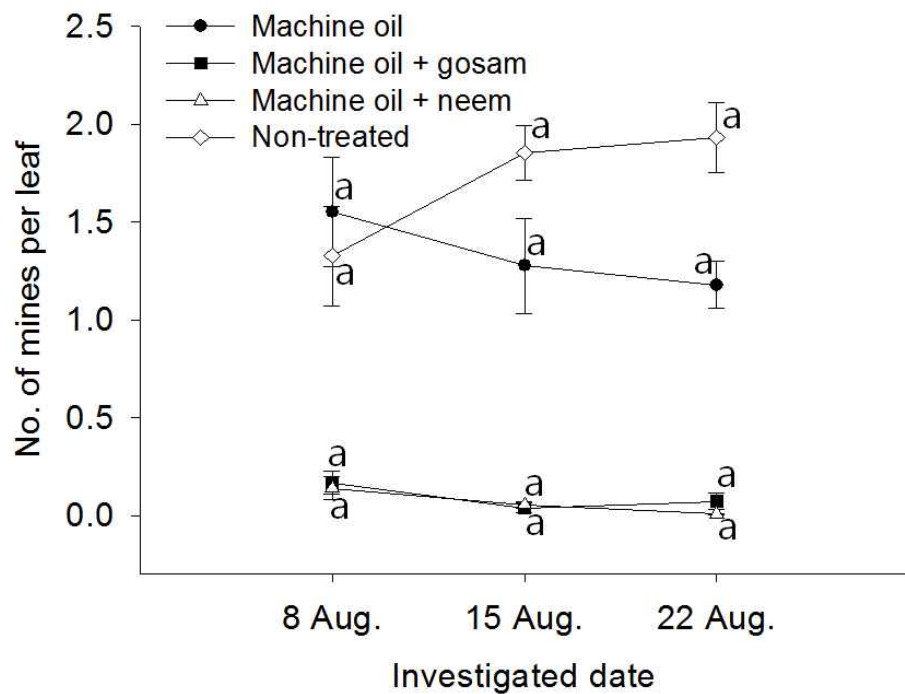


Fig. 5. The changes in the number of mines caused by *Phyllocnistis citrella* per citrus leaf. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (Non-treated, $F = 2.90$, $P = 0.0937$; Machine oil, $F = 0.54$, $P = 0.5941$; Machine oil + gosam, $F = 2.53$, $P = 0.1209$; Machine oil + neem, $F = 3.66$, $P = 0.0575$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7.

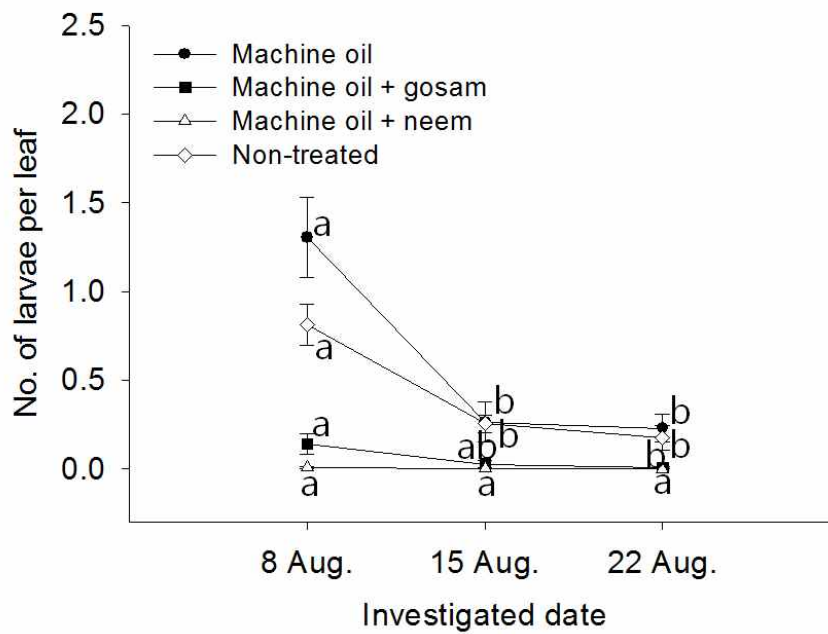


Fig. 6. The changes in the number of *Phyllocnistis citrella* larvae per citrus leaf. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (Non-treated, $F = 17.85$, $P = 0.0003$; Machine oil, $F = 14.42$, $P = 0.0004$; Machine oil + gosam, $F = 4.26$, $P = 0.0401$; Machine oil + neem, $F = 1.50$, $P = 0.2615$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7.

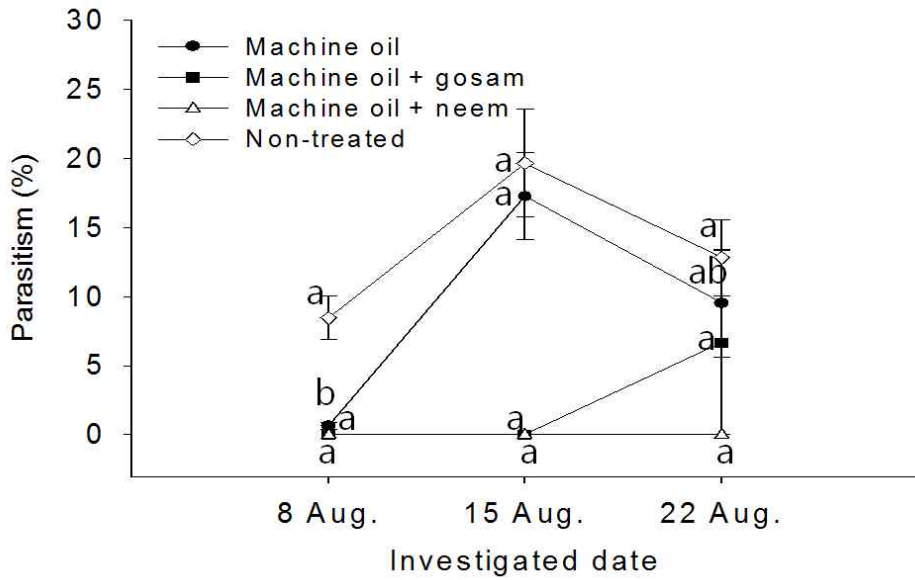


Fig. 7. The changes in the percentage of parasitism (unknown parasitic wasps) for *Phyllocnistis citrella* in citrus leaves. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (Non-treated, $F = 3.17$, $P = 0.0783$; Machine oil, $F = 10.14$, $P = 0.0026$; Machine oil + gosam, $F = 1.00$, $P = 0.3966$; Machine oil + neem, $F = 1.50$, $P = 0.2625$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7.

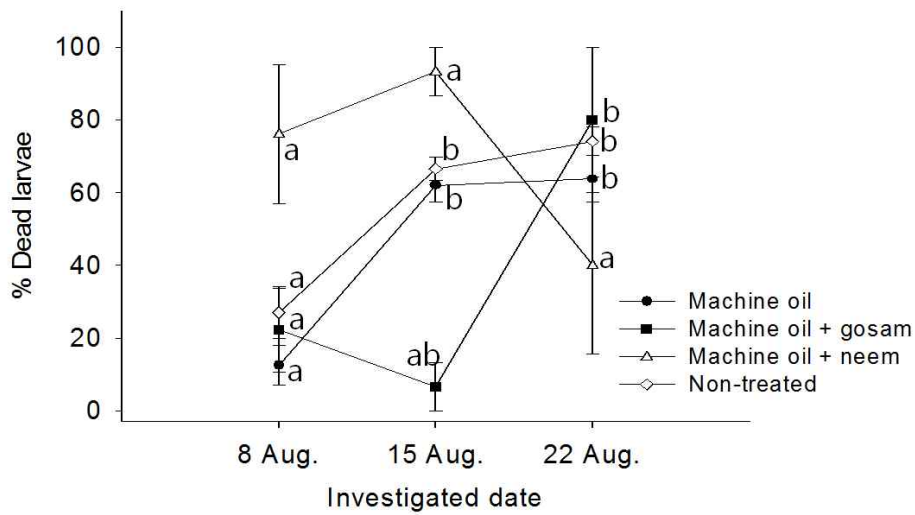


Fig. 8 The changes in dead larvae (%) of *Phyllocnistis citrella* caused by unknown factors in citrus leaves. The vertical bars on the figure indicate standard error. Means with same letters on the same plot are not significantly different by Tukey test at $p = 0.05$ (Non-treated, $F = 21.53$, $P = 0.0001$; Machine oil, $F = 20.22$, $P = 0.0001$; Machine oil + gosam, $F = 7.36$, $P = 0.0082$; Machine oil + neem, $F = 2.08$, $P = 0.1683$; $df = 2, 12$ in all cases). For the statistical significance among treatment, please see Table 5, 6 and 7.

4. 실험실에서 귤굴나방 온도발육 및 산란모형 매개변수 추정

4-1. 서론

귤굴나방(*Phyllocnistis citrella* Stainton)은 세계 여러나라에서 중요한 해충으로 인도와 동남 아시아에서 유래되었다(Stainton, 1856). 이 나방의 유충은 잎 표피를 뚫고 다니며 세포 수액을 먹고 잎 표면에 구불구불한 굴을 남긴다. 이후 이 해충은 어린잎을 공격하고(10~20mm 길이 : Vercher et al., 2008), 여러 마리의 유충이 하나의 잎에 침입 할 때 말리고 꼬인 증상을 일으킨 손상된 잎은 완전히 퍼지지 않는다(Heppner, 1993). 1990년대 귤굴나방은 미국, 멕시코, 터키로 퍼졌으며, 감귤나무의 새로운 해충이 되었다. 제주도에서는 귤굴나방이 1600년대부터 기록되었다(Paik, 1958). 보통 심하게 피해를 받은 신초(순)은 여름전정 때 제거되고 열매의 발육에 봄순과 여름순이 크게 관여하지 않기 때문에 그 동안 성목에서 귤굴나방의 경제적 손실이 적다고 여겨졌다. 따라서 화학적 방제는 다른 나라들에서와 마찬가지로 한국에서도 상처를 통한 궤양병의 침입을 막는 목적과 과수원 조성 시 어린 묘목에 한하여 실시하고 있다(Hill, 1918; Ando et al., 1985; Knapp et al., 1995). 그러나 최근에는 한라봉(*Citrus nobilis* × *C. sinensis* × *C. reticulata*)과 같은 만감류 재배 품종의 하우스 재배에서 귤굴나방의 집중적인 방제가 요구되고 있다. 이러한 재배 품종은 대과를 생산하기 위해 충분한 순과 잎을 필요로 한다. 이러한 방제 필요성에도 불구하고 귤굴나방의 개체군 관리 전략은 아직 정확하게 수립되지 않은 상태에 있다. 약제 살포 일정은 주로 달력식 결정에 의지 하는데 때때로 귤굴나방의 생물계절적 변화와 잘 일치하지 않는다.

귤굴나방의 개체군 증가는 신초 이용도와 적합한 기후 조건에 의해 크게 좌우된다. 기상 요인과 자원 이용 가능성은 각각 귤굴나방 개체군 크기에서 관찰된 변이의 약 64%와 53%를 설명 할 수 있는 것으로 알려져 있다(Greve and Redaelli, 2006). 지역의 기상 조건에 따른 연간 세대 수는 6에서 13 세대 사이로 변이가 크다(Sarada et al., 2014).

곤충 종의 개체군 모형은 다양한 기상 환경에서 계절발생 주기를 추정하는데 이용될 수 있다(Shaffer and Gold, 1985; Kim and Lee, 2010). 귤굴나방에 대한

개체군 모형이 있다면 방제 전략 수립에 유용할 것이다. 개체군 모형을 만들기 위해서는 온도 기반 발육 및 산란 구성요소의 모형이 필요하다(Kim and Lee, 2010). 그러나 Elekçioğlu and Uygun이 온도 발육 직선회귀식을 제공한 것 이외에는 귤굴나방의 개체군 모형을 구성하기 위한 온도 기반 모형은 아직 보고된 바 없다(Elekçioğlu and Uygun, 2004).

따라서 본 연구의 목적은 Elekçioğlu and Uygun(2004)에 의해 기존에 발표된 자료를 사용하여 귤굴나방의 개체군 모형 작성에 필요한 발육 및 산란과 온도 간 관계에 대한 기본적인 단위모형을 제공하는데 두었다. 또한, 귤굴나방의 발육 영점온도와 온량 상수, 그리고 온도와 내적 자연 증가율 사이의 관계에 의해 표현된 온도 적합성 곡선을 작성하였다.

4-2. 재료 및 방법

4-2-1. 온도발육 자료의 출처

귤굴나방의 온도 의존적 발육, 수명 및 산란에 관한 자료는 Elekçioğlu and Uygun 가 터키 Adana (N36°59' E35°17', see Appx. I. Table 2.) 실험실에서 행한 연구로부터 획득하였다(Elekçioğlu and Uygun, 2004). 이 실험은 15, 20, 25, 30 및 $35 \pm 1^\circ\text{C}$ 의 항온과 상대습도 (RH) $80 \pm 5\%$ 및 광주기 16L:8D에서 광귤묘목(*Citrus aurantium* L.)의 어린 잎을 먹여 기른 알, 애벌레 및 번데기의 발육뿐만 아니라 암컷의 수명 및 산란에 대한 자료들을 제공하였다. 또한 평균온도 30°C (범위, $25\sim 35^\circ\text{C}$)에서의 발육자료들을 제시하였다(Elekçioğlu and Uygun, 2004).

4-2-2. 온도 발육모형

발육률은 알, 유충 및 번데기의 발육기간(일 평균 값)의 역수로 표현하였다. 온도와 발육률간의 관계는 선형 및 비선형 방정식을 회귀분석하여 각 모형의 매개변수를 추정하였다. 매개변수를 추정하는 모든 경우에 TableCurve 2D프로그램(Jandel Scientific, 2002)을 사용하였다. 이 프로그램은 비선형회귀분석 전용의 상용 소프트웨어로 활용되고 있다.

사용한 자료는 15, 20, 25, 30 및 35°C에서의 발육기간으로 알 7.3, 5.4, 3.0, 2.8, 1.9일, 유충 21.0, 7.2, 5.3, 4.8, 4.1일, 번데기 23.9, 14.0, 7.7, 4.6, 4.0일 이었다 (Elekçioğlu and Uygun, 2004). 여기에 평균 온도 30°C (범위, 25~35°C)에서의 자료를 추가 하였는데 알의 경우는 2.6일, 유충 4.6일, 번데기 6.3일 이다. 또한 시리아에서 Abo Kaf et al.(2006)가 보고한 평균온도 28.77°C에서 알 6.3일, 유충 6.3일, 번데기 7.75일을 발육기간 자료에 추가 하였다.

선형 모형. 발육률과 온도 간의 관계를 모형화하기 위해 선형발육모형(식 1, Campbell et al., 1974)을 적용하였다. 추정 된 선형모형은 총 성충전단계(알, 유충, 번데기 발육기간을 합한 것)와 알, 유충, 번데기에 대한 발육영점온도(-b/a)와 유효적산상수(발육완료에 필요한 적산온도, Degree-days, 1/a)를 계산하기 위해 사용되었다. Elekçioğlu and Uygun (2004)의 자료에서 다섯 온도 점의 자료가 이용되었다.

$$r(T) = aT + b \quad \text{--- (1)}$$

여기서 $r(T)$ 는 T °C에서의 발육율(1/days), a 는 기울기, b 는 절편이다.

비선형 발육모형. 지금까지 곤충 발육율과 온도 사이의 관계를 기술하기 위해 다양한 방정식이 제시되었다(Kim et al., 2017). 자료와 가장 적합한 수식(모델)은 각 매개변수에 대한 t-검정 통계량($P < 0.05$), 결정 계수(R^2), 수정결정계수 (adj. R^2), 잔차자승합(Residual Sum of Square), Akaike 정보량기준 지수(AIC; Akaike Information Criterion : Akaike, 1974), Bayesian 정보량기준 지수(BIC; Bayesian Information Criterion : Schwartz, 1978), SABIC(Sample-size Adjusted BIC: Sclove, 1987) 등의 기준으로 결정하였다(the data were not provided). 알, 유충 및 번데기에 적합온도가 7개 온도 이었으므로 매개변수 6개 미만의 방정식만을 대상으로 평가하였다(see Appendix III).

수식의 선택에 있어서 먼저 매개변수의 t-검정 통계량이 통계적으로 유의하지 않은 수식(큰 표준오차의 매개변수)은 매개변수가 고정되지 않은 상태를 나타내

기 때문에 제외시켰다. 그 다음 R^2 (또는 수정 R^2)의 값이 높은 수식과 RSS 및 정보량 기준 (AIC, BIC 및 SABIC) 값이 낮은 수식을 대상으로 결정하였다 (Appendix III).

결론적으로 굴굴나방(알, 유충, 번데기)의 평균 발육률과 온도 간 비선형 관계를 설명하는 수식으로 Logan(Logan et al., 1976)의 방정식을 변형한 3개 매개변수를 갖는 Lactin et al.(1995) 모형을 선택하였다(see Appendix III).

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

여기서 $r(T)$ 는 대기 온도 T (°C)에서의 평균 발육률 이고, T_m 은 발육상한온도 열 최대 값이며, ΔT 는 상한 온도 부근에서 최우선적으로 발육붕괴에 영향을 미치는 온도 범위이며, ρ 는 효소가 촉매하는 임계 생화학적 반응에 대한 구성 값이다(Logan et.al., 1976; Damos and Savopoulou-Soultani, 2008).

4-2-3. 암컷 성충의 산란 구성 모형

곤충 종의 산란모형은 온도와 관련된 온도별총산란수, 연령별누적산란율, 연령별생존율 등 세 가지 하위 단위모델로 구성된다 (Curry and Feldman, 1987). 굴굴나방 암컷의 산란모형은 Kim and Lee (2003)의 방법을 사용하여 구축하였다. 각 단위모형의 매개변수는 TableCurve 2D (Jandel Scientific, 2002)를 사용하여 추정하였다.

암컷 성충의 수명완료율 모형. 굴굴나방 암컷의 평균수명은 15, 20, 25, 30, 35°C에서 각각 14.5, 11.2, 7.3, 6.6, 5.6일로 보고되었다(Elekçioğlu and Uygun, 2004). 모델링의 목적을 위해 평균 암컷수명의 역수(일)를 수명완료율로 간주 했다(Kim and Lee, 2015; Choi and Kim, 2016: 노화율 또는 성충발육률로 표현되기도 함). 이 모형은 암컷의 생리적 연령을 계산하는데 필요하다. 일반적으로 곤충 성충의 수명은 온도가 증가함에 따라 감소한다(Kang et al., 2015; Choi and Kim, 2016). 곤충은 특정 임계온도에서 사망한다. 따라서 우리는 Curry and

Feldman(1987)이 수정 한 Eyring 방정식 (Eyring, 1935)을 사용하였다.

$$r(T) = \phi \cdot T \cdot \exp(-\delta/T) \quad \text{---(3)}$$

여기서 $r(T)$ 는 온도 $T(^{\circ}\text{C})$ 에서의 수명완료율이고, ϕ 와 δ 는 매개 변수이다. 추정된 수명완료율 모형은 굴굴나방 성충 암컷의 생리적연령을 계산하는데 사용하였다. 출현(우화)일부터 n 일째까지의 성충의 생리적 연령 (px)은 다음 식을 사용하여 계산하였다(Curry and Feldman, 1987).

$$px = \int_0^n r(T_i) \approx \sum_{i=0}^n r(T_i)$$

여기서 $r(T)$ 는 성충이 출현 한 후의 i 번째 일의 온도 $T (^{\circ}\text{C})$ 에서의 수명완료율이다.

온도기반 총 산란수 모형. 굴굴나방 암컷의 평균 총 산란수는 15, 20, 25, 28, 30 및 35 $^{\circ}\text{C}$ 에서 각각 0, 29.6, 51.8, 57.1 , 48.6, 54.8개 이었다(Elekçioğlu and Uygun, 2004). Kim and Lee (2003)의 제안에 의해 총 산란수와 온도 사이의 관계는 극한 값 함수(Jandel Scientific, 2002)를 적용하였다.

$$f(T) = \omega \cdot \exp\left[1 + \frac{\epsilon - T}{k} - \exp\left(\frac{\epsilon - T}{k}\right)\right] \quad \text{---(5)}$$

여기서 $f(T)$ 는 온도 $T^{\circ}\text{C}$ 에서의 수명기간 동안 암컷이 생산 한 알의 총 수이고, ω 는 최대 산란 능력, ϵ 은 최대 산란능력이 일어난 온도, k 는 상수이다(Kim and Lee, 2003).

연령별 누적산란율 모형. 연령별 누적 산란율은 암컷의 생리적연령에 따른 일생동안의 잠재적 산란능력의 완료 비율을 나타낸다. 아래의 모형을 추정하기 위

해 두 개의 매개변수를 갖는 Weibull 함수를 적용하였다.

$$p(px) = 1 - \exp[-(px/\alpha)^\beta] \quad \text{---(6)}$$

여기서 $p(px)$ 는 암컷 성충의 생리 연령 px 까지 낳은 알의 누적 비율이고 α 와 β 는 상수이다. 항온에서 꿀굴나방의 일일 산란 빈도에 대한 원자료는 Elekçioğlu and Uygun(2004)가 제공 한 그래프(Fig. 2 in Elekçioğlu and Uygun, 2004)에서 디지털화 기술(Rohatgi, 2015; <http://arohatgi.info/WebPlotDigitizer>에서 사용 가능)을 사용하여 얻었다. 사용방법은 다음과 같다. 먼저 그래프의 스크린 샷을 WebPlotDigitizer 창에 입력한다. 그런 다음 축에 4개의 알려진 값을 할당하여 축을 보정한다. 마지막으로 그래프에서 수동으로 클릭하여 데이터 포인트를 지정하면 WebPlotDigitizer는 각 포인트의 정확한 좌표를 출력한다. 각 온도에서의 누적 산란율은 생리적 연령에 따라 낳은 일별 산란수를 누적하고, 각각을 총 알 수로 나누어 계산하였다. 생리적 연령은 각 년령을 평균수명으로 나누어 얻었다.

연령별 생존율 모형. 연령별 생존율은 갖 우화한 어떤 성충집단이 시간이 경과하여 어느 연령에 도달했을 때 살아 있는 개체수의 비율이다. 꿀굴나방 암컷 성충 생존곡선은 위에 기술 된 Elekçioğlu and Uygun (2004)의 논문에 기초하여 수치화되었다. Sigmoid 방정식을 이용하여 생리적 연령(px)에 의거해 꿀굴나방의 연령별 생존분포를 설명하는데 적합시켰다.

$$s(px) = \frac{1}{1 + \exp[(\gamma - px/\eta)]} \quad \text{---(7)}$$

여기서 $s(px)$ 는 생리적 연령 px 에서 살아 있는 암컷의 비율이고, γ 는 50% 생존에서 생리적 연령이며, η 는 적합 상수이다(Kim and Lee, 2003).

4-2-4. 산란 곡선

성충 집단(cohort)의 연령과 온도에 따른 일별 산란수를 추정하는 산란밀도

곡선은 온도별 총산란수 $[f(T)]$, 연령별누적산란율 $[p(px)]$, 연령별생존율 $[s(px_{i+1})]$ 의 단위모형을 사용하여 Kim and Lee (2003)의 방법으로 계산하였다.

즉 px_i 와 px_{i+1} 사이의 생리적연령 기간 동안 암컷이 산란한 알의 수는 다음 수식을 사용하여 계산하였다.

$$f(T) \cdot [p(px_{i+1}) - p(px_i)] \cdot \frac{s(px_i) + s(px_{i+1})}{2} \quad \text{---(8)}$$

4-2-5. 온도와 생명표 매개변수 내적자연증가율 r_m 과의 관계

생명표 매개변수에서 내적자연증가율 (r_m)은 무한한 자원을 가정한 상태에서 개체 당 잠재적 개체군 순간 성장율을 나타내며, 곤충의 전반적인 적합도에 대한 중요한 척도라 할 수 있다(Charlesworth, 1994). 내적자연증가율과 온도와의 관계를 나타내는 적합도 곡선은 곤충 개체군의 기후적합성을 평가하는데 사용할 수 있다(Frazier et al., 2006; Deutsch et al., 2008). 따라서, Elekçioğlu and Uygun(2004)가 제시한 내적자연증가율 자료인 15, 20, 25, 30 및 35°C에서 각각 0.0, 0.091, 0.204, 0.258 및 0.206을 사용하여 꿀굴나방에 대한 온도적합성 곡선을 제공하였다. Deutsch et al.(2008)이 제안한 Gaussian 함수(Taylor, 1981)를 적용하였다. 이 식은 최적온도에서 최대 내적자연증가율을 추정할 수 있는 장점이 있다(매개변수 참조).

$$r(T) = r_{\max} \cdot \exp\left[-\frac{1}{2}\left(\frac{T - T_{opt}}{\omega}\right)^2\right] \quad \text{---(9)}$$

여기서 $r(T)$ 는 공기 온도 $T(^{\circ}\text{C})$ 에서 r_m , r_{\max} 는 최적 온도 T_{opt} 에서 최대 r_m , ω 는 곡선의 형태를 조절하는 매개변수이다.

4-3. 결 과

4-3-1. 온도의존 발육모형

선형모형. 추정된 회귀모형은 모든 발육단계(결정계수 R^2 알 : $F = 57.9236$, $P = 0.0047$, 유충 : $F = 30.0251$, $P = 0.0093$, Pupae : $F = 106.4370$, $P = 0.0019$, 총계 : $F = 1006.86$, $P = 0.0001$, 모든 경우 $df = 1, 3$)에 대하여 통계적 유의성이 있었다. 온도와 발육률 사이에 선형회귀선 사용하여 발육영점온도는 알 8.8°C ($R^2 = 0.95$), 유충은 7.1°C ($R^2 = 0.92$), 번데기는 12.4°C ($R^2 = 0.97$)로 추정되었다(Table 8). 알, 유충 및 번데기의 적산온도 상수는 각각 52.6, 108.2, 88.9DD (degree-days, DD) 이었다,

또한 총 성충전 단계(알, 유충 및 번데기 종합)의 발육영점온도는 및 적산온도 상수는 각각 10.4°C 및 242.6DD로 추정되었다. 선형 회귀의 매개변수는 Table 8에 요약되어 있다.

비선형 모형. 꿀꿀나방의 각 령기에 대한 발육율과 온도 사이의 관계는 Lactin et al.(1995)모형에 매우 적합되었다. 결정계수 (R^2)는 모두 0.85보다 컸다(Table 9). 회귀 모형은 각 령기마다 통계적으로 유의했다(알 : $F = 48.7961$, $P = 0.0016$, $R^2 = 0.96$, 유충 : $F = 11.0831$, $P = 0.0234$, $R^2 = 0.85$, 용 : $F = 27.9418$, $P = 0.0045$, $R^2 = 0.93$, 모든 경우 $df = 2,4$). 추정된 곡선은 최적 온도까지 온도 증가에 따라 증가하였고 그 후 높은 온도 영역에서 감소하였다(Fig. 9). 추정된 매개변수 값은 Table 9에 나와 있다. 알, 유충 및 번데기에 대한 고온 임계온도(매개변수 T_{max})는 각각 53.5 , 44.6 및 44.7°C 로 추정되었다.

4-3-2. 산란모형 작성에 필요한 단위모형

성충 수명완료율 모형

성충 수명완료율(1/평균수명)은 Curry and Feldman(1987)에 의해 수정된 Eyring 방정식 (Eyring, 1935)에 잘 적합되었다(Fig. 10A). 회귀 모형은 통계적으로 유의 하였다($F = 111.8060$, $df = 1, 3$, $P = 0.0018$, $R^2 = 0.97$). 매개변수 값은 Table 10에 제시하였다. 이 모형은 꿀꿀나방 성충 암컷의 생리적 연령을 계산하는 식 4에 사용되었다.

온도별총산란수

총 산란수와 온도 간 관계는 극한 값 함수(Jandel Scientific, 2002)에 잘 적합 되었으면 통계적 유의하였다($F = 63.9099$; $df = 2, 2$; $P = 0.0154$, $R^2 = 0.98$)(Fig. 10B). 추정 된 매개변수는 Table 10과 같았다. 총 산란수 모형으로 추정 한 결과 암컷은 28.6°C(매개변수 ε)에서 약 59.5개(매개변수 ω)의 최대 산란수를 나타내었다.

온도별누적산란율

상이한 온도에서 얻은 누적산란곡선은 생리적 연령의 적용에 따라 서로 한 지점에서 잘 수렴하였다. 연령별 누적 산란율은 두 개 매개변수 Weibull 식에 잘 적합되었고(식 6, Fig. 10C), 통계적으로 유의하였다($F = 1,359.0$; $df = 1,50$; $P < 0.001$, $R^2 = 0.96$). 이 모형에서 총 알의 60%는 생리적연령 약 0.82(매개변수 α)에서 완료되었다(Table 10).

연령별 생존율

서로 다른 온도에서 얻은 생존곡선은 생리적연령의 적용에 따라 서로 잘 일치 하였다(Fig 10D). 생존과 성충 생리적연령 사이의 관계는 통계적으로 유의하였으며($F = 460.5940$, $df = 1, 43$, $P < 0.001$, $R^2 = 0.91$), Sigmoid 함수(식 7)로 잘 설명 되었다. 전반적인 생존곡선은 초기연령에서는 낮은 사망률을 보였고, 중간 연령 동안 급격히 감소하다가 후기에는 감소하는 양상을 나타냈다. 약 50% 사망률은 생리적연령 0.91(매개변수 γ)에서 나타났다(Table 10).

4-3-3. 산란 밀도 곡선

추정 된 산란 모형의 각 단위모형은 성충 집단의 연령과 온도에 따라 굴곡나 망의 산란밀도 곡선을 추정하는 데 사용되었다(Fig. 11). 곡선은 온도와 연령의 변화에 따라 뚜렷한 피크와 능선을 만들어 냈다. 능선의 높이는 온도의 증가에 따라 산란기간이 짧아지면서 최고점까지 도달하였다. 그 후 더 높은 온도에서는 수명이 더 짧아지면서 산란수도 급격히 하향하였다.

4-3-4. 온도별 내적자연증가율(r_m)로 표현된 온도적합성 곡선

온도에 따른 내적자연증가율은 Gaussian 방정식에 의해 잘 설명되었다(Fig. 12). 비선형 회귀 분석은 통계적으로 유의성이 있었다($F = 45.7610$, $df = 2, 2$, $P = 0.0214$, $R^2 = 0.98$). 매개변수의 모든 t-값은 $P < 0.05$ 에 위치함을 보여 주어(데이터는 제공되지 않았음) 추정된 매개변수는 통계적으로 매우 유의성 있었다. 추정된 매개변수(Table 11)에 따르면, 31.7°C (매개변수 T_{opt})에서 최대의 내적자연증가율 0.2792(매개변수 r_{max})가 나타났다.

4-4. 고 찰

4-4-1. 굴굴나방의 온도의존 발육과 산란

굴굴나방의 발육과 산란수에 미치는 온도의 영향에 관한 문헌은 많지 않다. Elekçioğlu and Uygun(2004)의 논문을 제외하고는 수명과 산란수 데이터를 이용할 수 없었다. 예멘에서 굴굴나방 알에서 성충까지의 발육기간은 20, 25, 30 및 35°C에서 각각 47.5, 39.7, 28.0 및 23.1일로 보고되었는데(Ba-Angood, 2009), 이것은 본 연구에서 사용한 자료 보다 약 2 배 더 길었다(Elekçioğlu and Uygun, 2004). 시리아에서 수행한 Abo Kaf et al.(2006)의 자료는 굴굴나방 알에서 성충까지의 발육기간이 28.77°C에서 16.6 일로 Elekçioğlu and Uygun (2004)가 보고한 30°C에서 12.2 일과 비슷하였다. 예멘 Aden의 평균온도는 28.2°C이고 터키 Adana의 평균온도 19.2°C인데(data obtained from WorldClim 1.4 database, <http://worldclim.org/>, Hijmans et al., 2005) (Appx. I Table 2.) 온도에 대한 예멘의 굴굴나방 개체군의 발육반응은 터키 개체군과 다른 것으로 보인다. 전자의 개체군은 그 지역의 더운 열대기후 조건에 적응했을 수 있다. 따라서 터키 개체군에 기초한 모델은 제주 굴굴나방의 개체군에 적합할 것으로 판단된다. 제주 기후는 온대에서 아열대성 기후대가 우세하다. 물론 터키는 제주보다 훨씬 건조한 지역이지만 굴굴나방은 잎 조직에서 대부분의 삶을 지내기 때문에 습도에 큰 제약을 받지 않을 수 있다.

4-4-2. 온도의존 발육모델 및 그 적용

최적의 수식선택을 위해 각 매개변수의 t-검정 통계를 먼저 적용하였다.. 잔차

제곱합(RSS), 결정 계수(R^2 및 수정 R^2) 및 정보지수(AIC, BIC 및 SABIC)와 같은 다양한 기준이 모형선택 과정에서 일반적으로 많이 사용된다(Burnham and Anderson, 2002; Roy et al., 2002; Kontodimas et al., 2004; Damos and Savopoulou-Soultani, 2008; Shi and Ge, 2010).

이것들 중에서 R^2 와 RSS는 매개변수의 수에 의존하고, 그러므로 더 많은 수의 매개변수를 가진 수식은 항상 더 좋은 적합성을 갖게된다. 반면에 수정 R^2 , AIC, BIC 및 SABIC는 매개변수에 독립적인 접근 방식이다. 그러나 이것들은 기본적으로 RSS(SSE) 또는 R^2 에서 유도된 것이기 때문에 매개변수의 견고성을 직접 평가할 수 없다. 매개변수의 SE(표준 오차)가 크다는 것은 신뢰구간이 넓어진다는 것을 의미하므로 매개변수가 고정되어 있지 않음을 나타낸다. 모형 결과가 매개변수 값의 변화에 영향을 받지 않기 때문에 통계적 유의성이 없는 개체군모형은 민감도 분석에 있어 취약할 수 있다. 본 연구에서 통계적 유의성에 의해서 세 개의 매개변수를 가진 Lactin 모델(Lactin et al., 1995)이 꿀굴나방의 모든 단계에 잘 맞았기 때문에 최종적으로 선택하였다(see Appendix III.).

본 연구에서 꿀굴나방 개체군 모형 작성에 필수적인 하위 단위모델의 대부분을 추정했다. 꿀굴나방의 산란 구성모형은 이 연구에 의해 제시되었고, Kim and Lee (2003)의 방법과 같이 일별(산란 밀도곡선) 산란수를 예측하기 위해 종합되었다. 곤충 산란모델의 기본 구조는 애초 3 가지 온도의존적 구성요소(총산란수, 연령별산란율 및 연령별생존율)을 사용하였다(Curry and Feldman, 1987). Kim and Lee (2003)는 복숭아심식나방(*Carposina sasakii* Matsumura)의 산란모형 구축에 이 구조를 적용하여 구현하는데 성공하였다. 또한 복숭아심식나방(*C. sasakii* Matsumura)의 개체군 모형에도 성공적으로 사용되었다(Kim and Lee, 2010). 본 연구에서 이전 연구자들에 의해 이미 증명된 산란모델의 논리적 구조를 사용했기 때문에 (Kang et al., 2015; Choi and Kim, 2016), 개발된 산란 구성요소 모형은 장래에 꿀굴나방의 개체군 모델링에 유리하게 작용할 수 있을 것이다. 개체군 모델링에서 또 다른 필수 모듈은 발육단계의 전이모형이다. 이 모듈은 발육율 모형과 발육기간분포 모형 등 두 개로 기본 모형으로 구성된다(Wagner et al., 1985; Curry and Feldman, 1987). 그러나 본 연구에서는 발육완료 빈도에 대한 가용 자료가 없었기 때문에 각 단계 별 발육기간분포 모형을 추

정할 수 없었다. 현재 평균 및 표준편차를 사용하여 발육기간분포 모형의 매개변수를 추정하는 방법을 개발하고 있다. 만약 발육기간분포 모형을 이용할 수 있다면, 발육모형과 쉽게 결합하여 굴굴나방에 대한 단계별 전이모형을 구축할 수 있다. 예비적으로 Weibull 함수(식 6)에 대한 임시 매개변수를 적용 할 수 있다. 즉, 전이 중심은 대략 생리적연령 1.0 (\approx 매개변수 α)에서 발생하며, 전환 폭은 10~15 사이의 매개변수 β 로 나타난다(Kim et al., 2001).

변온동물 종의 발육과 산란수에 영향을 미치는 주요 비생물적 요인은 온도로 알려져 있다 (Wagner et al., 1984; Curry and Feldman, 1987). 따라서 주로 온도 중심 모델을 작성하였다. 그러나 먹이자원(변수)의 이용 가능성과 같은 생물적 요인은 곤충 종의 개체수 증가에 필수적인 한계로 작용할 수 있다(Smith, 2005 : 7 장 참조). 굴굴나방의 발육을 위해서는 감귤신초 이용 가능성이 결정적인 요소이다(Greve and Redaelli, 2006). 따라서 감귤류 잎에서 발견되는 굴굴나방의 발육은 잎의 상태(잎의 나이)에 의존할 수 있다.

암컷의 산란부위 선택이 유충생존에 결정적이기 때문에 대부분의 산란은 길이가 10~25 mm인 잎에서만 일어난다(Vercher et al., 2008). Faeth(1985)는 기주식물 적합성이 굴굴나방 암컷이 잎에 알을 낳기로 결정하는 세 가지 주요 요인 중 하나라고 제안했다. 모든 모형은 모형이 나타내는 전체 시스템에 대한 단순화된 묘사이다. 현장 활용으로 사용되기 위해서는 시스템의 주요 핵심 사항을 표출할 수 있어야 한다(Jeffers, 1982). 감귤류의 기주식물 적합성에 대한 매개변수가 굴굴나방 개체군 모델에 필요하다고 판단된다. 다음 진행 중인 프로젝트의 목표는 이러한 요인을 정량적으로 매개변수화 하는 것이다. 현재 연구에서 굴굴나방의 개체군 모델링을 위한 필수적인 온도 중심 모델을 처음으로 개발하였다. 모형의 매개변수는 향후 계절별 기주식물 적합성 및 변온조건에 따른 개체군 동태를 모의하는 굴굴나방의 개체군 모형 작성에 유용하게 사용될 수 있다. 장차 이러한 개체군 모형은 감귤 과수원에서의 굴굴나방 관리전략 수립에 도움을 주는데 이바지할 것이다.

Table 8. Lower developmental thresholds (°C) and thermal requirements in degree-days (DD) for *P. citrella* eggs, larvae, pupae and total immature

Stage	Regression			Lower threshold temp. (°C)	Thermal constant (DD)
	Equation ¹⁾	df	R ²		
Eggs	$y = 0.01901x - 0.16752$	4	0.95	8.8	52.6
Larvae	$y = 0.00924x - 0.06552$	4	0.92	7.1	108.2
Pupae	$y = 0.01125x - 0.13903$	4	0.97	12.4	88.9
Total ²⁾	$y = 0.00412x - 0.04279$	4	0.99	10.4	242.6

¹⁾ $y = ax + b$, where y is the rate of development (1/day), b is the intercept, a is the slope, and x is the temperature (°C), Eggs: $F = 57.9236$; $P = 0.0047$, Larvae: $F = 30.0251$; $P = 0.0093$, Pupae: $F = 106.4370$; $P = 0.0019$, Total: $F = 1006.86$; $P = 0.0001$, $df = 1, 3$ in all cases.

²⁾ Total immature period combined of eggs, larvae and pupae.

Table 9. Parameter values of the non-linear developmental rate model for each stage of *P. citrella* at constant temperature¹⁾

Parameters	Eggs	Larvae	Pupae
ρ	0.1012 ± 0.03263	0.1118 ± 0.03901	0.1450 ± 0.04385
T_m	53.4548 ± 19.09853	44.5743 ± 8.60766	44.7052 ± 8.51794
ΔT	9.8023 ± 3.12232	8.90142 ± 3.06814	6.8888 ± 2.07547
R^2	0.96	0.85	0.93

¹⁾ Lactin model (Lactin et al., 1995) modified from Logan model (Logan et al., 1976) was applied with statistical significance (Eggs: $F = 48.7961$; $P = 0.0016$, Larvae: $F = 11.0831$; $P = 0.0234$, Pupae: $F = 27.9418$; $P = 0.0045$, $df = 2, 4$ in all cases).

Table 10. Estimated parameter values for adult female aging rate (1/longevity), temperature-dependent total fecundity, age-specific cumulative oviposition rate, and age-specific survival rate of *P. citrella*

Models	Parameters	Estimated	SEM	R ²
Female aging rate (1/longevity) ¹⁾	ϕ	0.0057	0.00062	0.97
	δ	3.1271	2.88042	
Temperature-dependent total fecundity ²⁾	ω	59.4870	3.09372	0.98
	ϵ	28.6272	0.75630	
	κ	8.2911	0.88108	
Age-specific cumulative oviposition rate ³⁾	α	0.8214	0.01487	0.96
	β	3.3085	0.26707	
Age-specific survival rate ⁴⁾	γ	0.9138	0.01872	0.91
	η	-0.14473	0.01689	

¹⁾ Eyring equation (Eyring, 1935) modified by Curry and Feldman (1987) was applied with statistical significance ($F = 111.8060$; $df = 1, 3$; $P = 0.0018$).

²⁾ Extreme value function (Jandel Scientific, 2002) was applied with statistical significance ($F = 63.9099$; $df = 2, 2$; $P = 0.0154$).

³⁾ The Weibull function (suggested by Kim and Lee, 2003) was applied with statistical significance ($F = 1,359.0$; $df = 1, 50$; $P < 0.001$).

⁴⁾ A sigmoid function (suggested by Kim and Lee, 2003) was applied with statistical significance ($F = 460.5940$; $df = 1, 43$; $P < 0.001$).

Table 11. Parameter values of a Gaussian model describing the relationship between intrinsic rate of increase and temperature in *P. citrella*¹⁾

Parameter	Estimated value	SEM	R ²
r_{\max}	0.2792	0.01840	0.98
T_{opt}	31.6837	1.07989	
ω	7.6218	1.08980	

¹⁾ The observed data points of r_m obtained from Elekçioğlu and Uygun (2004) were well fitted to the Gaussian model (Taylor, 1981) with statistical significance ($F = 45.7610$; $df = 2, 2$; $P = 0.0214$).

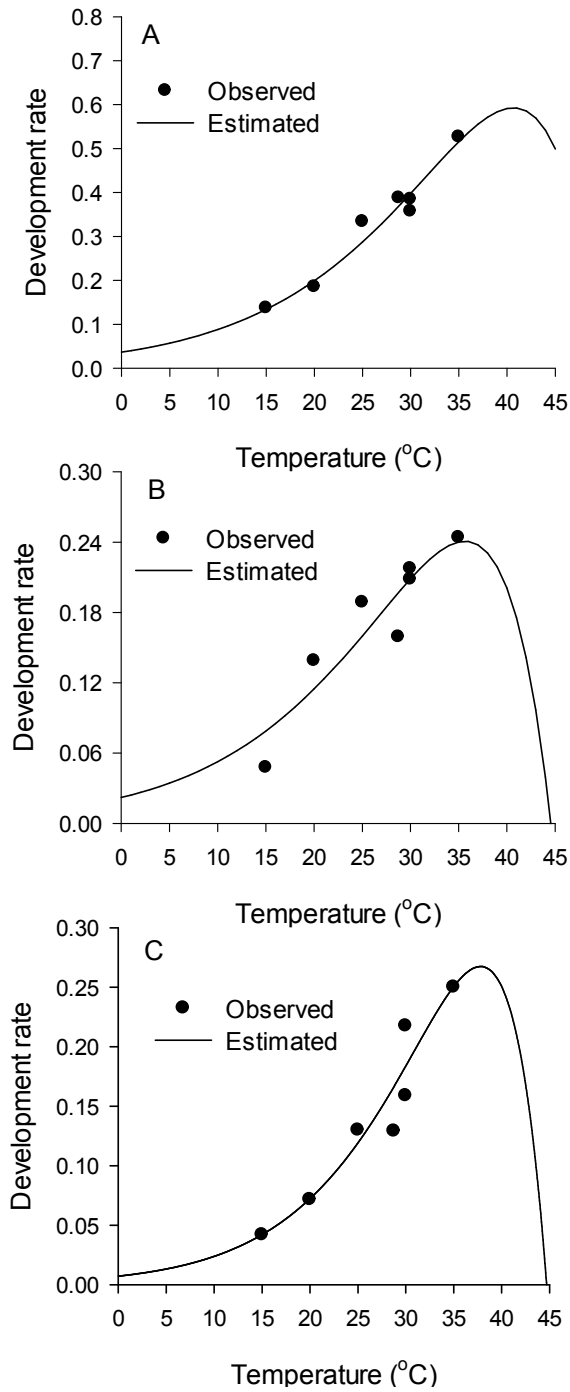


Fig. 9. Development rate (1/days) curve for eggs (A), larvae (B), and pupae (C) of *P. citrella* as a function of temperature.

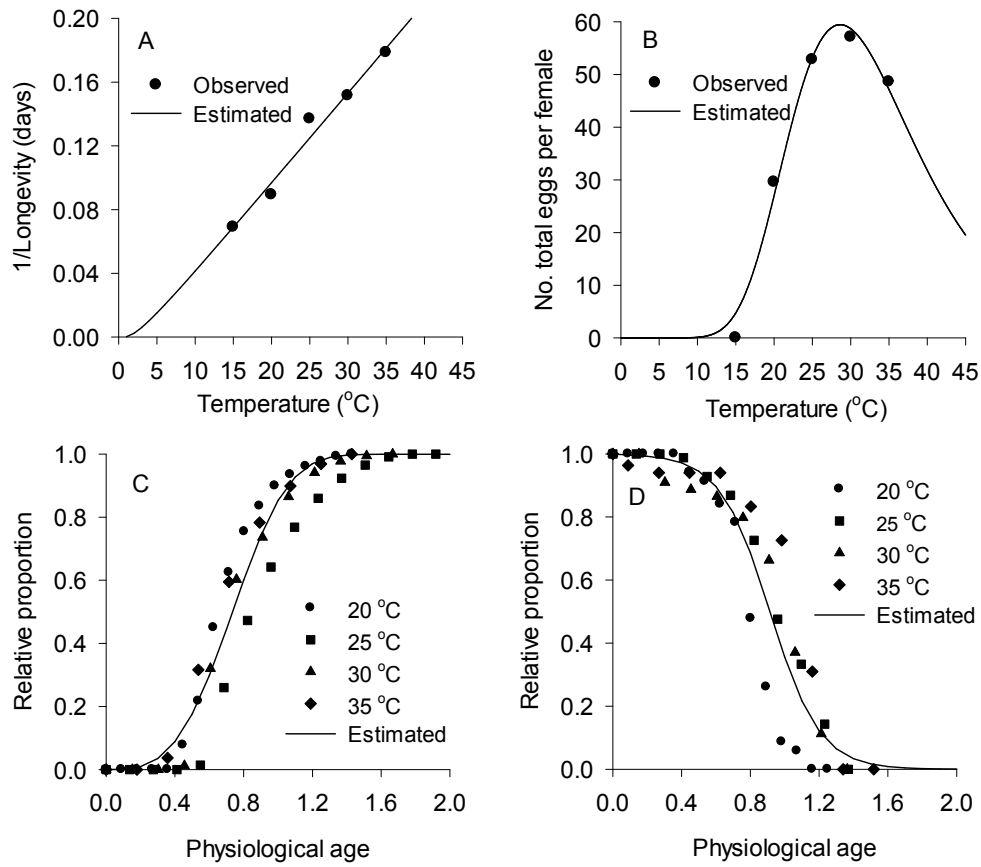


Fig. 10. Major components of oviposition model of *P. citrella* female adults. (A) Female aging rate curve, (B) Temperature-dependent total fecundity curve, (C) Age-specific cumulative oviposition rate curve, and (D) Age-specific survival rate curve.

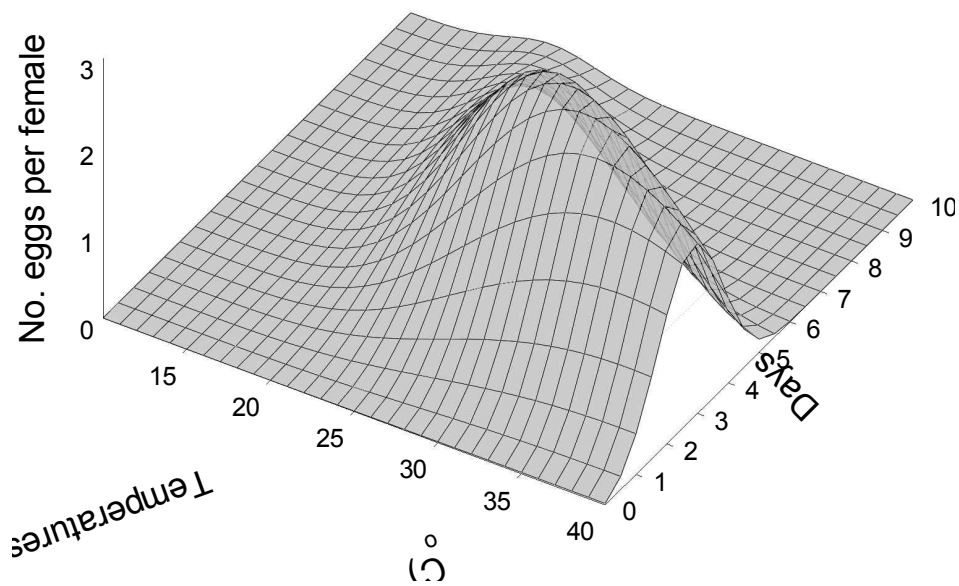


Fig. 11. Predicted oviposition density curves of *P. citrella* related to cohort age and temperature.

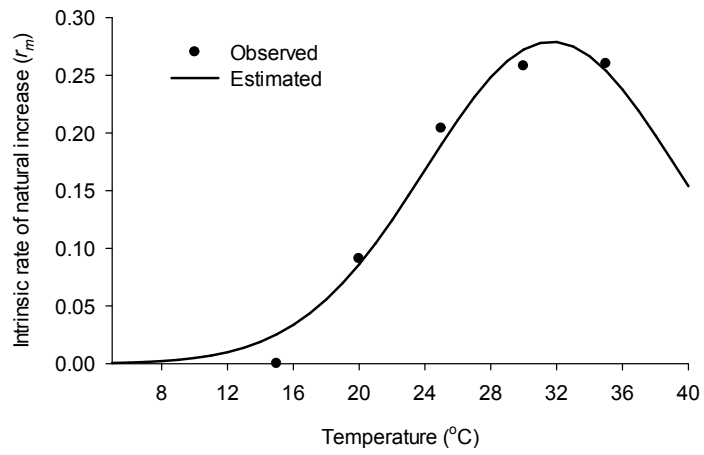


Fig. 12. The overall thermal fitness curves of *P. ctrella* expressed by r_m versus temperature. The observed data points of r_m were obtained from Elekçioğlu and Uygun (2004).

5. 귤굴나방 개체군 모형 작성 및 제주 감귤원에서 포장적합

5-1. 서론

귤굴나방은 전세계적으로 감귤류의 주요한 해충으로 취급되고 있으며, 1990년대 침입하여 처음 발생한 미국과 유럽 등 지역에서는 심한 피해로 경제적 손실을 유발하고 있다(Garcia-Marí et al., 2004). 이와 비하여 그동안 노지감귤을 주로 재배하던 제주에서는 크게 주목받는 해충은 아니었다. 다만, 유목기 수형을 망치지 않게 하거나 궤양병 예방(Hill, 1918)을 위하여 주로 방제를 실시하였다. 하지만, 최근 만감류(한라봉, 천혜향, 레드향 등) 비가림 감귤재배가 일반화되면서 귤굴나방의 방제 필요성이 강조되고 있다. 즉 만감류는 과실의 크기를 키우기 위하여 많은 잎이 필요하기 때문에 신초를 확보하는 것이 핵심기술 중의 하나이다(Hyun and Choi, 2017).

특히 귤굴나방은 아열대성 해충이고 고온에서 적합력이 증가하는 것으로 평가되고 있으므로(Kim et al., 2009) 온도를 높게 유지시키는 비가림 재배(즉 하우스형 온실재배)에서 더욱 문제가 될 것으로 예상된다. 하지만 아직 귤굴나방의 개체군 동태를 분석할 수 있는 기술이 개발되어 있지 않은 상태이다. 해충의 개체군 모형은 새로운 방제기술의 효과를 미리 시뮬레이션 하거나(Shaffer and Gold, 1985; Kim and Lee, 2010, 기후변화에 따른 영향 등을 평가하는 기반으로 사용할 수 있다(Kim et al., 2017). 따라서 본 연구는 다양한 환경조건에서 귤굴나방의 개체군 동태를 분석할 수 있는 생태계 모형의 근간이 되는 개체군 모형을 작성하고자 수행하였다. 온도발육 등 기상환경을 반영할 수 있는 모형뿐만 아니라 기주식물과의 상호작용을 분석할 수 있도록 신초발생모형을 반영하여 완성도를 높이고자 하였다.

5-2. 재료 및 방법

5-2-1. 모형의 개요

귤굴나방 개체군 모형을 Fig. 13과 같이 작성하였다. 모형 발육단계는 월동용과 월동성충, 알, 전기유충, 후기유충, 번데기, 성충 등 7단계로 구분하였으며, 각

발육단계 내에서 24시간(1일) 단위로 태어난 집단을 동일 연령집단으로 취급하여 배열하였다. 단, 겨울을 지낸 월동용과 월동성충은 생리적 연령이 동일한 단일집단으로 취급하였으며, 이 발육단계에서 모형이 시작된다. 전체 개체군 모형은 크게 발육단계 전이모형, 산란모형, 신초발육모형 및 성충활동모형 등 몇 개의 단위모듈로 구성되어 있다.

어떤 주어진 시간에서 각 집단은 두 개의 상태변수(state variable)로 나타낼 수 있다. 상태변수 $a_{ij}(t)$ 는 시간 t 에서 발육단계 i 에 속한 j 집단의 생리적 연령을 나타내며, 변수 $N_{ij}(t, a)$ 는 시간 t 에서 생리적 연령이 a 인 집단의 개체수이다. 모형의 출력값은 $N_i(t)$ 가 되며, 시간 t 에서 i 발육단계에 있는 각 집단을 합하여 전체 개체수를 출력한다.

모형의 구동에 영향을 미치는 물리적 환경요인은 온도와 바람 등 두 기상요인이 관여하는 것으로 가정하였다. 기타 기주식물과 천적 등 생물적 환경요인은 매개변수로 처리하여 반영하였다(이하 세부설명 참조). 모형의 연산은 24시간 단위로 이루어졌고, 사망은 다음 발육단계로 전이할 때 나타나는 것으로 처리하였다. 굴굴나방 성충 개체군의 이입이나 이출이 없는 것으로 가정하였고, 비상용 모델링 프로그램인 POPMODEL 1.5(Choi and Kim, 2016)를 이용하여 계산하였다(Patent IPC Registration No.: 1015784210000).

5-2-2. 기본 단위모형 및 상태변수

5-2-2-1. 산란모형과 산란수 추정

변온조건에서 암컷 성충의 생리적 연령의 계산에 필요한 암컷성충 노화율 모형($r(T)$)과 온도의존 산란관련 함수인 온도별 총산란수[$f(T)$], 연령별 산란율[$p(Px)$] 및 연령별 생존율($s(Px)$) 모형을 이용하여 포장조건에서 산란수를 추정하였다(Curry and Feldman, 1987; Kim and Lee, 2003).

연령별 산란율과 생존율 모형의 생리적 연령은 노화율 모형의 값을 누적하여 사용하였다. 결과적으로 생리적 연령 i 와 $i+1$ 기간동안 산란수는 다음과 같이 계산하였다(Kim and Lee, 2003).

$$f(T_{5dayi})[p(Px_{i+1}) - p(Px_i)] \frac{s(Px_i) + s(Px_{i+1})}{2}$$

성충의 산란은 당일의 온도뿐만 아니라 경험한 온도에 따라 영향을 받을 수 있기 때문에 당일(i 일)부터 이전 5일간의 평균온도 [$f(T_{5dayi})$]를 이용하여 총산란수를 추정하였다(Kim and Lee, 2013).

5-2-2-2. 발육단계 전이모형

알, 유충, 번데기 등 발육단계가 다음의 발육단계로 전이하는 과정을 추정하기 위해서는 각각의 발육모형 [$r(T)$]과 발육기간 분포모형 [$v(Px)$]이 필요하다. 이 때 발육모형은 발육이 완료되는 시기(정도)를 결정하며, 발육기간 분포모형은 어느 발육진행 시점에서 발육을 완료하는 개체들의 비율(확률)을 나타낸다(Wagner et al., 1985).

따라서 생리적 연령 i 와 $i+1$ 사이 동안 다음 발육단계로 전이되는 개체수는 다음과 같이 계산할 수 있다(예를 들어 알 발육단계의 경우, $E = \text{Eggs}$).

$$v(PxE_{i+1}) - v(PxE_i)$$

여기서 알의 생리적 연령은 $\sum_{i=1}^n r_E(T_i)$ 로 알의 발육모델 출력값을 누적하여 계산된다.

알과 용의 발육모형은 앞의 제 4장에서 추정된 모형을 사용하였다. 유충의 경우는 향후 방제시기 추정이나 사망률 등을 유충크기에 차등하여 적용할 수 있도록 하기 위하여 전기유충과 후기유충으로 세분화하여 발육모형을 재추정하였다. 즉 제 4장에서 사용한 자료에서 전체 발육기간의 42%를 전기약충(1+2령; Abo Kaf et al., 2006) 나머지를 후기약충으로 구분하였다. 같은 모형식에 적용한 결과 전기약충은 $\rho = 0.1333 \pm 0.03734$, $T_m = 41.4294 \pm 4.45418$, $\Delta T = 7.4547 \pm 2.04200$ ($df = 2, 4$; $F = 9.82$; $P = 0.0286$; $R^2 = 0.83$), 후기약충은 $\rho = 0.1117 \pm 0.03912$, $T_m = 44.5742 \pm 8.60736$, $\Delta T = 8.8867 \pm 3.04888$ ($df = 2, 4$; $F = 11.08$; $P = 0.0234$; $R^2 = 0.85$) 이었다.

발육기간 분포모형의 매개변수를 추정할 수 있는 원자료가 없는 상태이기 때

문에 평균과 표준편차를 이용하여 대체 추정하였다. 발육기간 분포모형의 수식으로 2개 매개변수를 갖는 Weibull 함수를 이용하였는데, 아래 식과 같이 변곡의 중심을 나타내는 매개변수 α 와 폭(기울기)을 조절하는 매개변수 β 로 구성되어 있다. 즉 매개변수 β 는 발육기간의 변이를 나타내는 표준편차와 밀접히 관련되어 있다.

$$v(px) = 1 - \exp[-(px/\alpha)^\beta]$$

평균(\bar{X})과 표준편차(s)를 이용 매개변수를 얻기 위하여 굴굴나방 발육기간은 정규분포를 따른다고 가정하고 Kim and Kim(2017 in submitted manuscript)의 방법에 따라 매개변수를 추정하였다. 즉 누적정규분포에서 표준편차 단위(표준단위 z_i) -2.576, -1.960, -1.0, -0.675, 0.0, 0.675, 1.0, 1.960, 2.576은 각각 0.5, 2.5, 16.87, 25.0, 50.0, 75.0, 83.13, 97.5, 99.5%의 확률 범위를 나타낸다(Sokal and Rohlf, 1981). 따라서 각 표준단위 ($i = 1$ to 9)에 해당되는 생리적 연령은 다음과 같이 계산할 수 있다.

$$px_i = \frac{\bar{X}_i + z_i s}{\bar{X}}$$

여기서 $z_1 = -2.576$, $z_2 = -1.960$, ... $z_9 = 2.576$ 에 해당된다. 각 온도에서 발육완료 확률(종속변수)에 해당되는 생리적 연령(독립변수)을 계산하여 최종 매개변수를 추정하였다.

매개변수 추정결과 알은 $\alpha = 1.0088 \pm 0.00072$, $\beta = 52.0739 \pm 2.39639$ ($df = 1, 44$; $F = 2539.44$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.99$), 유충은 $\alpha = 1.0848 \pm 0.00467$, $\beta = 4.8675 \pm 0.13519$ ($df = 1, 44$; $F = 7481.4$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.99$) 번데기는 $\alpha = 1.0064 \pm 0.00058$, $\beta = 71.7327 \pm 3.65635$ ($df = 1, 44$; $F = 2089.58$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.99$) 이었다. 여기서, 유충의 경우 전기와 후기약충으로 나누었을 때의 발육기간의 분포가 전체 유충기간의 분포와 같다고 가정하여 전체 유충기간을 이용하여 구한 매개변수를 각 단계에 동일하게 적용하였다.

5-2-2-3. 감굴나무 신초발생모형과 적용

굴굴나방은 어린 잎에서만 생존이 가능하기 때문에(Vercher et al., 2008) 어린

앞이 존재하는 신초의 발생을 모형화하여 개체군 모형에 반영하였다. 감귤 신초 생장에 대한 조사는 조생 품종과 극조생 품종에 대하여 실시하였다. 조생 품종의 경우 제주특별자치도 서귀포시 남원읍 위미리 2940-1번지(해안가, 위도 33°16′ 13.41″, 경도 126°39′ 29.31″ Google Earth), 2311번지(해발고도 150m, 위도 33°18′ 6.54″, 경도 126°40′ 3.30″ Google Earth), 극조생인 경우에는 1254번지(해발고도 158m, 위도 33°18′ 07.82″, 경도 126°40′ 05.86″ Google Earth)에 위치한 감귤원에서 조사를 실시하였다.

위미 2940-1번지는 0.1ha이고 약 40년생인 온주밀감(홍진조생)이 4.5×4.5m로 재식되어 있었다. 해안가에 바로 근접하여 위치한 이 과원은 해풍의 영향을 받고 주변의 방풍림은 주로 까마귀쪽나무와 소나무로 이루어져 있다.

위미 2311번지와 1254번지는 이웃한 과원으로 해발고도가 약 150m 정도이며, 해안에서 3.6km 정도 떨어진 위치에 있다. 주변은 삼나무 방풍림과 감귤 재배 비가림하우스가 있고 과원 경계 부분이 소규모 꽃자왈로 이루어져 있어 곤충이 서식하기 좋은 환경에 위치해 있다. 위미 2311번지는 0.5ha 규모에 약 37년생 감귤나무가 2.6×2.6m로 식재되어 있으며, 품종은 궁천, 홍진, 다원등의 품종 혼재되어 있었다. 그리고 위미 1254번지는 전체 0.9ha로 0.2ha의 극조생 일남 1호 11년생이 2.6×2.6m로 식재되어 있으며, 한라봉과 레드향 비가림 하우스가 혼재한 과원이었다.

신초발생 시기를 표준화하기 위하여 실험대상 나무는 2016년 2월 28일 일시에 전정을 실시하였다. 조사 과원 당 2 그룹의 감귤 나무를 선택하고 신초가 나올 가능성이 있는 가지 5개를 무작위로 선택하여 표시하고 신초가 자라는 것을 조사하였다. 버니어캘리퍼스(Range 0-150mm, Graduation 0.02mm, Accuracy ± 0.02mm, CANCO co., China)를 이용하여 2016년 3월 17일부터 10월 27일까지 7일 마다 조사하였다.

적산온도에 따른 신초 성장량을 분석하여 온도의존적인 매개변수를 추정하였다. 온도자료의 경우 위미 2940-1번지 과원은 비슷한 고도와 해안 위치에 제주지방기상청 서귀포 기상대 자료를 이용하였다. 위미 2311과 1254번지에는 소형 온습도 측정 장치(HOBO U23-001 Pro V2, ONSET computer Co., USA)를 설치하여 온도 데이터를 확보하였다.

위의 감귤 신초발생 조사자료를 이용하여 0도 이상의 적산온도를 이용하여 감귤 신초의 누적성장률을 구하고 Weibull 모형에 적합하여 매개변수를 추정하였다 (Fig. 14; 봄 신초: $\alpha = 1438.3686 \pm 29.31842$, $\beta = 5.0281 \pm 0.64642$ ($df = 1, 28$; $F = 469.799$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.94$); 여름신초: $\alpha = 3359.8908 \pm 33.3847$, $\beta = 17.7033 \pm 3.7292$ ($df = 1, 18$; $F = 268.435$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.94$); 가을신초: $\alpha = 4863.7835 \pm 20.63186$, $\beta = 34.9297 \pm 6.33474$ ($df = 1, 10$; $F = 186.569$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.95$)). 이 누적성장률은 귤나방의 기주에 대한 산란효율을 구하는 데에 이용되었다. 신초의 누적성장률은 새순의 길이성장비율을 나타내는 것으로 하였으며, 출력값은 생장이 시작될 때에 0, 완료되면 1로 할당하였다. 순이 길이생장을 하는 동안은 감귤 신초가 지속적으로 발생하는 것으로 보고 누적성장률이 0.05 ~ 0.95 사이일 때에는 귤나방이 산란하기에 최적인 상태로써 산란효율을 1로 적용하였다. 누적성장률이 0.05 이하 또는 0.95 이상일 때의 산란효율은 0.4로 적용하였으며 이 값은 실제 포장조건에서는 어린 순 생장의 변이가 매우 크며, 따라서 성장기간 전후에도 지속적으로 일정량의 이용할 수 있는 어린 순이 존재하는 것으로 가정하였다.

5-2-2-4. 성충활동 모형 : 온도와 바람의 영향

성충의 활동온도 : 귤나방은 지리적 위치에 따라 다양한 발육단계로 월동이 가능한 것으로 알려져 있으나(성충 = Ayoub, 1960; 성충 및 성충전단계 = Lim and Hoy, 2006; 번데기 및 성충 = CABI, 2017), 우리나라에서는 비휴면의 성충대로 월동하는 것으로 알려져 있으므로 월동 중인 성충이 활동할 수 있는 조건이 되면 산란을 개시하는 것으로 모형을 작성하였다(Song and Kang, 2006). 온도와 성충의 비행활성의 관계에 관하여 명백하게 수치화된 것은 없으나 귤나방의 교미활동 시간대가 오전 2~6시 사이이며 이 시기 온도(유살되는 시기의 온도)가 13℃ 이하인 경우 성페로몬 트랩에 성충의 유인이 크게 감소되는 현상이 보고된 바 있다(Song and Kang, 2006). 온도별총산란수 모형(Fig. 10B)에서도 최고 산란온도 28.6℃(매개변수 $\epsilon=28.6272$)에서 온도가 감소함에 따라 산란수가 급격하게 감소하여 13℃이하에서는 거의 산란활성이 없었다. 따라서 온도에 따른 성충의 상대적인 활동비율은 온도별총산란수 모형에서 최고 산란수에 해당되는

매개변수 ω 를 1로 대체하여 적용하였다.

풍속과 굴굴나방 활동과의 관계 : 풍속이 초속 2m 이상일 때 굴굴나방 성페로몬 트랩의 유인수가 급격히 줄어드는 것으로 알려져 있다(Song and Kang, 2006). Song and Kang(2006)의 자료를 참고하여 풍속과 트랩 포획율 간의 관계를 구하여 풍속에 따른 성충활동율을 선형모형($y = ax + b$)으로 추정하였다. 즉, Song and Kang(2006)이 제시한 풍속이 2m 이상인 날의 평균 풍속은 3.9m/s 이었고, 풍속 2m 이하인 날의 평균 풍속은 0.5m/s 이었으며, 전자의 경우 포획수는 후자의 19.62%(0.1962) 수준이었다. 풍속 0.5m/s 일 때 성충활동율을 1.0로 가정했을 때 50% 성충활동억제율은 2.2m/s에서 나타났다. 최종적으로 최속 0.5, 2.2, 3.9m/s에서 억제율 1.0, 0.5, 0.192 값을 이용 선형모형의 매개변수를 추정하였다 ($a = -0.2357$, $b = 1.1183$; $df = 1, 2$; $F > 1,000$, $P < 0.0001$, $R^2 = 1.00$). 단, 제주도내 기상대 관측자료는 해안가에서 얻어진 것으로 실제 감귤 포장의 풍속을 과대평가하고 있으므로 방풍림의 방풍효율을 고려하여(Kim et al., 2013) 과원내의 풍속은 측정된 일평균풍속으로부터 50% 감소하는 것으로 계산하였다.

성충의 월동처로 이동과 활동재개 : 굴굴나방은 비휴면성 곤충으로 겨울에는 은신처로 이동하여 휴지상태로 숨어 있다가 온도가 올라가는 봄철 다시 활동을 재개하는 것으로 알려져 있다. 이러한 월동생태의 행동을 개체군 모형에 반영하기 위하여 일평균기온을 기준으로 모형을 구동시켰다. 즉 일평균기온이 일정온도 미만인 날이 연속 5일 이상 출현하면 월동처로 이동하여 활동을 중단하고, 일평균기온이 일정온도 이상인 날이 연속 5일 이상 출현하는 경우 다시 활동을 재개하는 것으로 가정하였다. 이와 유사한 월동성충의 처리 방법이 퀸즐랜드과실파리 개체군 모형 작성에 적용된 바 있다(Yonow et al., 2004).

이들 세 가지 요소는 모두 성충의 트랩 포획율만을 조정하도록 적용하였다. 5-2-2-3의 신초발생모형에 의한 산란효과와, 성충활성과 관련한 위의 세 가지 요소의 개별 효과를 확인하기 위하여 POPMODEL에서 발육모형, 발육단계 전이모형, 성충 산란모형만을 결합한 개체군모형의 기본형태를 작성하고 각 요소들을 담은 네 가지 보조단계(stage)를 생성하여 차례로 한 단계씩 적용하고 그 결과를 확인하였다.

5-2-2-5. 저온에 의한 용 사망률

Hamamura(1980)는 일본 히로시마현 토요타군에서 1971년에서 1973년 야외에서 번데기를 채집하여 우화율을 보고하였다. 이 자료 중에서 겨울철 용의 우화율 자료를 바탕으로 용화후 1주일간의 평균온도와 사망률 간의 선형적인 관계를 구하여 용의 사망률로 적용하였다. 용화 1주일간 온도는 1979 평년자료를 이용하였으며, 선형모형($y=ax+b$; y : 우화율, x : 평균온도)의 매개변수를 추정하였다($a = 0.0446$, $b = -0.1807$; $df = 1, 11$; $F = 137.758$; $P < 0.0001$; $R^2 = 0.93$). 단, 월동용의 경우는 용의 발육영점온도인 12.4°C 에서 사망률을 적용하였다.

5-2-2-6. 발육단계별 기본사망률

꿀굴나방의 발육단계별 사망요인과 사망률에 대한 종합적인 자료가 불충분하기 때문에 기존 문헌을 참고하여 기생, 포식, 탈피중의 사망과 같은 각종 요인을 포괄한 기본사망률을 알과 유충에 적용하였다. 알 사망률은 Wilson (1991) 이 언급한 20.1%로부터 20%를 적용하였다. 유충의 경우 Morakote and Nanta (1996) 는 기생자에 의한 사망률이 25.42~91.93%, Garcia-Marí (1996) 는 여름철에 0~20%, 가을철에 30~60%, 기생자 도입으로 최대 60%까지 이르렀으며, Hoy et al. (1995) 는 기생자에 의해 60~80%가 사망하며 Hoy and Nguyen (1994)는 80~90%가 사망한다고 하였다. Elekçioğlu.(2013) 의 경우 기생자와 포식자에 의해 74.79~77.08% 의 유충과 용이 사망하였으며 그 중 대부분은 유충이었다고 하였다. Ba-Angood (1977)는 1~2마리 산란되었을 때의 유충의 치사율이 75%이라고 보고하였다. 이들 자료를 평균하여 도출된 값 59.81%로부터 유충의 사망률은 60%로 적용하였다.

5-2-3. 포장적합 자료 수집

개체군 모형의 결과와 비교하기 위하여 꿀굴나방 성충의 연간 발생소장을 성페로몬 트랩을 이용하여 직접 조사하였다(2014, 2015, 2016년). 조사는 상업적으로 판매하는 꿀굴나방의 성페로몬 미끼 (7Z,11Z-16:Al); Song and Kang, 2006)를 델타형 트랩(그린아그로텍 Co., 경산시 대한민국)에 내장하여 실시하였다. 가슴 높이의 나뭇가지에 트랩(1개)을 설치하였으며 미끼는 약 2개월 마다 교체하였

고, 델타트랩의 끈끈이 밑판은 매 조사시기(7일 간격) 마다 교체하였다.

성충 조사과원은 신초생장을 측정하였던 서귀포시 위미 2940-1(해안가), 1254(150m 노지), 1257(150m 비가림)번지 과원에서 실시하였으며, 제주시 영평동 2개 과원을 추가하여 조사하였다.

영평동 과원은 약 1ha 면적으로 30년생 온주밀감이 5x3m 간격으로 재식되어 있는 과원이었다. 기타 제주 지역 2002~2003년 상귀 및 애월자료, 서귀포 지역 2002~2003년 남원자료, 2011~2012년 보목, 도순 및 신호 자료가 사용되었다 (Unpublished data).

5-2-4. 기상자료 및 모델 시뮬레이션

모의에 필요한 일평균풍속, 일최저기온, 일평균기온의 3가지 기상요소는 기상청의 과거기후 자료를 이용하였다. 애월, 상귀, 영평의 트랩 포획 자료는 기상청의 제주 기상대에서 수집된 기상자료를, 남원, 보목, 도순, 신호, 위미의 트랩 포획 자료는 서귀포 기상대에서 수집된 기상자료를 이용하여 모의한 결과와 대조하였다. 모의 결과는 세대별 발생최성기가 명확하게 추정되므로 이들 발생최성기를 기준으로 하여 트랩포획 자료상의 발생피크(이전, 이후 포획날짜보다 포획수가 상승한 시점)와의 오차를 구하였다. 트랩 포획 자료는 일주일간 누적하여 측정되는 것으로써 트랩 수거일로부터 최대 7일 전까지의 발생양상이 반영된다. 따라서 단측검정(t-검정)을 통해 오차의 범위가 -7로부터 0 사이인 경우 이상적인 모의 결과가 얻어진 것으로 판단하였다.

5-3. 모형의 포장적합 결과

5-3-1. 모형의 기본결과

온도발육 요소와 기본 사망률만을 포함한 기본 개체군 모형을 이용하여 모의한 결과 Fig. 15A와 같았다(성충 개체군). 생육후기로 갈수록 개체군 밀도가 급속히 증가하여 실제 포장상태와는 상이한 양상을 보였다.

실제 감귤원에서 귤굴나방의 개체군 크기를 제한할 수 있는 먹이자원인 신초(순)의 시기별 발생량을 모형에 추가한 경우 과대평가되었던 개체군 크기가 훨씬 개선되는 결과를 보였다(Fig. 15B).

또한 실제 포장에 존재하는 성충은 성페로몬 트랩을 이용하여 조사한 결과이기 때문에 트랩효율에 영향을 미칠 수 있는 기상요인으로써 온도와 풍속의 효과를 추가하여 모의한 결과 포장 발생양상과 더 가까워지는 경향을 보였다(Fig. 15C~E). 성충 비행에 미치는 온도의 영향은 Fig. 15D와 같았다. 성충 활성이 최고조에 이르는 28~30℃에서는 온도의 영향이 없으나 봄철과 가을철에는 개체군의 규모는 변하지 않으면서 비행활성 성충은 크게 감소하게 된다.

성충의 월동조건의 임계온도를 변화시키는 경우 온도에 따라 Fig. 16와 같이 성충의 초발일이 변화하였다. Table 12에 나타난 민감도분석 결과 제주와 서귀를 종합한 True peak의 민감도가 0.7271로 가장 높게 나타난 11℃를 임계온도로 설정하고 이를 모형에 적용하여 그 결과를 Fig. 15E에 나타내었다.

특히 늦가을 포장의 성충개체군은 월동에 들어가는 개체가 누적되므로 높게 되는데, 실제 성페로몬 트랩의 포획수는 온도의 영향으로 감소하게 된다(비행을 위한 최소온도가 존재하는 것으로 가정). 월동임계온도의 적용으로 월동중인 용이 우화하는 것보다 더 이른 시기에 성충이 활성화되도록 하며 비행활성에 미치는 온도의 영향과 함께 겨울철 개체군이 트랩에 잡히지 않는 현상을 모형으로 나타낼 수 있었다.

5-3-2. 포장 관측치와 적합

제주지역 기상데이터를 이용하여 얻은 개체군 모형(순발육, 온도/풍속 반영모형)의 모의 결과와 트랩포획 자료를 비교한 결과는 서귀포 Fig. 17, 제주 Fig.

18과 같았다. 두 곳 모두 월동번데기 또는 월동성충이 활동하여 나타나는 월동세대를 제외하고 연간 총 9회 발생한 것으로 모의되었다(Fig. 20). 그 결과는 월동직전 세대의 개체수가 매우 높게 발생한 점을 제외하고 트랩 데이터와 유사하게 나타났다.

모형결과와 실측값 간 발생피크의 일치성에 대한 통계분석 결과 총 45트랩 자료 중 36건은 동일한 것으로 평가(오차의 평균이 0일을 벗어나지 않음, 양측검정)되었다(Table 13). 나머지 9건은 중에서 5건은 오차가 7일을 넘지 않은 것으로 분석되었다.

5-4. 민감도 분석

5-4-1. 월동개체군의 기여도 평가

본 모형은 월동번데기와 월동성충 등 두 가지 형태의 월동태를 기반으로 구성되었다. 두 월동태 중 어느 발육단계가 모형의 결과에 영향을 미치는지 평가하였다. 월동개체군의 크기를 고정하고 발생밀도 비율을 달리하여 생육기 발생량을 비교하였다. 또한 이른 봄철 성페로몬 트랩에 유살되는 성충개체군의 기원이 어느 쪽에서 유래하고 있는지 분석하였다.

성충으로 월동한 개체군은 대부분의 경우 산란에 실패하고 연간 개체군형성에 크게 기여하지 못하는 것으로 나타났다(Fig. 19). 즉 봄철 일찍 활동을 시작한 성충은 이용 가능한 먹이자원(감귤 봄순의 어린잎)이 존재하지 않기 때문에 대부분의 경우 소멸되었다. 또한 늦겨울과 초봄의 기상에 따라서 월동성충의 출현여부가 좌우되었고, 당해연도의 기상에 따라 성페로몬 트랩에 포획될 수 있었다. 반면, 번데기로 월동한 개체군은 봄순의 발생기와 일치하여 성충으로 우화할 수 있기 때문에 효과적으로 정착할 수 있었으며, 이들 집단이 주된 발생량을 결정한다고 볼 수 있었다.

5-4-2. 기후변화에 따른 발생양상

국내 주요 지역(제주 : 서귀포, 경상 : 진주, 충청 : 청주, 경기 : 수원)에서 과거(1961~1990 30년 평균), 현재(1987~2016 30년 평균), 미래(RCP8.5 2050대 평

균) 기후에 따른 꿀굴나방의 예측 발생정도는 다양한 양상을 보였다(Fig. 20, 20). 제주지역에서는 과거에 비하여 현재 발생량이 증가된 상태를 보였으며, 미래에는 대폭 증가하는 것으로 나타났으며, 다른 지역에서도 비슷하였다. 특히 제주 지역에서는 발생기간은 다른 지역에 비하여 길었으나, 그에 비해 발생량은 오히려 낮았는데 변수의 특성을 검토한 결과 제주에서는 이른 계절에 꿀굴나방의 산란이 시작되며 따라서 산란에 부적절한 15도 전후의 저온이 상대적으로 긴 기간 유지되기 때문인 것으로 보인다.

기후변화에 따른 꿀굴나방의 발생시기와 발생량을 상대적으로 비교할 수 있도록 주요 페놀로지 지표를 정리하여 제시하였다(Table 14). 발생세대의 증가뿐만 아니라 지속발생기간(성충활동 기간)도 미래 기후에서 뚜렷이 증가하는 경향을 보였는데, 제주지역을 예로 들면 과거 179일에서 현재 203일로 24일 증가하였고 2050년에는 222일로 현재에 비하여 19일 증가하는 것으로 예측되었다. 발생량의 경우 모든 지역에서 미래기후에서 대폭 증가하는 것으로 예측되었다.

5-5. 고찰

5-5-1. 모형 추가요소별 평가

실내 발육, 산란실험에 의거하여 제작된 곤충의 개체군 모형에는 실제 야외에서 겪을 수 있는 천적, 온도를 제외한 부적절한 환경, 약제방제 처리 등 다양한 치사 관련 요인들이 배제되어 있다. 이들 요인들은 어느 정도 확인된 경험적 자료들을 토대로 모형에 추가적인 수식으로써 반영할 수 있으며 이론적으로 세대를 거듭할수록 기하급수적으로 증가하게 되는 곤충의 개체군을 현실적으로 감소시키는 역할을 한다. 여기서는 기존에 밝혀진 성충 비행에 미치는 풍속과 온도의 영향(Song and Kang, 2006), 그리고 유충이 신초에 크게 의존하는 데에서 이론적으로 추론 가능한 기주 신초발생에 의한 영향을 모형에 반영하여 보다 현실적인 값에 근접한 모의 결과를 얻을 수 있었다. 온도와 풍속에 의한 성충의 비행활성 모형은 성충의 트랩포획 효율과도 관련이 있다. 성페로몬에 유인되어 비행하여 트랩에 부착되는 트랩 특성상 거센 바람에 의해 포획률이 감소하는 예가 보고되며 (Song and Kang, 2006), 이 모형에서와 같이 실제 존재하는 성충수에 트

랩포획 효율을 반영하는 경우 트랩 조사된 자료와의 비교를 통한 모형의 적합력 평가가 가능해진다.

또한 여기서는 계절초기의 굴굴나방 발생을 모의하기 위하여 온도에 의한 성충의 월동이동 모형을 추가하였다. 굴굴나방은 번데기 또는 성충 상태로 월동할 수 있는 것으로 알려져 있다(Ayoub, 1960; Lim and Hoy, 2006). 실제로 제주도에서는 보통은 3-4월 경 트랩에 성충이 최초로 포획되고 해에 따라 1-2월에 성충이 잠시 출현하기도 하였으며 모형 내에서 번데기는 그 이후인 4월에 최초로 우화한다. 따라서 계절초기 일찍 나타나는 성충은 월동한 번데기로부터 우화한 것이 아니라 성충 상태로 휴지상태를 보이고 있던 개체가 온도 상승에 따라 활동을 시작한 것으로 보아야 할 것이다. 그러나 추정된 성충의 노화모형에서도 확인되듯이 휴면상태의 월동이 아니기 때문에 겨울철에도 생리적 연령이 증가하며 제주나 서귀포 지역의 경우 월동 성충은 조기사망하게 된다. 따라서 월동이동 모형에 의해 성충이 겨울철에 휴지상태로 접어들도록 함으로써 성충의 발생을 보다 더 정확하게 예측할 수 있었다.

5-5-2. 모형의 예측능력

굴굴나방은 발생특성상 발육기간이 짧고 연중 세대수가 많아 세대가 겹쳐 출현하기 때문에 트랩 포획 데이터를 통해 성충의 실질적인 발생최성기를 확인하기는 쉽지 않다. 또한 세대를 거듭할수록 개체수가 기하급수적으로 증가하여 월동 직전 세대에서 발생밀도가 최대에 이르는 모의 결과와는 달리 트랩 포획 데이터에서는 연중 최대발생일이 여름~가을에 걸쳐 다양하게 나타난다. 따라서 실측 데이터와 예측 데이터의 직접적인 비교 대조는 논란의 여지가 있으나 발생시기(발생피크 즉 세대별 발생최성기)의 추정에 있어서는 모형의 예측이 거의 일치하였다. 발생량의 차이가 나타나는 것은 모형에서는 천적에 의한 치사효과를 항상 일정하게 적용하지만 실제 포장에서서는 여름에 비해 가을철에 천적효과가 증가할 수 있으며(Morakote and Nanta, 1996; Garcia-Marí, 1996; Elekcioglu et al., 2013), 관행과원에서는 약제방제로 인한 밀도감소 현상이 있는 등 모형에 완벽하게 반영되지 않은 요인들에 의한 것으로 보인다. 현재 상태의 개체군 모형은 굴굴나방의 방제시기 결정 모형으로써 충분하나 향후 이들 요인의 추가적인 적

용으로 보다 이상적인 개체군 모형을 수립할 수 있을 것으로 보인다.

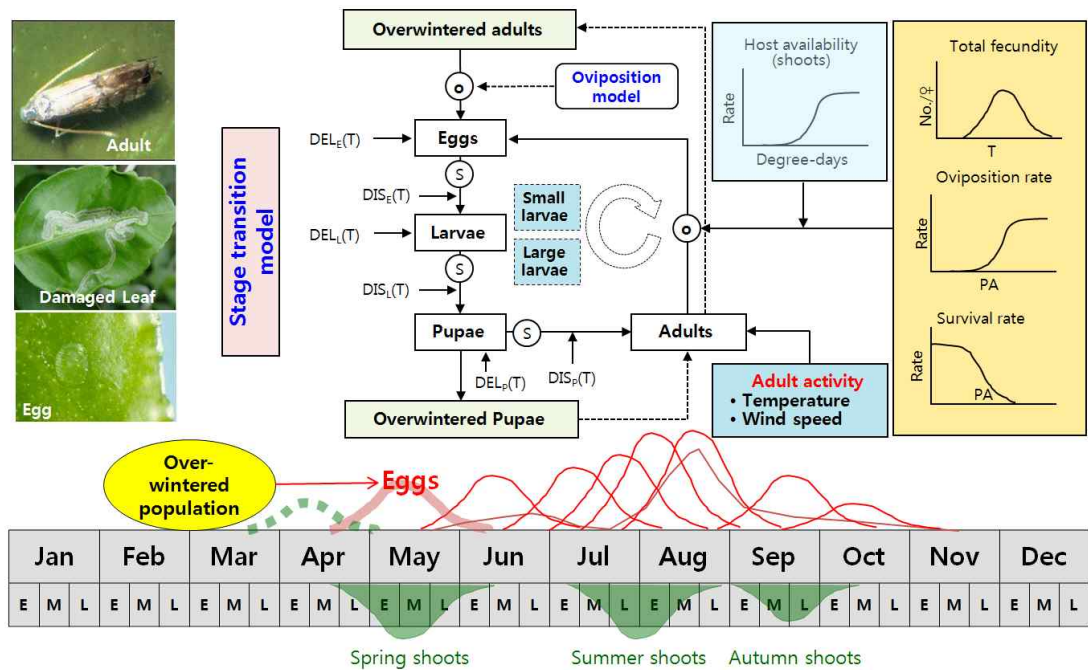


Fig. 13. Schematic diagram of the population simulation model for *P. citrella*. DEL: development model, DIS: distribution model of development time, T: temperature, S: survival rate, O: oviposition model, and PA: physiological age. Also, E, L and P indicate eggs, larvae and pupae, respectively.

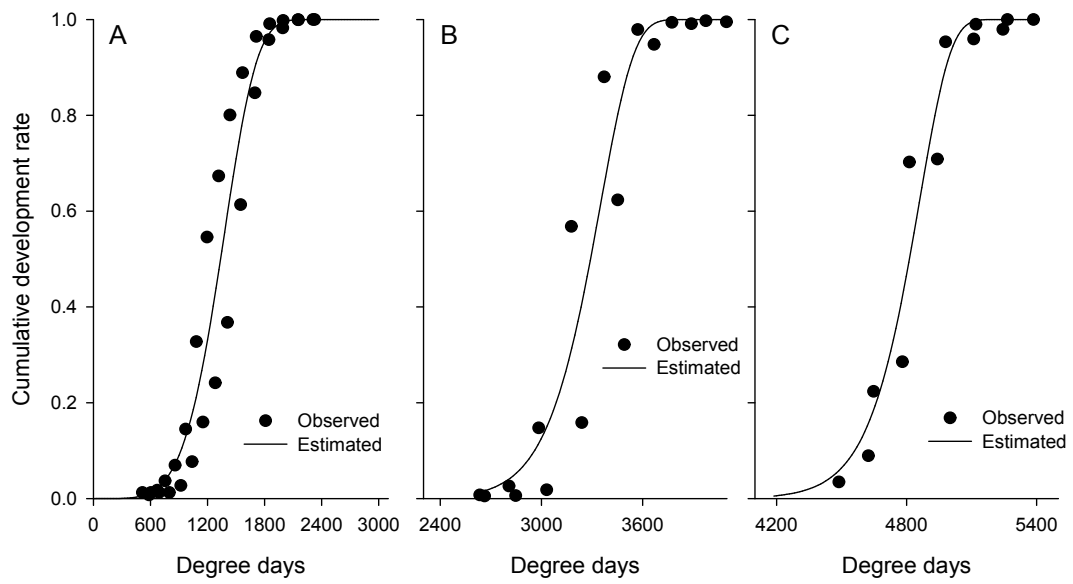


Fig. 14. Cumulative development rate of citrus shoots length against Julian date; A: Spring shoots, B: Summer shoots and C: Fall shoots.

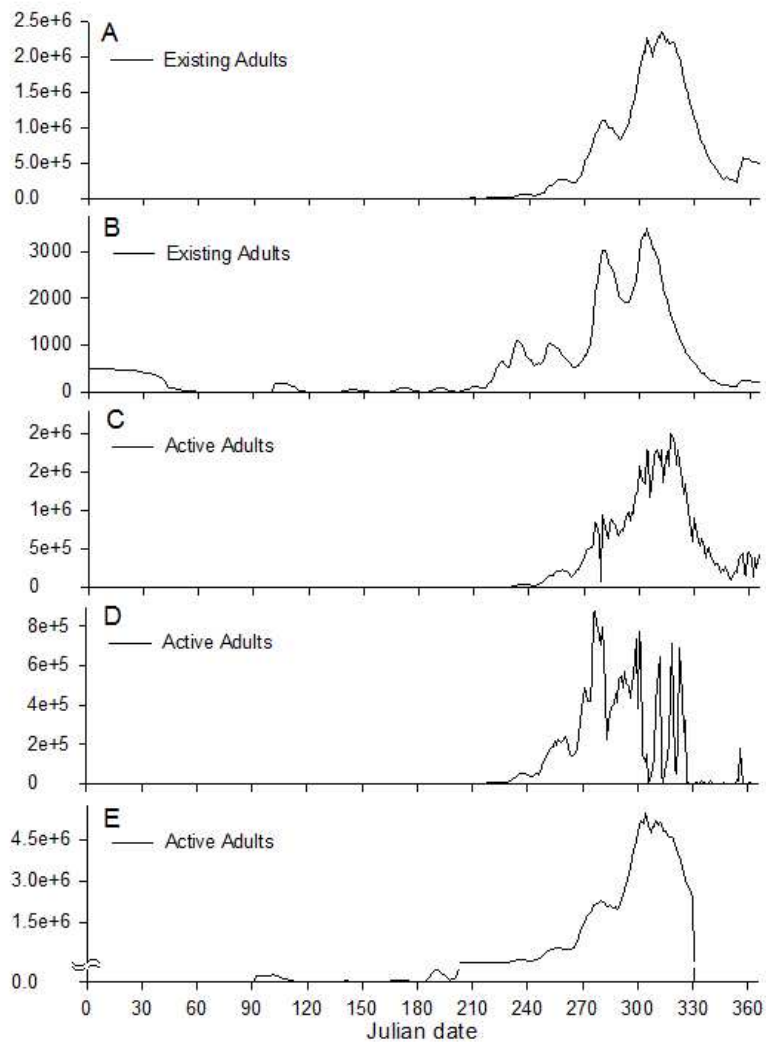


Fig. 15. Effects of several sub-stages applied in the population model for *P. citrella*: (A) basic model without shoot growth, wind and temperature for adult activity, (B) shoot effect-included model, (C) wind speed-included model, (D) temperature effect-included model, and (E) model including the effect of threshold temperature for overwintering adults (see Table 12 for details).

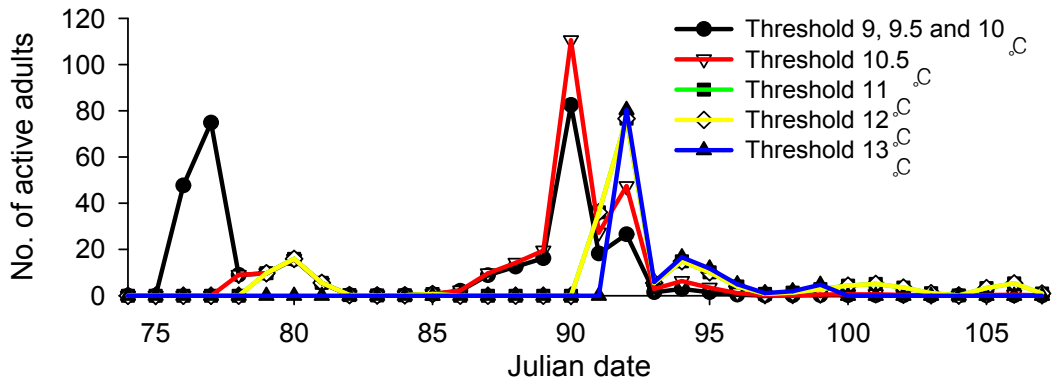


Fig. 16. The changes in the first emergence date (Julian) of *P. citrella* adults according to threshold temperature for the activation of overwintered adults.

Table 12. Comparison of sensitivities obtained by the model simulation with different threshold temperatures for the activation of *P. citrella* adults in overwintering; data pairs for comparison were obtained from the data of trap captured and model outputs between 1 and 120 Julian date

Location	thresholds Tem., °C	No. of compared pairs	True peak	True off-peak
Seogwipo	9	8	0.5375 ± 0.06661	0.5892 ± 0.03558
	9.5	8	0.5851 ± 0.07234	0.5763 ± 0.03457
	10	8	0.6787 ± 0.07717	0.5201 ± 0.03761
	10.5	8	0.7523 ± 0.07165	0.4692 ± 0.03922
	11	8	0.7465 ± 0.07171	0.4715 ± 0.04286
	12	8	0.6458 ± 0.07500	0.5129 ± 0.04264
	13	8	0.5136 ± 0.08043	0.5260 ± 0.04088
Jeju	9	4	0.5414 ± 0.09710	0.5910 ± 0.05247
	9.5	4	0.5414 ± 0.09710	0.5910 ± 0.05247
	10	4	0.5336 ± 0.09789	0.5874 ± 0.05167
	10.5	4	0.6054 ± 0.09908	0.5731 ± 0.05050
	11	4	0.6367 ± 0.10993	0.5651 ± 0.04916
	12	4	0.7148 ± 0.11603	0.4921 ± 0.06606
	13	4	0.7208 ± 0.11371	0.4750 ± 0.05537

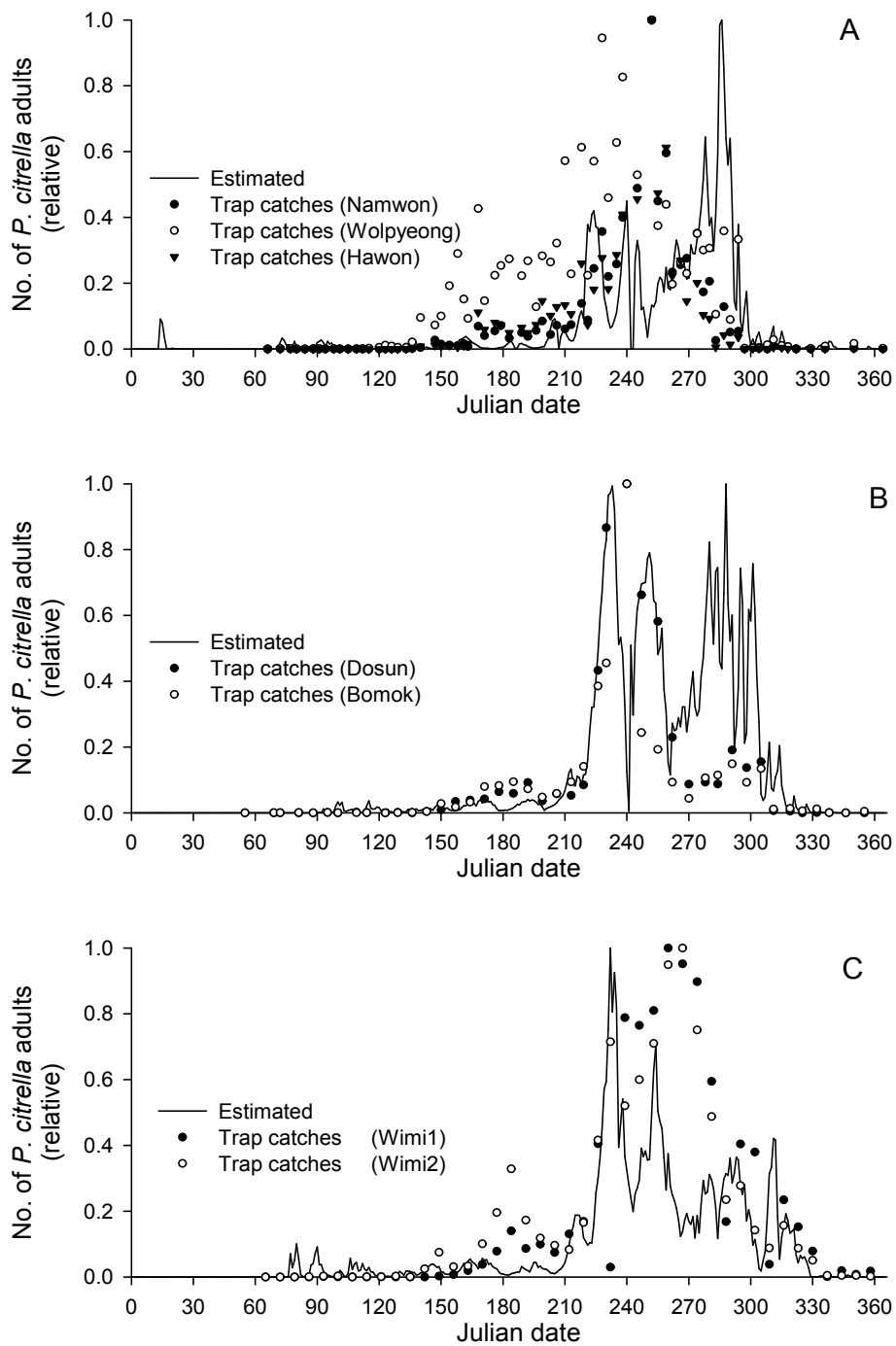


Fig. 17. Comparison of the result of simulation and the trap catches of *P. citrella* in Seogwipo city: (A) 2002, (B) 2012 and (C) 2015.

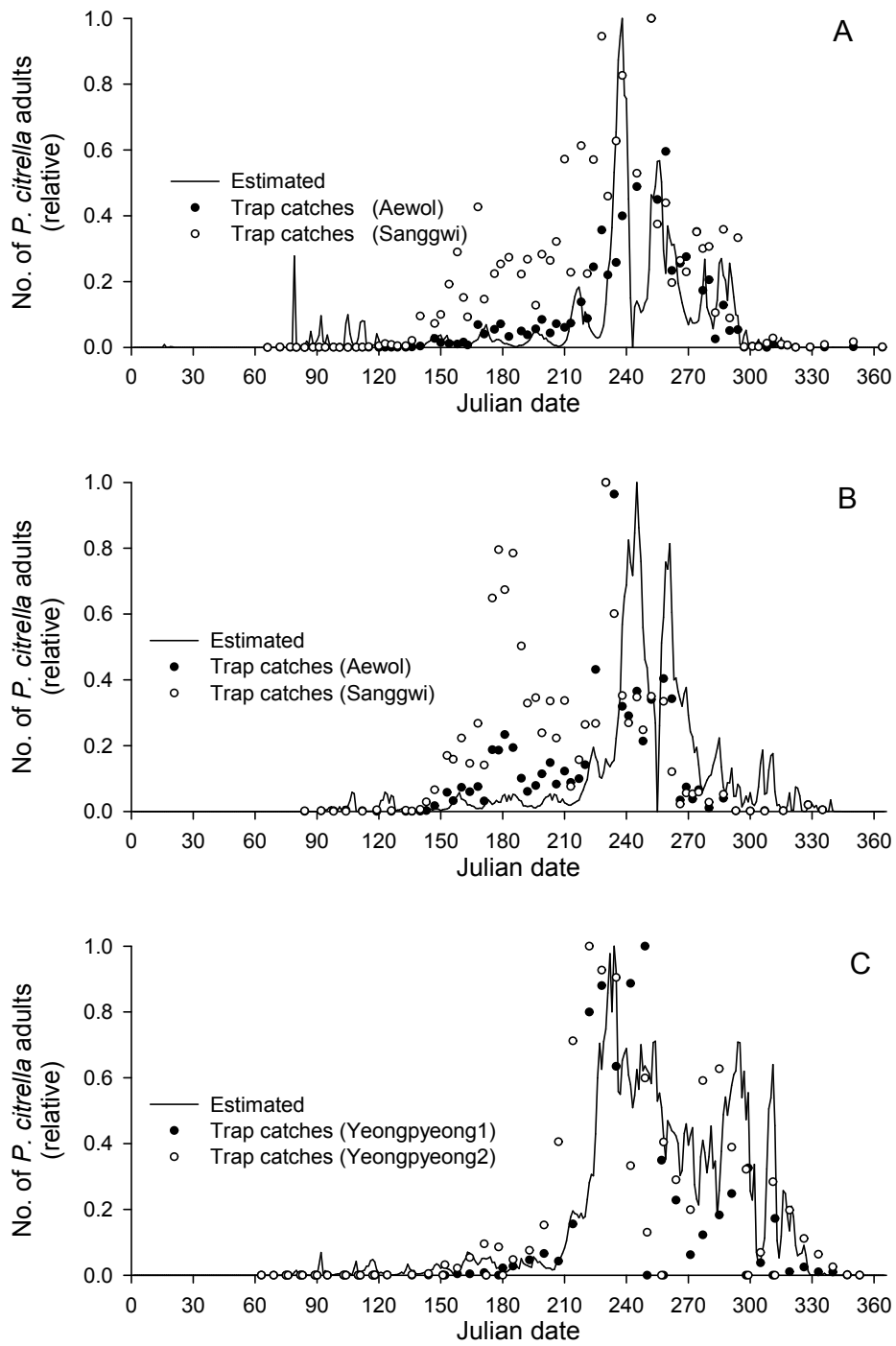


Fig. 18. Comparison of the result of simulation and the trap catches of *P. citrella* in Jeju city: (A) 2002, (B) 2012 and (C) 2015.

Table 13. Field validation of model outputs: comparison of adult peak dates between pheromone trap records and simulation results

Year	City	Trap ID	No. of total peak ¹⁾	Discrepancy (Predicted - Observed)		One-tailed t-test ²⁾			
				Mean	SE	7 d		0 d	
						t-value	NS	t-value	NS
2002	Jeju	aw1	8	-6.1	2.46	0.3557	NS	2.4899	**
2002	Jeju	aw2	7	-4.3	2.83	0.9605	NS	1.5165	NS
2002	Jeju	aw3	8	1.4	1.66	5.0524	*	0.8295	NS
2002	Jeju	aw4	7	1.9	1.83	4.8365	*	1.0141	NS
2002	Jeju	aw5	7	1.0	2.27	3.5277	*	0.4410	NS
2002	Jeju	Sanggwi	8	1.3	1.62	5.0834	*	0.7702	NS
2003	Jeju	aw1	7	-4.1	2.91	0.9829	NS	1.4253	NS
2003	Jeju	aw2	6	2.2	1.70	5.3880	*	1.2735	NS
2003	Jeju	aw3	8	1.4	2.37	3.5375	*	0.5808	NS
2003	Jeju	aw4	7	0.3	3.07	2.3744	**	0.0931	NS
2003	Jeju	aw5	7	1.7	1.89	4.6200	*	0.9088	NS
2003	Jeju	Sanggwi	7	-2.9	2.31	1.7905	NS	1.2348	NS
2015	Jeju	Dream farm	6	0.3	2.11	3.4785	*	0.1581	NS
2015	Jeju	Songjeong farm	7	2.3	2.38	3.9055	*	0.9613	NS
2002	Seogwi	nw1	7	-3.0	1.62	2.4717	**	1.8537	NS
2002	Seogwi	nw2	8	1.0	1.95	4.0924	*	0.5115	NS
2002	Seogwi	nw3	7	-4.1	1.40	2.0342	**	2.9496	**
2002	Seogwi	nw4	7	-2.7	2.20	1.9473	**	1.2333	NS
2002	Seogwi	nw5	8	-3.8	2.60	1.2485	NS	1.4405	NS
2002	Seogwi	sk1	8	-3.6	1.55	2.1828	**	2.3445	**
2002	Seogwi	sk2	8	-5.8	1.83	0.6831	NS	3.1424	*
2002	Seogwi	sk3	8	-5.3	1.64	1.0640	NS	3.1919	*
2002	Seogwi	sk4	7	-5.6	1.86	0.7670	NS	2.9912	**
2002	Seogwi	sk5	7	-6.6	1.51	0.2839	NS	4.3531	*
2002	Seogwi	sk6	7	0.7	2.74	2.8149	**	0.2606	NS
2003	Seogwi	nw1	9	-4.2	0.97	2.8677	**	4.3589	*
2003	Seogwi	nw2	10	-0.1	1.93	3.5769	*	0.0518	NS
2003	Seogwi	nw3	10	-1.8	1.55	3.3442	*	1.1576	NS
2003	Seogwi	nw4	8	-2.9	1.62	2.5471	**	1.7752	NS
2003	Seogwi	nw5	9	-2.1	1.49	3.2910	*	1.4211	NS
2003	Seogwi	sk1	10	-2.8	1.21	3.4733	*	2.3155	**

2003	Seogwi	sk2	10	-1.4	1.23	4.5489	*	1.1372	NS
2003	Seogwi	sk3	6	-1.8	1.14	4.5412	*	1.6114	NS
2003	Seogwi	sk4	9	0.9	2.05	3.8463	*	0.4334	NS
2003	Seogwi	sk5	8	-1.9	1.25	4.1147	*	1.5054	NS
2003	Seogwi	sk6	9	-3.9	2.54	1.2244	NS	1.5304	NS
2011	Seogwi	Bomok	6	-4.3	3.63	0.7346	NS	1.1937	NS
2011	Seogwi	Dosun	4	-0.8	1.44	4.3519	**	0.5222	NS
2011	Seogwi	Sinhyo	5	5.0	2.86	4.1906	*	1.7461	NS
2012	Seogwi	Bomok	7	0.1	2.62	2.7237	**	0.0545	NS
2012	Seogwi	Bomok coast	7	0.0	2.65	2.6368	**	0.0000	NS
2012	Seogwi	Dosun	8	2.8	2.44	3.9953	*	1.1269	NS
2014	Seogwi	wm1	5	-2.8	3.02	1.3892	NS	0.9262	NS
2015	Seogwi	wm1	8	-4.3	3.05	0.9029	NS	1.3954	NS
2015	Seogwi	wm2	7	-4.9	2.98	0.7192	NS	1.6302	NS

¹⁾ The total number of peaks during full seasons which were identified at mid-point between valleys in seasonal abundance curves of *P. citrella*. In some cases, peaks were not visible and thus excluded in analysis.

²⁾ One-sample t-test was applied to test a null hypothesis that the mean discrepancy in days between observed and predicted dates at each peak is less than 0 or 7 days (one-tailed test). NS not significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

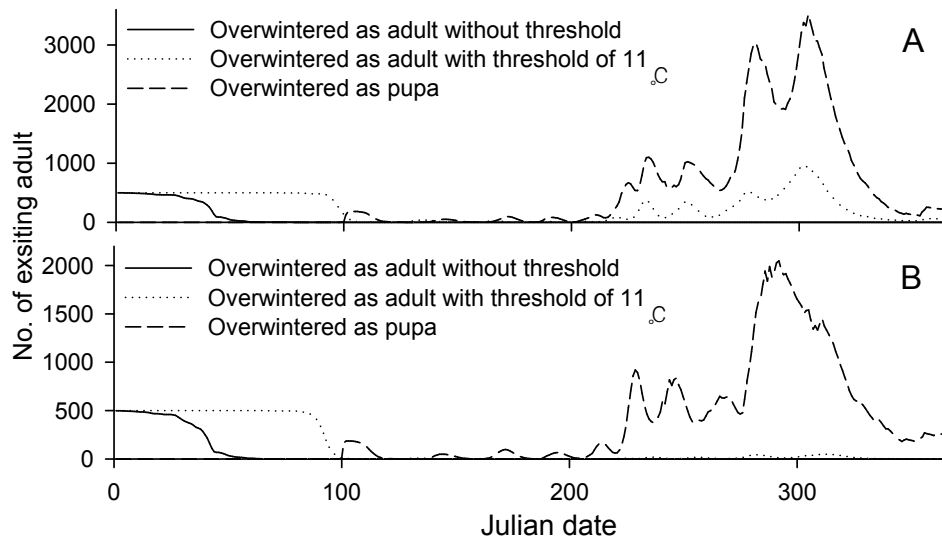


Fig. 19. The population abundance of *P. citrella* in growing seasons according to different overwintering stages.

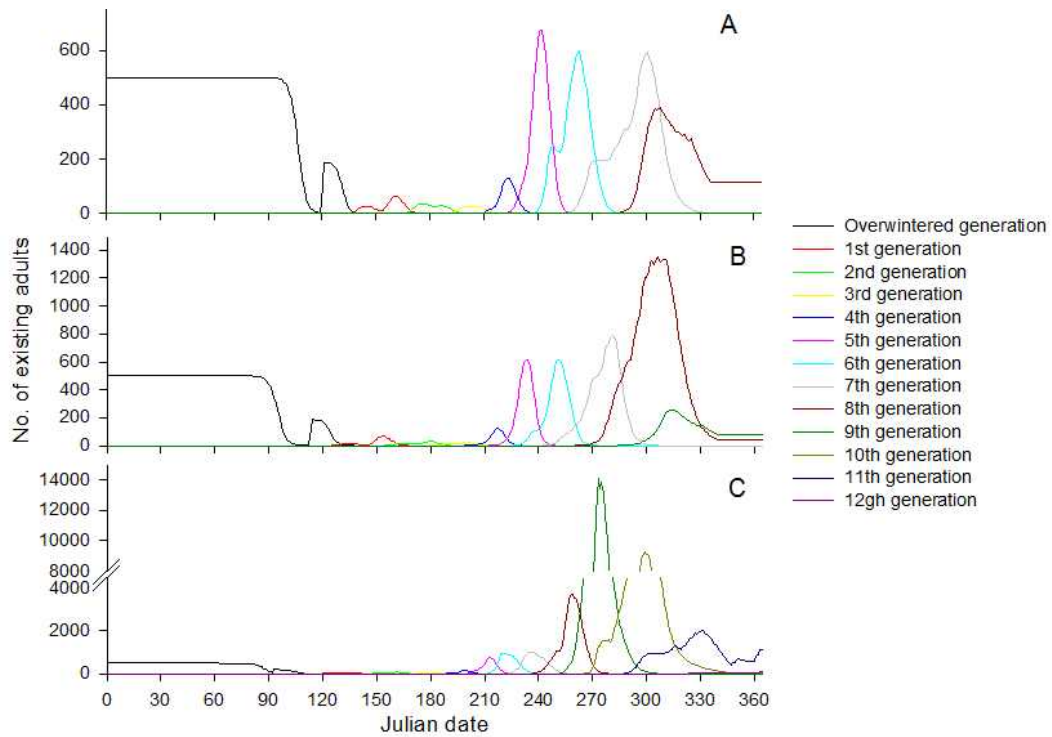


Fig. 20. Predicted seasonal phenology pattern of *P. citrella* with the number of generations per year in Jeju area, Korea. The peak sizes were rearranged for visualization after simulation with initial 100 adults. Weather data were based on (A) past (30 yr average of 1961 to 1990), (B) present (30 yr average of 1987 to 1916) and (C) future (average of 2050s in RCP8.5 weather scenario).

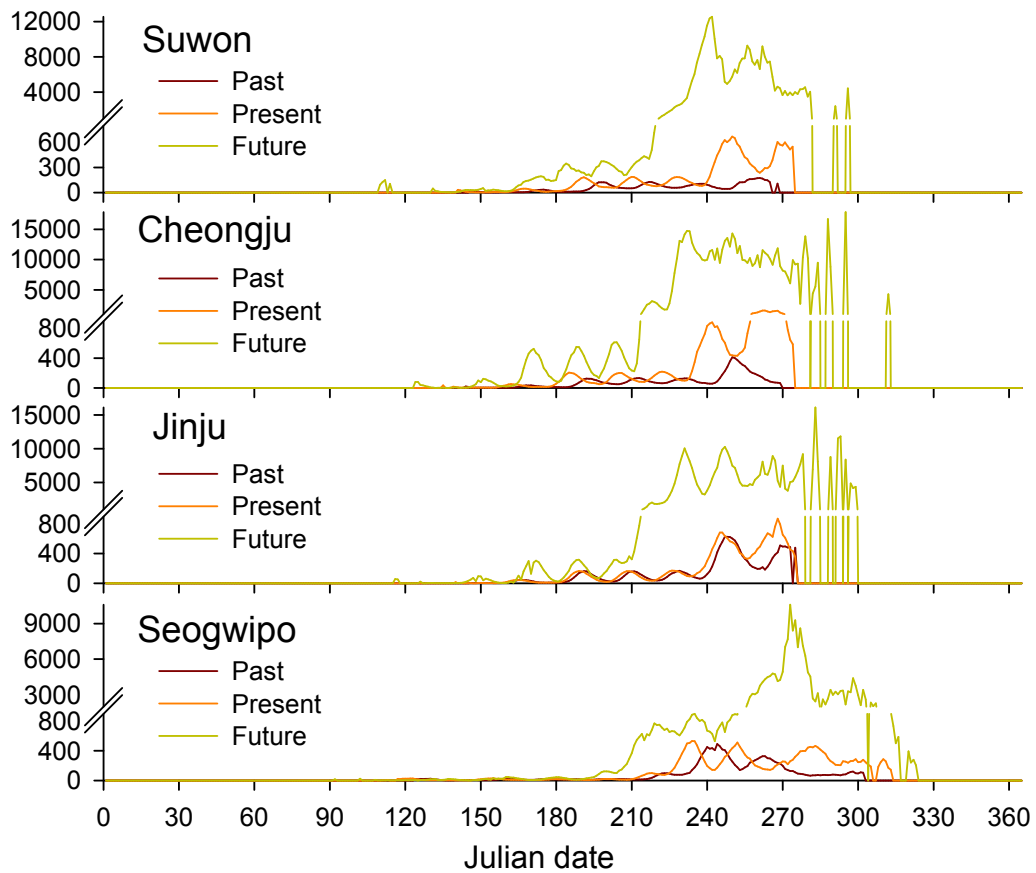


Fig. 21. Predicted population abundance of *P. citrella* adults in different regions, Korea. These simulations were conducted with initial 100 adults in all cases. Weather data were based on past (30 yr average of 1961 to 1990), present (30 yr average of 1987 to 1916) and future (average of 2050s in RCP 8.5 weather scenario).

Table 14. Comparison of major phenological parameters of *P. citrella* among different regions in Korea according weather data: phenology was expressed in Julian date

Region	Weather data ¹⁾	No. Gen. ²⁾	1st adult	last adult	Flight period	Peak in 1st gen.	Peak in max. gen.	Max. adults
Suwon	Past	8	146	265	120	175	260	169.7
	Present	9	141	274	134	168	250	638.9
	Future	12	110	296	187	151	242	11008
Cheongju	Past	8	144	269	126	168	250	399
	Present	9	135	274	140	162	262	1539
	Future	12	124	317	194	151	295	16933
Jinju	Past	9	146	275	130	165	247	624.2
	Present	9	140	275	136	164	268	863.7
	Future	12	129	299	171	149	283	13618
Seogwipo	Past	10	124	302	179	161	240	444.6
	Present	11	111	313	203	155	234	489.8
	Future	14	102	323	222	137	273	9634

These simulations were conducted with initial 1000 adults in all cases.

¹⁾ Weather data were based on past (30 yr average of 1961 to 1990), present (30 yr average of 1987 to 2016) and future (average of 2050s in RCP8.5 weather scenario).

²⁾ The number of generations per year includes overwintered generation and partial generations.

IV. 종합고찰

본 연구는 제주에서 꿀굴나방 천적을 비롯한 포장 발생생태를 구명하고, 친환경 방제체계 및 합리적 개체군 관리에 필요한 발생모형을 개발할 목적으로 일련의 연구를 수행하여 제주지역에서 꿀굴나방의 생물학적 특성에 대한 새로운 결과들을 제공하였다.

본 연구에서 꿀굴나방 기생성 천적으로 총 7종이 발견되었는데 *Sympiesis* sp., *Quadrastichus* sp., *Pnigalio* sp., *Ageniaspis* sp. 등 4종은 Lee et al.(2015)와 Lee et al.(2017)가 보고한 종을 재확인 하였다. Lee et al.(2017)은 추가로 *Cynipoidea* sp., *Elasmus* sp., *Pteromalus* sp. 등 3종을 보고하였다. 그러나 이 3종은 본 연구에서 확인되지 않았다. 본 연구에서 새로 보고하는 *Neochrysocharis* sp., *Holcopelte* sp., *Trichomalopsis* sp. 등 3종과 오동정된 것인지는 Lee et al.(2017) 형태적 특징에 대한 자료를 제시하지 않아 확인하기 어려웠다. 본 연구에서는 동정에 사용한 분류형질을 부록으로 제시하여 신뢰성을 높였다. 향후 보관된 표본을 바탕으로 정확한 동정이 이루어져야 할 것으로 판단된다.

친환경 약제를 이용한 방제연구에서 천적과 접촉하여 무농약 과원에서 꿀굴나방의 밀도관리가 가능함을 보여주었다. 천적의 기생률은 최대 32%로 낮게 평가되었지만 천적성충이 기주 흡즙 습성이 있기 때문에 더 높을 것으로 기대된다. 제주 감귤원에서 기생성 천적이 광범위하게 정착하고 있다는 사실은 본 연구를 통하여 재확인되었다. 향후 천적의 정착과 활동을 높이는 과원 생태계(초생재배 등) 관리 방안이 제시되어야 할 것이다.

감귤신초 앞에서 꿀굴나방의 알의 분포는 방제전략을 수립하는데 중요한 정보이다. 일반적으로 굳은 잎에서는 꿀굴나방 유충이 발육할 수 없기 때문에 알이 존재하는 잎에 방제를 집중할 수 있다. 감귤 신초는 직립성으로 자라고 수관의 바깥 부분에 주로 분포하기 때문에 약제를 접촉시키기 수월하다. 이러한 원리를 이용하면 스프링클러 형태의 방제장치를 이용하여 신초발육단계에 따라 적절하게 약제를 살포할 수 있을 것이다. 친환경 과원뿐만 아니라 관행재배 특히 비가림 감귤원에서도 유용하게 활용될 수 있을 것으로 보인다.

해충의 개체군 모형은 다양한 기상 환경에서 계절발생 주기를 추정하는데 이용될 수 있고, 방제기술이나 기후변화에 대한 발생평가에 유용하게 활용될 수 있다(Shaffer and Gold, 1985; Kim and Lee, 2010). 본 연구에서는 연구결과를 종합하여 다양한 환경조건에서 굴굴나방의 개체군 동태를 분석할 수 있는 생태계 모형의 근간이 되는 개체군 모형을 작성하였다. 기후변화에 따른 발생평가에서 보여주었듯이 향후 다양한 환경조건에서 굴굴나방의 개체군 동태를 평가하는데 활용될 수 있을 것이다. 그 동안 굴굴나방의 월동태와 초기 발생시기의 지연 현상에 대하여 의문의 상태로 남아 있었다. 개체군 모형 모의결과 성충개체군은 생육기 개체군 형성에 크게 기여하지 못한다는 것이 밝혀졌다. 즉 기존에는 월동성충이 거의 6월까지 생존한다는 것을 가정해야만 굴굴나방의 연간 생활사를 이해할 수 있었다. 그러나 성충이 장기간 생존하기는 불가능하며, 월동번데기가 늦게 성충으로 우화할 수 있다는 것으로 생활사 공백의 의문이 이번 모의 시뮬레이션을 통해 해결될 수 있는 실마리를 제공하였다.

본 연구는 그동안 알려지지 않았던 굴굴나방의 생활사를 종합적으로 고찰하여 이 해충의 생태를 이해하는 데 필요한 지식의 폭을 한층 높였다고 판단된다. 또한 실제 실험(기존 문헌자료)으로 얻어진 생물적 매개변수에 기반한 개체군 모형을 개발하였으므로 감굴원에서 굴굴나방의 개체군 동태를 파악하는 데 유용하게 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

V. 적요

1. 제주 감귤원에서 귤굴나방에 대한 기생봉 천적의 포장 자연 기생율

본 연구는 감귤의 해충인 귤굴나방의 기생성 천적의 종류와 기생률을 조사하기 위하여 수행하였다. 2013~2014 제주 감귤원에서 발견된 귤굴나방 기생봉 천적은 좀벌상과에 속한 총 7종이 발견되었다. 그 중 좀벌과에 속한 *Sympiesis striatipes*가 73%, *Quadrastichus* sp.가 22%로 대부분을 점유하였다. 나머지 종은 *Neochrysocharis* sp., *Ageniaspis* sp., *Pnigalio* sp., *Holcopelte* sp., *Trichomalopsis* sp.(Pteromalidae) 등이었다. 천적의 평균 기생률은 관행재배에서 10.7%, 무농약 과원에서는 32.2%를 나타냈다.

2. 제주 감귤원에서 귤굴나방 알의 신초 잎 위치별 분포와 유충의 생존률

귤굴나방은 감귤의 잎을 가해하여 나무의 생산력을 떨어뜨리는 해충으로 특히 유목기 피해가 큰 해충이다. 본 연구에서는 신초 잎의 위치에 따른 알의 분포 특성과 포장상태에서 유충의 생존률을 구명하였다. 감귤원에서 귤굴나방 알의 발생 양상은 신초의 발생시기에 크게 영향을 받았다. 성충이 페로몬 트랩에 계속 유살되고 있음에도 신초의 성장이 중단된 경우에는 알 발생도 중단되었다. 감귤 신초 잎에서 귤굴나방 알의 밀도는 끝에서 5번째 또는 6번째 잎에서 피크를 보였고, 전체적으로 첫 번째에서 8번째 잎 범위에서 90% 이상의 알이 발견되었다. 2015년과 2016년 유충이 번데기까지 생존한 평균 비율은 1.4% 이었고, 성충 우화까지 생존한 비율은 0.2%로 대부분이 사망한 것으로 나타났다. 기타 감귤 신초 잎에서 알의 분포 및 유충 생존율에 따른 귤굴나방 관리전략에 대하여 고찰하였다.

3. 님(Neem)과 고삼 기반의 식물성살충제가 귤굴나방 및 기생봉 천적의 발생에 미치는 영향

주로 잎에 굴을 만들어 피해를 주는 귤굴나방 은 노지 감귤인 경우 7월 하순이후 여름순과 가을순에 피해를 주고, 피해 부위로 감귤 궤양병 병원균이 침입하여 과원에 궤양병의 발생을 촉진하므로 농가에 방제비용의 부담을 주고 있다.

본 실험은 친환경 농가에 굴굴나방 방제방안을 제시하고자 기계유제 150배 처리, 고삼(상표명 : 경농 보검) 및 님(상표명 : 동방아그로 푸른꿈) 기반의 제형화된 약제를 감굴포장에 처리하였다. 님과 고삼약제는 1000배에 기계유 150배를 혼용 처리하였으며, 모든 처리는 7일 간격으로 3번 살포하고, 5개 신초를 채취하여 피해 잎 수와 기생봉의 기생여부를 조사 하였다. 처리결과 기계유제 단용처리는 굴굴나방에 대한 효과가 없었고, 님 또는 고삼 약제를 기계유유제와 혼용하여 처리하였을 때는 효과가 높게 나타났다. 그리고 무처리구와 기계유유제 단용 처리구에서 굴굴나방 천적 기생봉들이 발생되었으며, 시간이 지남에 따라 굴굴나방 발생을 억제하고 있음을 볼 수 있었다.

4. 실험실에서 굴굴나방 온도발육 및 산란모형 매개변수 추정

본 연구는 온도를 기반으로 한 굴굴나방(*Phyllocnistis citrella* Stainton)의 성충 전 발육모델과 산란 모델을 개발하기 위해 수행하였다. 각 모델을 추정하는데 이전에 발표된 자료를 사용하였다. 알, 유충, 번데기에 대한 발육영점온도는 선형모형을 이용하여 각각 8.8, 7.1 및 12.4°C로 계산하였다. 알, 유충 및 번데기의 발육완료에 필요한 적산온도(온량상수)는 각각 52.2, 108.2 및 88.9 degree/days였다. 비선형 모형인 3개의 파라미터로 변형된 Logan모형이 알과 유충 및 번데기에 대한 발육 속도와 온도 사이의 관계에 잘 맞았다. 수명완료율(1/암컷성충수명)모형을 추정하여 암컷 성충 굴굴나방의 생리적 연령을 계산하였다. 그 후 온도 의존적 요소(총 산란수, 연령별 누적 산란율, 연령별 생존율)로 굴굴나방의 산란 모델을 개발하였다. 추정된 총 산란수 모형에 따라 암컷이 낳은 가장 높은 총 알 수는 약 28.6°C의 온도에서 약 59.5개 였다. 산란율 모형에 따르면 생리적 연령 0.82에서 총 산란수의 60%를 산란했다. 생존율 모형에서 50% 사망율은 생리적 연령 0.91에서 발생하였다. 모든 산란 요소 모형을 통합하여 산란 밀도 곡선을 제시했다. 온도에 대한 내적자연증가율(r_m)에 의해 표현된 온도 적합성 곡선은 31.7°C에서 최대 0.2792의 내적자연증가율을 보여주었다. 결과적으로, 이 연구에서 추정된 온도 기반 모형은 장래에 굴굴나방에 대한 개체군 모형을 구성한다든지 계절적 변화율 예측하는데 사용할 수 있다.

5. 굴굴나방 개체군 발생모형 작성 및 시뮬레이션

감귤원에서 귤굴나방 개체군 동태의 이해와 효과적인 관리전략을 모색하기 위하여 이 해충의 개체군 모형을 개발하였다. 기본 단위 모형들의 온도의존 생물적 매개변수는 기존 보고된 자료를 이용하였다. 본 개체군 모형은 알, 소형유충, 대형유충, 번데기, 성충 등 5 발육단계로 구성하였다. 월동성충 또는 번데기를 초기 값으로 모형의 시작이 설정되었으며, 알, 유충, 번데기의 발육단계전이모형(1), 성충 산란모형(2), 기주식물 신초 성장모형(3) 및 온도와 풍속과 관련된 성충활동 모형(4) 등 몇 개의 모듈로 구성하였다. 모형의 시뮬레이션 결과 피크발생기는 45개 포장적합 중 36건에서 0일과 차이가 없는 것으로 나타나 잘 적합되었다. 감귤 신초의 이용(발생) 여부는 귤굴나방 개체군 크기의 중요한 제한요인으로 작용하였다. 또한 풍속은 귤굴나방의 성충활동에 크게 영향을 주었다. 월동 번데기 개체군이 귤굴나방 연간 개체군 크기에 중요하게 작용하였으며, 반면 제주지역에서 월동성충 개체군은 귤굴나방 발생에 크게 기여하지 못하였다. 본 개체군 모형을 이용하여 온도상승에 따른 귤굴나방의 페놀로지를 추정하였으며, 미래 기후변화 환경에서 관리방안에 대하여 고찰하였다.

인용문헌

- Abo-Kaf, N., Asian, L., Ahmed, I., 2006. Morphology and biology of citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Syria. Arab. J. Pl. Prot. 24, 45-48.
- Abu-Yaman, I.K., 1966. Insect pests of Saudi Arabia. Zeitschrift für angewandte Entomologie 58, 266 - 278.
- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Trans. Autom. Con. 19, 716-723.
- Albrigo, L.G., 1986. Peel morphology and fruit blemishes In: Citrus flowering, fruit set and development (Citrus Short Course). Edited by Ferguson, J.J. University of Florida. Institute of Food and Agricultural Sciences, pp. 73-80.
- Amiri-Besheli, B., 2011. The effect of some botanical pesticides against citrus leafminer (CLM) and two spotted mite (TSM). In pesticides in the modern world - Pesticides use and management. Dr. Margarita Stoytcheva (Ed.). InTech.
- Anagnou, V.M., 1995. First record of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Stainton) on citrus groves of mainland and island Greece. Annales de l'Institut phytopathologique Benaki 17(2), 149 - 152.
- Ando, T., Taguchi, K.Y., Uchiyama, M., Ujiye, T., Kuroko, H., 1985. (7Z-11Z)-7,11-hexadecadienal: sex attractant of the citrus leafminer moth, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera, Phyllocnistidae). Agric. Biol. Chem. Tokyo 49, 3633-3653.
- Ayoub, M.A., 1960. *Phyllocnistis citrella* Stainton, a main citrus pest in Saudi Arabia (Microlepidoptera: Lyonetiidae). Bull. Soc. Ent. Egypte (Cairo). 44, 387-391.
- Ba-Angood, S.A.S., 1977. A contribution to the biology and occurrence of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Staint. (Gracillariidae, Lepid.) in the

- Sudan. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 83, 106 - 111.
- Ba-Angood, S.A.S., 1978. On the biology and food preference of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Gracilariidae [sic], Lepidoptera) in PDR of Yemen. Zeitschrift für angewandte Entomologie 86(1), 53 - 57.
- Badawy, A., 1967. The morphology and biology of *Phyllocnistis citrella* Staint., a citrus leaf miner in the Sudan. Bulletin of the Entomological Society of Egypt 51, 95-103.
- Beattie, G.A.C., 1989. Citrus leaf miner. NSW Agric and Fisheries, Agfact H2 AE. 4, 1-4.
- Beattie, G.A.C., Liu, Z.M., Watson, D.M., Clift, A.D., Jiang, L., 1995. Evaluation of petroleum spray oils and polysaccharides for control of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). Journal of the Australian Entomological Society 34, 349-353
- Beattie, G.A.C., Liu Z.M., Watson, D.M., Clift, A.D., Liang, L., 1995. Evaluation of petroleum spray oils and polysaccharides for control of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillaridae). J. Aust. Ent. Soc. 34, 349-353.
- Berkani, A., 1995. Apparition en Algérie de *Phyllocnistis citrella* Stainton, chenille mineuse nuisible aux agrumes. Fruits 50, 347 - 352.
- Bogran, C.E., Ludwig, S., Metz, B., 2006. Using oils as pesticides. The Texas A&M University System, Texas AgriLife Extension Publication E-419. College Station, TX.
- <http://insects.tamu.edu/extension/publications/epubs/e-419.cfm>
- Boughdad, A., Bouazzaoui, Y., Abdelkhalek, L., 1999. Pest status and biology of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae), in Morocco. pp. 251-59. Proc Fifth Int Conf Pests Agri Part-2, Montpellier, France, 7-9 December.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. USA, Springer, New

York.

- CABI (Centre for Agriculture and Biosciences International). 2017. *Phyllocnistis citrella* (citrus leaf miner). Available from: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/40831>(accessed 15 August 2017)
- Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P., Markauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. J. Appl. Ecol. 11, 431-438.
- Charlesworth, B.C., 1994. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chhetry, M., Gupta, R., Tara, J.S., Pathania, P.C., 2012. Seasonal abundance of citrus leaf miner *Phyllocnistis citrella* stainton (Lepidoptera: gracillariidae) from Jammu and Kashmir. J Insect Sci. 25(2), 144-149.
- Chopra, R.L., 1928. Annual report of the entomologist to the government of Punjab lyallpur for the year 1975-76. Rep. Dep. Agric. Punjab, pp. 67-125.
- Choi, K.S., Kim, D.-S., 2016. POPMODEL 1.5. Ref. No.: C-2017-003991, Korea Copyright Commission. Patent IPC Registration No.: 1015784210000
- CISR: Citrus Leafminer - cizr.ucr.edu/citrus_leafminer.html(accessed 15 August 2017)
- Clausen, C.P., 1927. The citrus insects of Japan. USDA, Tech. Bull. (Washington) 15. 1-15.
- Clausen, C.P., 1931. Two citrus leaf miners of the Far East. USD A, Tech. (Washington) 252, 1-13.
- Clausen, C.P., 1933. The citrus insects of tropical Asia. Circ. U. S. Dep. Agric., No. 266, 35 pp. (Cited for Rev. Appl. Ent., 21: 404).
- Costa, V.A., de Sá, L.A.N., LaSalle, J., de Nardo, E.A.B., Arellano, F., Fuini, L.C., 1999. Indigenous parasitoids (hym., Chalcidoidea) of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lep., Gracillariidae) in Jaguariúna, Sao Paulo State, Brazil: preliminary results. Journal of Applied Entomology 123(4), 237 - 240.
- Cruz, R., Dale W.E., 1999. Control of the citrus leaf miner by drench

- treatment with imidacloprid on desert soils in Peru. Pflanzenschutz Nachr. Bayer 52, 310 - 319.
- Curry, G.L., Feldman, R.M., 1987. Mathematical foundations of population dynamics. The Texas Engineering experiment station monograph series, No. 3, Texas A&M University Press.
- Damos, P.T., Savopoulou-Soultani, M., 2008. Temperature dependent bionomics and modeling of *Anarsia lineatella* (Lepidoptera: Gelechiidae) in the laboratory. J. Econ. Entomol. 101, 1557-1567.
- DeOng, E.R., Knight, H., Chamberlin, J.C., 1927. A preliminary study of petroleum oil as an insecticide for citrus trees. Hilgardia 2, 351-386.
- De Prins, J., De Prins, W., 2016. Global taxonomic database of gracillariidae(Lepidoptera). world wide web electronic publication (<http://www.gracillariidae.net>).
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. PNAS. 105, 6668-6672.
- Dias, C., Carsia, P., Simoes, N., Oliveira, L., 2005. Efficacy of *Bacillus thuringiensis* against *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Phyllocnistidae). J. Econ. Entomol. 98, 1880-1883.
- Dimić, N., Spasić, R., Perić, P., Hrncić, S., 1997. Leafminer of agrumes - *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae), a new pest in Yugoslavia. Zastita Bilja 48(4 No 222), 225 - 238.
- Dumbleton, L.J., 1954. A list of insect pests recorded in South Pacific Territories. FAO S. Pacific Comm., Tech. Pap. (Brisbane) 79, 1-196.
- Elekçioğlu, N.Z., Uygun, N., 2004. The effect of temperature on development and fecundity of *Phyllocnistis citrella* Stainton. Turk ent Derg. 28, 83-93.
- Elekçioğlu N.Z., 2013. Determination of the natural mortality factors of citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) in Adana Province, Turkey. Turk. Entomol. Derg. 37(1), 21-30.

- Eyring, H., 1935. The activated complex in chemical reactions. J. Chem. Phys. 3, 107-115.
- Faeth, S., 1985. Host leaf selection by leafminers: interaction among three trophic levels. Ecology 66, 870-875.
- Fletcher, T.B., 1920. Life histories of indian insects. Microlepidoptera. Mem. Dept. Agric. India 6, No. 1-9, 217 pp.
- Foelkel, E., Redaelli, L.R., Jahnke, S.M., Losekann, P.B., 2009. Predation and parasitism of *Cirrospilus neotropicus* (Hymenoptera: Eulophidae) on *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in laboratory. Rev. Colomb. Entomol. 35, 156 - 162.
- Frazier, M.R., Huey, R.B., Berrigan, D., 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "Warmer Is Better". Am. Nat. 168, 512-520.
- García-Marí, F., 1996. Reunion de los países citricolas mediterraneos sobre el minador. Agadir (Marruecos), Febrero de 1996. Levante Agrícola 1, 6-9.
- García-Mari, F., Costa-Comelles, J., Vercher, R., Granda, C., 1997. El minador de hojas decitricos: Presente y futuro de una plaga importada. Phytoma Espana 92, 94 - 102.
- García-Marí, F., Vercher, R., Costa-Comelles, J., Marzal, C., Villalba, M., 2004. Establishment of *Citrostichus phyllocnistoides* (Hymenoptera: Eulophidae) as a biological control agent for the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae), in Spain. Biol. Con. 29, 215-226.
- Garijo, C., García, E.J., 1994. *Phyllocnistis citrella* (Stainton, 1856) (Insecta: Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistidae) in citrus growing of Andalucía (South Spain): biology, ecology and pest control. Boletín de Sanidad Vegetal Plagas. 20(4), 815 - 826.
- Garrido Vivas, A., 1994. *Phyllocnistis citrella* Stainton, biological aspect and natural enemies found in Spain. In: Proceedings of the Meeting of the IOBC/WPRS Working Group on Integrated Control in Citrus Fruits Crops,

Antibes, 27-28 Oct. 1994, IOBC/WPRS Bullet. 18(5), 1-14.

- Gentry, I.W., 1965. Crop insects of Northeast Africa - Southwest Asia. U.S. Dep. Agric. Agric. Res. Serv. Agric. Handb. 273, 1-210.
- Gibson, G.A.P., Huber, I.T., Woolley, J.B.(Editors), 1997. Annotated keys to the genera of nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 794 pp.
- Gottwald, T.R., Graham, J.H., Schubert, T.S., 2002. Citrus Canker: The pathogen and its impact. Online. Plant Health Progress doi:10.1094/PHP-2002-0812-01-RV.
www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/review/citruscanker/.
- Greve, C., Redaelli, L.R., 2006. Seasonal variation of immature stages of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) in Citrus sinensis orchards under two management systems. Neotrop. Entomol. 35, 828-833.
- Gyoutoku, Y., Murai, K., Miyata, T., Isoda, T., 1996. The resistance of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton, to insecticides and laboratory bioassay method. Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 40, 238-241.
- Hamamura, T., 1967. Studies on the overwintering of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton. (Lepidoptera: Lyonetiidae). Bulletin of the Fruit Tree Research Station. Series E. Akitsu. 22, 67-69.
- Heppner, J.B., 1993. Citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella*, in Florida (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae). Trop Lepid. 4, 49-64.
- Heppner, J.B., Dixon, W.N., 1995. Potential spread of *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae) in the United States. American Entomologist 41(2), 110 - 114.
- Hill, G.F., 1918. History of citrus canker in the Northern Territory (with notes of its occurrence elsewhere). N. Terr. Austr. Bull. (Darwin) 18, 1-8.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Int. J.

- Climatol. 25, 1965–1978.
- Howard, F.W., 1993. Effectiveness of two biorational substances (Neem and abamectin) against citrus leaf miner. TropicLine 6, No. 6.
http://ufdcimages.uflib.ufl.edu/UF/00/08/94/50/00007/TropicLine_06-6.pdf
- Hoy, M.A., Nguyen, R.U., 1997. Classical biological control of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae): theory, practice, art and science. Association for Tropical Lepidoptera 8, 1–19.
- Hoy, M.A., Nguyen, R., Hall, D., Pomerinke, M., Pena, J., Browning, H., Stansly, P. 1995. Establishment of citrus leafminer parasitoid. *Ageniaspis citricola* in Florida. Citrus Industry, December, pp. 12– 17.
- Huang, M.D., Chang ,D.X., Li, S.X., Mai, X.H., Tan, W.C., Szetsu, J., 1989a. Studies on population dynamics and control strategy of the citrus leaf miner. Acad. Ent. Sinica. (Beijing) 32, 58–67. [In Chinese; English abstract only seen].
- Huang, M.D., Yu, Y.S., Qiu, Z.S., Zhou, Q.M., Men, Y.J., Lin., S.G. 1989b. Life history of *Phyllocnistis citrella* Stainton and its occurrence. Acta Phytophyiactica Sinica (Beijing) 16, 159–162 [In Chinese; English abstract only seen]
- Hutson, J.C., Pinto, M.P.D., 1934. Two caterpillar pests of citrus. Trop. agric. Ceylon. 83, 188–193.
- Hyun, D.H., Choi, S.K., 2017. Cultivation of Hallabong (Citrus reticulata ‘Shiranui’). Jeju Agricultural Research and Extension Service, 157 pp. [In Korean]
- Hyun, S.Y., Elekçioğlu N.Z., Kim, S.B., Kwon, S.H., Kim, D.-S., 2017. Parameter estimation for temperature-driven immature development and oviposition models of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) in the laboratory. J. of Asia-Pacific Entomol. 20(3), 802–808.
- Jandel Scientific, 2002. TableCurve 2D. Automated curve fitting and equation discovery: version 5.01. Jandel Scientific, San. Rafael. CA.

- Janse, A.J.T., 1917. Check-List of the South African Lepidoptera Heterocera. Pretoria, South Africa: Buckley and Van Duyn.
- Jeffers, J.N.R., 1982. Modeling. Chapman and Hall, London, 80 pp.
- Kalshoven, L.G.E., 1981. Pests of crops in Indonesia. PT Ichtiar Baru - van Hoeve, Jakarta, 701 pp.
- Kang, S.H., Lee, J.-H., Kim, D.-S., 2015. Temperature-dependent fecundity of overwintered *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) and its oviposition model with field validation. *Pest Manag. Sci.* 71, 1441-1451.
- Im, D.-S., Ahn, J.J., Lee, J.-J., 2017. A review for non-linear models describing temperature-dependent development of insect populations: characteristics and developmental process of models. *Korean J. Appl. Entomol.* 56, 1-18.
- Kim, D.-S., Choi, K.S., Jang, Y.S., Song, J.H., 2009. The effects of elevated temperatures on the population phenology and abundance of citrus pests in Jeju, Korea. In *International Symposium on Climate Change and Insect Pest*, 96-98.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2003. Oviposition Model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Ecol. Model.* 162, 145-153.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2010. A population model for the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae), in a Korean orchard system. *Ecol. Model.* 221, 268-280.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2015. Multi-modal oviposition model of overwintered *Unaspis yanonensis* (Hemiptera: Diaspididae) females and its field validation. *J. Asia-Pac. Entomol.* 18, 787-795.
- Kim, H.J., Kim, H.S., Jung, S.H., Lee, S.H., 2013. Analysis on effects of protection against wind according to tree species and planting methods of the wind break forest based on the wind tunnel experiment. *Proceeding of 2013 Congress in The Korean Institute of Forest Recreation Welfare.* pp. 791-794. [In Korean]

- Kim, D.-S., Lee, J.-H., Yiem, M.-S., 2001. Temperature-dependent development of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae), and its stage emergence models. *Environ. Entomol.* 30, 298-305.
- Kim, K.S., Kim, D.H., Lee, S.C., Hyun, J.W., 2002. Diagnostic and control of citrus pests. National Jeju Agricultural Experiment Station, RDA. Seoul Moonhwasa, Seoul. 226 pp. [In Korean]
- Kim, S.B., Kim, D.-S., 2017. A tentative evaluation for the population establishment of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) by its population modeling: considering the temporal distribution of host plants in a selected area in Jeju, Korea. Submitted in *Journal of Asia-Pacific Entomology*.
- Knapp, J.L., Peña, J.E., Stansly, P.A., Heppner, J., Yang, Y., 1993. Citrus leafminer, a new pest of citrus in Florida. *Citrus Industry* 74(10), 42 - 44.
- Knapp, J.L., Albrigo, L.G., Browning H.W., Bullock, R.C., Heppner, J.B., Hall, D., Hoy, M.A., Nguyen, R., Peña, J.E., Stansly, P.A., 1995. Citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton: current status in Florida-1995. Gainesville, Florida Cooperative Extension Service, IFAS, Univ. Florida, 26 pp.
- Kontodimas, D.C., Eliopoulos, P.A., Stathas, G.J., Economou, L.P., 2004. Comparative temperaturedependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluating of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environ. Entomol.* 33, 1-11.
- Krauss, W., Baumann, S., Bokel, M., Keller, U., Klenk, A., Klingele, M., Pohnl, H., Schwinger, M., 1987. Control of Insect Feeding and Development by Constituent *Melia azadirach* and *Azadirachta indica*, In: Schmutterer, H. and K.R.S. Ascher (eds.), Proc 3 rd International Neem Conference, Nairobi, Kenya, pp. 375-385
- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L., Craigen, R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ.*

Entomol. 24, 68-75.

- Latif, A., Yunus, C.M., 1951. Food plants of citrus leaf miner *Phyllocnistis citrella* in the Punjab. Bull. Ent. Res. 42, 311-316.
- Lee, S.C., Kim, S.S., Kim, D.-I., 1990. Ecological characteristics and control of *Phyllocnistis citrella* and *Panonychus citri* at the citron plantation. Res. Rept. RDA (Agri. Institutional Cooperation) 33, 37-48. [In Korean with English abstract]
- Lee, S.Y., Kim, I.K., Park, Y.-K., Choi, C.-W., Byun, B.-K., 2015. Preliminary survey of indigenous parasites associated with *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera, Gracillariidae) in Jeju, Korea. Journal of Asia-Pacific Biodiversity 8, 371-374
- Lee, S.Y., Kim D.-S., Choi, C.-W., Hwang, R.Y., Ku, D.-S., Byun, B.-K. 2017. Indigenous parasitoids as effective natural enemies of *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Korea. Journal of Forestry Research, 28(1), 183-187.
- Legaspi, J.C., French, J.V., Schauff, M.E., Woolley, J.B., 1999. The citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in South Texas: incidence and parasitism. Fl. Entomol. 82, 305 - 316.
- Legaspi, J.C., French, J.V., Garza Zuniga, A., Legaspi Jr., B.C., 2001. Population dynamics of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae), and its natural enemies in Texas and Mexico. Biol. Cont. 21, 84 - 90.
- Lim, U.T., Hoy, M.A., 2006. Overwintering the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae), without diapause in Florida. Fla. Entmol. 89, 361-366.
- Lioni, A.S.R., Cividanes, F.J., 2004. Ecological life table of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). Neotrop. Entomol. 33, 407-415.
- Liu, Z., Beatie, G., Hodgkinson, M., Jiang, L., 2001. Influence of petroleum

- derived spray oil aromaticity, equivalent n-paraffin carbon number and emulsifiers concentration on oviposition of citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton. Journal of the Australian Entomological Society 40, 193-196.
- Logan, J.A., Wollkind, D.J., Hoyt, S.C., Tanigoshi, L.K., 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Environ. Entomol. 5, 1133-1140.
- Ludwig, A.J., Reynolds, J.F., 1988. Statistical ecology: A primer on methods and computing, John Wiley & Sons, Inc, New York.
- Mari, F.G., Costa-Comelles, J., Vercher, R., Verdu, M.J., Aliaga, J.L., 1996. Population trends and native parasitoids of the citrus leafminer in Valencia (Spain). In: Hoy, M.A. (ed.), Managing the Citrus Leafminer. Proceedings from an international conference. Orlando, Florida, pp. 23-25.
- Marjorie, A.H., Nguyen, R., 1997. Classical Biological Control of the Citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae): Theory, Practice, Art and Science. Tropical Lepidoptera 8(1), 1-19.
- Martín Santana, P., Pardo, C., Ramírez, J.L., Ocete, M.E., 1996. Distribución espacial de *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) en cítricos de la provincia de Sevilla. Boletín de Sanidad Vegetal Plagas. 22(1), 125 - 132.
- Mckenna, M.M., Abou-Fakhr Hammad, E.M., T Farran, M.T., 2013. Effect of *Melia azedarach* (Sapindales: Meliaceae) fruit extracts on Citrus Leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae). SpringerPlus 2(1), 144.
- Meyricl, E. 1909. New South African Microlepidoptera. Ann. S. African Mus. Pretoria. 5, 349-379.
- Mingdu, H., Shuxin, L., 1989. The damage and economic threshold of citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton to citrus. In Studies on the Integrated Management of Citrus Pests, Academic Book and Periodical Press, Guanzhou, China, pp. 84-89.

- Morakote, R. & P. Nanta, 1996. Managing the Citrus leafminer in Thailand, 30-33. In: Hoy, M. (Ed.), Managing the Citrus Leafminer. Proceedings of the International Conference, Gainesville Orlando, FL, pp. 23-25.
- Mordue, A.J., Nisbet, A.J., 2000. Azadirachtin from the neem tree *Azadirachta indica*: its action against insects, *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 4, 615-632.
- Mordue, A.J., Simmonds, M.S.J., Ley, S.V., Blaney, W.M., Mordue, W., Nasiruddin M., Nisbet A.J. 1993. Actions of azadirachtin, a plant allelochemical, against insects. *Pestic. Sci.* 54, 277-284.
- Nagamine, W.T., Heu R.A., September 2003. Citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton. State of Hawaii, Department of Agriculture, New Pest Advisory No. 00-01.
<http://hdoa.hawaii.gov/pi/files/2013/01/npa00-01-climiner2.pdf>
- Needham, J.G., Frost, S.W., Tothill, B.H., 1928. Leaf-mining Insects. Williams and Wilkins Company, Baltimore.
- Paik, W.H., 1958. Citrus insect problems in Quelpart Island. *Korean J. Appl. Zool.* (Seoul) 1, 26-35. [In Korean with English abstract]
- Pandey, N.D., Pandey, Y.D., 1964. Bionomics of *Phyllocnistis citrella* Stt. (Lepidoptera: Gracillariidae). *Indian. J. Ent.* 26, 417-23.
- Peña, J.E., 1994. Update on control of the citrus leafminer. *Proc. Fla. State. Hort. Sot.* 106, 47-51.
- Peña, J.E., Duncan, R., Browning, H., 1996. Seasonal abundance of *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and its parasitoids in south Florida citrus. *Environ. Entomol.* 25, 698 - 702.
- Patel, R.K., Swapnil, P., Jadhav, K.M., 2012. Biology of citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton on kagzi lime. *Agres.* 1, 76-80.
- Pruthi, H.S., Mani, M.S., 1945. Our knowledge of the insect and mite pests of citrus in India and their control. *Sci. Monog. No. 16, Imp. Counc. Agr. Res., Delhi*, 1-42.

- Pruvost, O., Vernière, C., Hartung, J., Gottwald, T.R., Quetelard, H., 1997. Towards an improvement of citrus canker control in Reunion island. *Fruits*, 52, 375-382.
- Radke, K., Kandalkar, M., 1987. Bionomics of *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). *P. K. V. Res. J. (Akola)* 11, 91-92.
- Raga, A., Satol, M.E., Souza, M.F., Siloto, R.C., 2001. Comparison of spray insecticides against citrus leafminer. *Arq. Inst. Biolo.*, 68, 77-82
- Rehman, K.A., Yunus, M., 1945. The citrus leafminer. *Indian Farm*. 6, 221.
- Robles-González, M., Medina-Urrutia, V.M., Morfín-Valencia, A., 2005. Daño de minador de la hoja de los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) en limón Mexicano. *Revista Chapingo Serie horticultura* 11, 379-386
- Rohatgi, A., 2015. WebPlotDigitizer, Ver. 3.9. Austin, Texas, USA. (available at <http://arohatgi.info/WebPlotDigitizer>)
- Rutherford, A., 1914. Leaf miner of citrus (*Phyllocnistis citrella*, Stainton). *Trap. Agric. (Peradeniya)* 43, 49-50.
- Roy, M., Brodeur, J., Cloutier, C., 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environ. Entomol.* 31, 177-187.
- Sahayaraj, K., Balasubramanian, R., 2016. Artificial rearing of reduviid predators for pest management. Springer, Singapore.
- Sandhu, M.S., 1964. Bionomics of *Phyllocnistis citrella* Stainton. M. Sc. Thesis, Punjab Agricultural University.
- Sarada, G., Gopal, K., Sankar, T.G., Lakshmi, L.M., Gopi, P., Nagalakshmi, T., Ramana, K.T.V., 2014. Citrus leaf miner (*Phyllocnistis citrella* Stainton, Lepidoptera: Gracillariidae): biology and management: a review. *RPJAAS*. 3, 39-48.
- SAS Institute, 1999. SAS System for Window, Release 8.02. SAS Institute,

- Cary, NC.
- Schaffer, B., Peña, J.E., Colls, A.M., Hunsberger, A., 1997. Citrus leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) in lime assessment of leaf damage and effects on photosynthesis. *Crop. Prot.* 16, 337 - 343.
- Schauff, M.E., LaSalle, J., Wijesekara, G.A., 1998. The genera of chalcid parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) of citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). *Journal of Natural History* 32(7), 1001 - 1056
- Schmutterer, H., 1990. Properties and potential of natural pesticides from the neem tree, *Azadirachta indica*. *Ann. Review of Entomol.* 35, 271-297
- Schwartz, G., 1978,. Estimating dimensions of a model. *Ann. Stat.* 6, 461-464.
- Sclove, L., 1987. Application of model-selection criteria to some problems in multivariate analysis. *Psychometrika* 52, 333-343.
- Shiraki, T., 1934. Insect pests of citrus trees in Ferosa. *J. Sci. Trop agric.* 6, 29-36.
- Shaffer, P.L., Gold, H.J., 1985. A simulation model of population dynamics of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Ecol. Model.* 30, 247-274.
- Shapiro, J.P., Schroeder, W.J., Stansly, P.A., 1998. Bioassay and efficacy of *Bacillus thuringiensis* and an organosilicone surfactant against the citrus leafminer (Lepidoptera: Phyllocnistidae). *The Florida Entomologist* 81, 201 - 210.
- Shi, P., Ge, F., 2010. A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates. *J. Therm. Biol.* 35, 225-231.
- Siddigi, M.S., Mahur., K.P., 1981. Bionomics of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* St. *Prog. Hon. (Ranikhet)* 13, 55-64.
- Siu-King, L., Ren-Guang, Z., 1980. The morphology of the citrus leafminer (*Phyllocnistis citrella* Stainton) and its food plants in Kwangtung Province. *J. South China, Agricultural College* 1, 113-120.

- Smith, C.M., 2005. Plant resistance to arthropods, molecular and conventional approaches, 423 pp. Springer, The Netherlands.
- Smith, D., Beattie, G.A.C., Broadley, R., 1997. Citrus pest and their natural enemies: Integrated Pest Management In Australia. Queensland DPI & HRDC, Brisbane, Australia.
- Sohi, G.S., Verma., G.C., 1965. Feeding habits of *Phyllocnistis citrella* Stn. in relation to the anatomical structure of the leaf. Indian J. Entomol. 27, 483 - 485.
- Sohi, G.S., Sandhu, M.S., 1968. Relationship between citrus leafminer (*Phyllocnistis citrella* Stainton) injury and citrus canker (*Xanthomonas citri* (Hasse) Dowson) incidence on citrus leaves. J Res Punjab Agric Univ. 5, 66 - 69.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York, Freeman.
- Song, J.H., Kang, S.-H., 2006. Responses of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) for a sex pheromone component, (Z,Z)-7, 11-hexadecadienal on Jeju Island. Korean J. Appl. Entomol. 45, 161-167.
- Stainton, H.T., 1856. Descriptions of three species of Indian Micro-Lepidoptera. Trans. Ent. Soc. London 3, 301-304.
- Stansly, P., Rouse, R.E., 1993. Reduce winter flush, reduce citrus leafminer damage next spring. Citrus Industry 7, 40-41.
- Stelinski, L., 2011. Leafminer control update. Citrus Industry 94(4), 26-28.
- Taylor, F., 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. Am. Nat. 117, 1-23.
- Vercher, R., Farias, A., Marzal, C., Soto, A., Tena, A., Garcia-Mari, F., 2008. Factors influencing adult female oviposition in the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella*. Agri. For. Entomol. 10, 45-51.
- Thomas, R.T.S., 1962. The pests of some cultivated plants in Netherlands New

- Guinea. Bull. Dept. Econ. Affairs (Agric. Serv.), Hollandia (Dutch New Guinea) 1, 1-126.
- Tomlin, C., 2003. The pesticide manual. 13th edition. British Crop Protection Council, Hampshire, UK.
- Ujiye, T., 1988. Parasitoid complex of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Phyllocnistidae) in several citrus-growing districts of Japan, Kyushu 34, 180-183. [In Japanese].
- Ujiye, T., Adachi, I., 1995. Parasitoids of the citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) in Japan and Taiwan, Bulletin of the Fruit Tree Research Station 27, 79-102. [In Japanese].
- Ujiye, T., Kamijo, K., Morakote, R., 1996. Species composition of parasitoids and rate of parasitism of the citrus leafminer (CLM), *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) in central and northern Thailand, with key to parasitoids of CLM collected from Japan, Taiwan and Thailand, Bulletin of the Fruit Tree Research Station, 29, 79-106. [In Japanese].
- Ujiye, T., 2000. Biology and control of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae) in Japan. Japan agric. Res. Quart. 34, 167-173.
- Uygun, N., Karaca, I., Aytas, M., Yumruktepe, R., Yigit, A., Ulusoy, M.R., Kersting, U., Tekeli, N.Z., Canhilal, R., 1995. A serious citrus pest: Citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). Türkiye Entomoloji Dergisi. 19(4), 247 - 252.
- Van Deventer, W., 1904a. Over de ontwikkelingstoestanden van eenige Microlepidoptera van Java. Tijdschrift voor Entomologie 46(2), 79 - 89.
- Van Nieuwerkerken, E.J., Kaila, L., Kitching, I.J., et al., 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. In: Zhang, Z.-Q., Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness. Zootaxa, 3148, 212 - 221.
- Vargas, O.H., Bobadilla, G.D., Jiménez, R.M., Vargas, H.C., 1998. Algunas

- características biológicas del minador foliar de los cítricos, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae), observadas en el valle de Azapa, I-Región. Idesa, 15, 65 - 75.
- Vercher, R., Farias, A., Marzal, C., Soto, A., Tena, A., Garcia-Marí, F., 2008. Factors influencing adult female oviposition in the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella*. Agri. For. Entomol. 10, 45-51.
- Villanueva-Jimenez, J.A., Hoy, M.A., 1998. Toxicity of pesticides to the citrus leafminer and its parasitoid *Ageniaspis citricola* evaluated to assess their suitability for an IPM program in citrus nurseries. BioControl. 43, 357-388.
- Voûte, A.D., 1934. De Djeroek-Mineerrups (*Phyllocnistis citrella*). Korte Mededeelingen van het Instituut voor Plantenziekten 19, 38 pp.
- Wagner, T.L., Wu, H., Sharpe, P.J.H., Schoolfield, R.M., Coulson, R.N., 1984. Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. Ann. Entomol. Soc. Am. 77, 208-225.
- Wagner, T.L., Wu, H., Feldman, R.M., Sharpe, P.J.H., Coulson, R.N., 1985. Multiple-cohort approach for simulating development of insect populations under variable temperatures. Ann. Entomol. Soc. Am. 78, 691-704.
- Waterston, J., 1915. New species of Chalcidoidea from Ceylon. Bulletin of Entomological Research 5, 325-342.
- Welter, S.C., 1989. Arthropod impact on plant gas exchange. In: Bernays, E.A. (Ed), Insect-Plant interactions 1, pp. 135-151.
- Willink, E., Salas, H., Costilla, M., 1996. El minador de la hojas de los cítricos, *Phyllocnistis citrella* en el NOA. Revista Avance Agroindustrial 16(65), 15 - 20.
- Wilson, C.G., 1991. Notes on *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Phyllocnistidae) attacking four citrus varieties in Darwin. Australian Journal of Entomology 30, 77 - 78.
- Xiao, Y., Fadamiro, H.Y., 2010. Exclusion experiments reveal relative contributions of natural enemies to mortality of citrus leafminer,

Phyllocnistis citrella (Lepidoptera: Gracillariidae) in Alabama satsuma orchards. Biol. Con. 54, 189-196.

Yonow, T., Zalucki, M.P., Sutherst, R.W., Dominiak, B.C., Maywald, G.F., Maelzer, D.A., Kriticos, D.J., 2004. Modelling the population dynamics of the Queensland fruit fly, *Bactrocera (Dacus) tryoni*: a cohort-based approach incorporating the effects of weather. Ecological Modelling 173(1), 9-30.

Zeb, Q., Khan, I., Inayatullah, M., Hayat, Y., Khan, M.A., Saljoqi, A.R., Khan, M.A., 2011. Population dynamics of citrus whiteflies, aphids, citrus psylla leaf miner and their biocontrol agents in Khyber Pakhtunkhwa. Sarhad J. Agric. 27(3), 451-457.

Appendix I. Geographical coordinate and meteorological information for the regions where experimental data were collected in the present study.(부록 I: 본 연구의 실험자료가 수집된 지역의 지리좌표와 기상정보)



Appx. I. Fig. 1. Location of orchards where field surveys were conducted.

Appx. I. Table 1. Table 1. Geographical coordinate for orchards where field surveys were conducted

Ochard	Site	Latitude	Longitude	Altitude (m)
A	188, Hamdoek-ri, Jocheon-eup	N 33°32'37.09"	E 126°40'36.33"	47
B	641, Hamdoek-ri, Jocheon-eup	N 33°31'17.14"	E 126°40'04.21"	44
C	1413-1, Josu-ri, Hankyeong-myeon	N 33°19'58.66"	E 126°13'29.45"	65
D	92-1, Anseong-ri, Daejeong-eup	N 33°15'53.50"	E 126°17'36.81"	85
E	1693-3, Topyeong-dong	N 33°16'51.03"	E 126°35'17.28"	163
F	1254, Wimi-ri, Namwon-eup	N 33°18'07.82"	E 126°40'05.86"	158
G	4032, Wimi-ri, Namwon-eup	N 33°16'55.75"	E 126°38'57.33"	60
H	2940-1, Wimi-ri, Namwon-eup	N 33°16'13.41"	E 126°39'29.31"	2
I	1053, Sehwa-ri, Pyoseon-myeon	N 33°19'51.51"	E 126°48'03.86"	71

Appx. I. Table 2. Meteorological information in Turkey and Jeju, which was obtained from Worldclim 1.4 database

	Locality	Referenced sites		Investigated sites	
		Adana (Turkey)	Aden (Yemen)	Jeju (South Korea)	Seogwi (South Korea)
	Latitude	N36°59'50.69"	N13°19'57.79"	N33°30'13.84"	N33°15'00.72"
	Longitude	E35°17'17.04"	E45°32'35.95"	E126°29'41.62"	E126°33'31.41"
Bioclimatic variables	Description for variables	Meteorological data			
BI01	Annual Mean Temperature	192 ¹⁾	282	153	157
BI02	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))	115	85	63	69
BI03	Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)	38	52	23	25
BI04	Temperature Seasonality (standard deviation *100)	6678	2760	7258	6984
BI05	Max Temperature of Warmest Month	342	367	294	294
BI06	Min Temperature of Coldest Month	46	206	26	24
BI07	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)	296	161	268	270
BI08	Mean Temperature of Wettest Quarter	104	313	249	242
BI09	Mean Temperature of Driest Quarter	274	299	63	91
BI10	Mean Temperature of Warmest Quarter	274	316	249	249
BI11	Mean Temperature of Coldest Quarter	104	248	63	69
BI12	Annual Precipitation	677	48	1424	1678
BI13	Precipitation of Wettest Month	137	8	234	260
BI14	Precipitation of Driest Month	6	1	44	46
BI15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)	71	41	56	54
BI16	Precipitation of Wettest Quarter	343	17	643	739
BI17	Precipitation of Driest Quarter	28	7	170	182
BI18	Precipitation of Warmest Quarter	28	10	643	662
BI19	Precipitation of Coldest Quarter	343	14	170	184

¹⁾ All variables represented as Celsius degree * 10 (temperature) or mm (precipitation) unless other description.

Appendix II. Morphological characters of parasitoids found in the present study (부록 II : 발견종의 형태적 특징)

1. 동정 및 화상촬영

발견된 천적 종은 실체현미경(SMZ645, Nikon, Japan)으로 분류 특징을 관찰하여 동정하였다. *Sympiesis* 속과 *Quadrastichus* 속의 경우 제주테크노파크 생물종다양성 연구소의 주사전자현미경(MiniSEM SNE-3000M, (주)쎬크, Korea)를 사용하였고, 그 외의 종은 국립원예특작과학원 감귤연구소의 디지털현미경(VHX-900F with VH-Z100R, KEYENCE, Japan)을 이용하여 분류 특징을 촬영하여 화상을 보존하였다.

2. 발견종의 형태적 특징

Sympiesis striatipes (Ashmead)

Sympiesis 속의 특징 (Appx. II. Fig. 1)

발목마디(Tarsi)가 4 마디이고 암수 모두에 촉각자루마디(funicle) 4마디가 있다. 아연맥(submarginal vein) 등쪽에 3개 혹은 그이상의 단단한 털이 나 있고 연문맥(stigmal vein) 보다 긴 후연맥(postmarginal vein)이 있다. 등판도랑(notauli)은 불완전하다. 작은방패판(scutellum)은 그물모양으로 조각나 있고 빛나지는 않으며 옆줄이 없다(Appx. II. Fig. 1). 가슴배마디(propodeum)에는 가운데 이랑돌기(median carina)가 있는 것도 있고 없기도 하지만 주름(plica)이나 분할선(costula)은 없다(Schauff et al., 1998).

Sympiesis purpureus, sp. (*Sympiesis striatipes* (Ashmead))

머리는 높이 보다 폭이 더 넓다 (3 : 4), 눈에는 아무런 것이 없고, 눈에 띄게 부풀려 올라있다. 정수리(vertex), 이마(frons) 및 이마방패(clypeus)는 윤기가 나고, 무늬는 없으며 (홀눈(ocellar) 삼각형 안에는 제외), 거친 원형 또는 둥근 각을 가진 사각형 홈(scrobes), 입 구석과 하안각 사이의 좁은 선형 융기부(ridge), 그리고 이마방패(clypeal) 가장자리는 단순하고 오목하다. 후두(Occiput)에는 아주

짧은 털과 그물무늬가 있다. 정수리(vertex)의 각 면에 두 개의 강모가 있다. 뒤쪽 홑눈들(posterior ocelli)은 후두부 가장자리(occipital edge) 근처에서 넓게 떨어져있고 그 사이로 4 개의 강모가 있는데 각기 홑눈 앞에 하나씩 있다. 그리고 궤도를 따라 약 10개의 작은 강모들이 있다. 이마(Frons)는 비어있다.

뺨(genae)에서 얼굴(face)을 분리하는 좁은 이랑 앞에 작은 강모 2개가 있고, 그리고 입 가장자리 중앙 윗 부분에 4개가 더 있다. 얼굴 표면이 균일하게 매끄럽지 만, 초점을 맞추어 보면 외피에 내부 그물무늬가 선명하다. 광대뼈 이랑(malar keel) 뒤에 뚜렷하고 구부러졌으며 길쭉한 그물조직이 있고, 겹눈 뒤에 털로 된 줄이 있다(Waterston, 1915).

***Quadrastichus* sp.** (Appx. II. Fig. 2)

발목마디(Tarsi)는 4 마디이다. 암컷의 촉각자루마디(funicle)는 3마디이고 수컷의 촉각자루마디(funicle) 4마디이며, 모든 촉각자루마디 분절(funicular segments)이 뚜렷하게 폭 보다 길다. 아연맥 등에 강모 1개가 있다. 아연맥(submarginal vein)은 줄어들거나 없는데 연문맥(stigmal vein)보다 1/3이하 이다. 등판도랑(notauli)은 완전한 상태로 존재하고, 가운데가슴방패판(mesoscutum)에는 중앙에 강모가 한 개있는 등판도랑(notaulus)들이 있다(fig. 5). 작은방패판(scutellum)에는 2개의 강모가 있으며 세로 줄 2쌍이 있다. 가슴배마디(propodeum)에는 Y모양의 옆기문이랑(paraspiracular carina)이 없다(Schauff et al., 1998).

***Ageniaspis* sp.** (Appx. II. Fig. 3)

발목마디(Tarsi)는 5 마디이고 촉각자루마디(funicle)는 6 마디이다. 좌 우 겨등랑이는(axillae)는 삼각형이고 중앙이나 그 근처에서 만난다. 가운데가슴옆판(mesopleuron)은 크게 확장되어 있고 매끄럽고 볼록하며 크다기보다 길다. 가운데가슴순판(mesoscutum)은 볼록하고 등판도랑(notauli)은 완전하지 않다. 앞다리 와 가운데 다리 밑마디(coxa)는 밑마디 지름보다 작다. 앞날개의 연맥(marginal vein)은 줄어들어 있는데 연문맥(stigmal)보다 확실히 길지 않다(Schauff et al., 1998).

***Neochrysocharis* sp.** (Appx. II. Fig. 4)

발목마디(Tarsi)는 5 마디이다. 아연맥(submarginal vein)에는 2개의 강모(setae)가 있다. 후연맥(postmarginal vein)은 적어도 연문맥(stigmal vein) 만큼 길다. 앞 날개에는 연문맥(stigmal vein)에서 방사하는 강모 선(line)이 없고 어두운 횡단 띠(band)는 전혀 보이지 않는다. 작은방패판(scutellum)에는 한쌍의 강모가 있고 가슴배마디(propodeum)에는 가운데이랑돌기(median carina) 옆주름(plicae)이 없으며 후측판횡단봉합선(transepimeral suture)은 끈다(Schauff et al., 1998).

***Pnigalio* sp.** (Appx. II. Fig. 5)

발목마디(Tarsi)는 5 마디이고 암 수 둘 다 촉각자루마디(funicle)는 4마디이다. 아연맥(submarginal vein) 등에 3개 혹은 그 이상의 강모가 있고 후연맥(postmarginal vein)이 존재하는데 연문맥(stigmal vein) 보다 길다. 등판도랑(notauli)은 완전하지 않고 작은방패판(scutellum)에는 조각난 홈들이 있고 반질거리지 않으며 옆줄(lateral lines)이 없다. 가슴배마디(propodeum)는 매끄럽고 빛이 나며 가운데이랑돌기(median carina)와 옆주름(plicae)과 분할선(costula)이 잘 발달되어 있다(Schauff et al., 1998).

***Trichomalopsis* sp.** (Appx. II. Fig. 6)

발목마디(Tarsi)는 5 마디이고 촉각자루마디(funicle)는 6 마디이다. 머리에는 선명한 뒷불용기선(postgenal carinae)이 없고 입 근처에 패인 곳이 없다. 후두(occiput)에는 홑눈(ocelli) 과 소공(foramen) 중간 쪽에 횡이랑돌기(transverse carina)가 위치해 있다. 겨드랑이(axillae)는 내측으로 넓게 갈라진다. 작은방패판(scutellum)에는 다소 균일하게 조각난 홈들이 있고 앞 뒤 부분도 현저하게 다르지 않다. 가슴배마디(propodeum)에는 옆주름(plicae)이 선명하고 가운데이랑돌기(median carina)는 일반적으로 선명하다. 이것들은 공모양 그물무늬의 목덜미(nucha) 중심으로 수렴된다. 배자루마디(petiole)는 길다기보다 넓던지 불분명하고 연문맥(stigmal vein)은 연맥(marginal vein) 길이와 거의 같다(Schauff et al.,

1998).

***Holcopelte* sp.** (Appx. II. Fig. 7)

발목마디(Tarsi)는 4 마디이고 아연맥(submarginal vein)에 2개의 강모가 있으며 이마방패(clypeus)는 얼굴 주변 영역에서 뚜렷하게 드러나 있다. 후두(occiput) 끝이 심하게 각저 있다. 가운데가슴방패판(mesoscutum) 뒤쪽 절반 정도에 깊은 등판도랑(notauli)이 있고 후반부에 짧은 가운데 도랑이 소순판(scutellum) 앞 쪽에서 뻗어 나와 있다. 소순판(scutellum)에는 한 쌍의 강모가 있다. 가슴배마디(propodeum)에는 가운데이랑돌기(median carina)와 옆주름(plicae)은 없고 배자루마디(petiole)는 있다(Schauff et al., 1998).

***Ooctonus* sp.** (Appx. II. Fig. 8)

날개와 홑눈(ocelli)이 있고 날개가 잘 발달되어 있다. 암컷의 채찍마디(flagellum)는 선명한 곤봉상(clavate)이며 촉각곤봉부(clava)는 1-3마디로 되어 있다. 발목마디(Tarsi)는 5 마디이고 촉각자루마디(funicle)는 8마디이다. 얼굴(face)에는 아촉각도랑(subantennal grooves)이 없다. 가슴배마디(propodeum)에는 다이아몬드와 같은 무늬가 있는 이랑돌기(carinae)가 있다. 복부(metasoma)에는 넓이보다 최소 2배 이상 긴 배자루마디(petiole)가 있고, 옆면에서 복부제3등판(metasomal tergum3)은 복부제2등판(metasomal tergum2)보다 길다(Gibson et al., 1997).

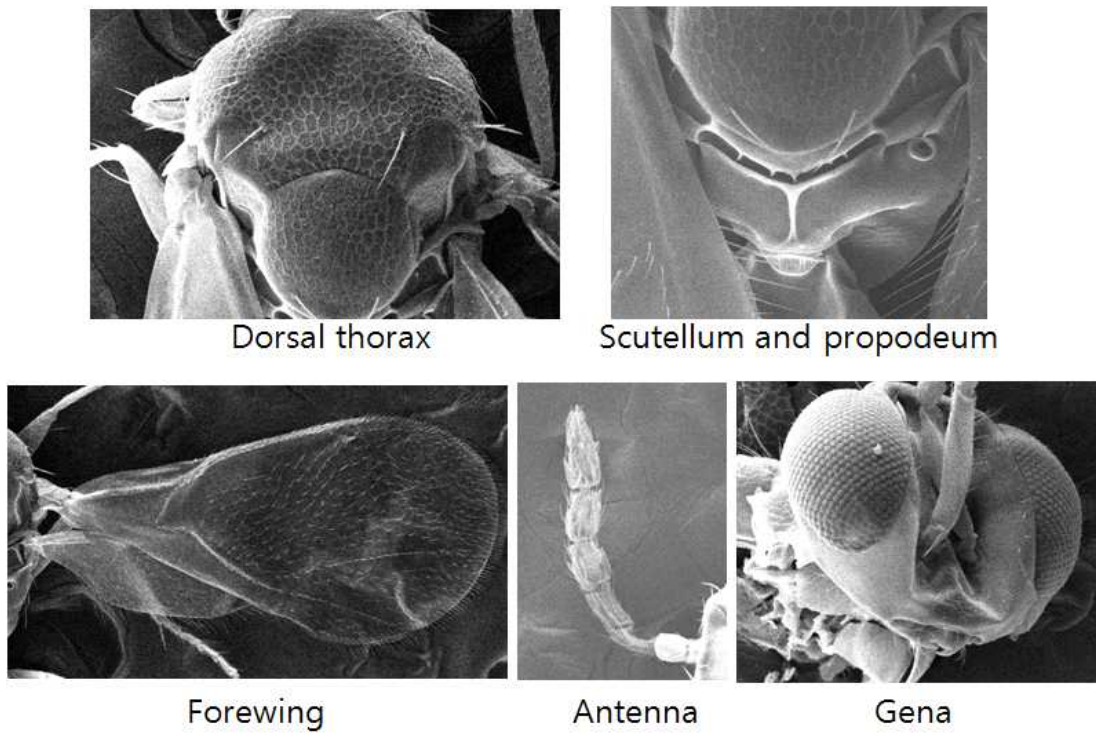
***Aphelinus* sp.** (Appx. II. Fig. 9)

발목마디(Tarsi)는 5마디인데 가운데다리발목마디(mesotarsus)는 4마디이다. 날개 판을 향해 뒤로 뻗어 있지 않은 옆연문(parastigma)이 앞날개(Forewing)에 있고 후연맥(postmarginal vein)은 연맥(marginal vein) 길이의 최소 1/4정도 되거나 아주 짧거나 없으며 연문맥(stigmal vein)은 연맥(marginal vein)의 1/4보다 길지 않다. 채찍마디(flagellum)는 3개의 촉각자루마디분절(funicular segments)로 이루어져 있고 촉각곤봉부(clava)는 1마디로 되어 있다. 앞날개에는 벗겨진선(linea calva)이 있는데 가끔 선명하지 못하거나 없다(Centrodora spp.).

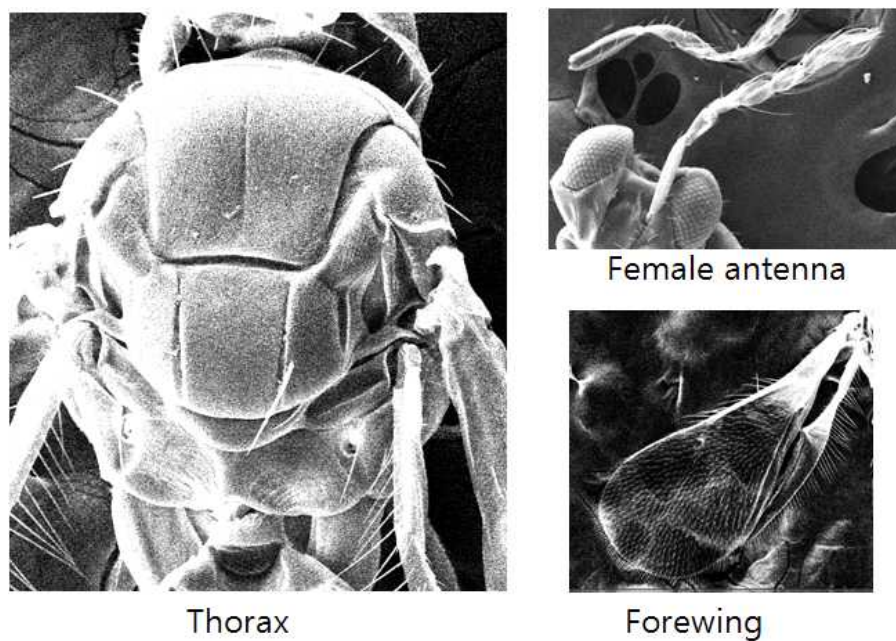
앞가슴등판(Pronotum)은 나누어져 있고 날개는 유리질이다. 다리에는 색띠가 없으며 몸의 색은 일정하고 가끔은 밝고 어두운 부분자국이 있다. 상부앞가슴측판(acropleuron)은 가끔 넓은데 가운데가슴옆판(mesepimeron)처럼 3배 이상 넓지는 않다. 암컷의 외부생식기(hypopygium)는 다양하다. 몸은 길지 않고 복부(metasoma)는 머리와 가슴(mesosoma)을 합한 것보다 짧다. 앞날개의 아연맥과 연맥(submarginal and marginal veins)을 합한 길이가 날개의 절반 이상이다. 가슴배마디(Propodeum)는 뒷가슴등판(metanotum)보다 2배 이상 길지 않고 볼록 볼록 튀어나온 것(crenulae)이 없다. 암컷의 경우 외부생식기(hypopygium)가 복부의 끝 정점을 향하여 뻗어 있고 산란관(ovipositor)의 끝은 닫혀있다(Gibson et al., 1997).

Trichogramma sp. (Appx. II. Fig. 10)

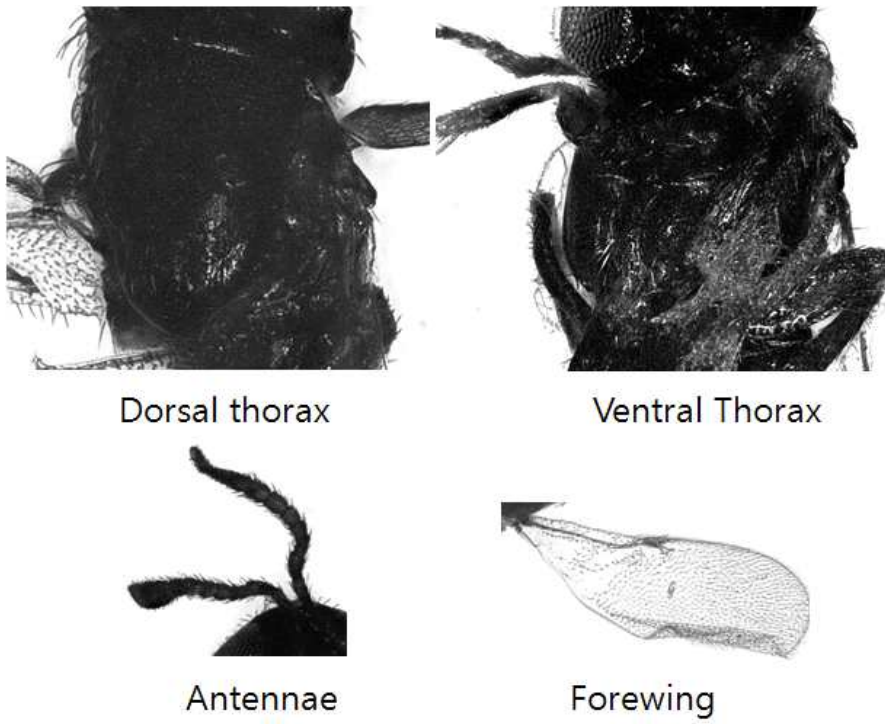
비행하는데 적합한 앞날개는 등에 접혔을 때 복부 끝(apex of metasoma)을 지나치거나 거의 근접하여 있다. 채찍마디(flagellum)에는 촉각자루마디(funicle)가 없고 촉각곤봉부(clava)와 촉각자루마디기부환(anellus)로 이루어져 있으며 촉각곤봉부(clava)는 4마디보다 적고 4마디인 경우는 거의 없다. 앞날개에는 퇴화된 연문맥(stigmal vein)이 있다. 수컷인 경우 촉각곤봉부(clava)에 분절이 뚜렷하지 않다. 앞날개에는 S자형 시맥상(venation)이 있고 연문맥(stigmal vein)은 길며 선명한 털선(setal lines)들이 있다. 채찍마디(flagellum)에는 촉각곤봉부(clava)와 촉각자루마디기부환(anellus) 사이에 1-2마디의 촉각자루마디분절(funicular segments)있다. 가운데방패판(mesoscutum)과 작은방패판(scutellum)의 가운데돌출부(midlobe)에는 각각 2 쌍의 강모가 있다(Gibson et al., 1997).



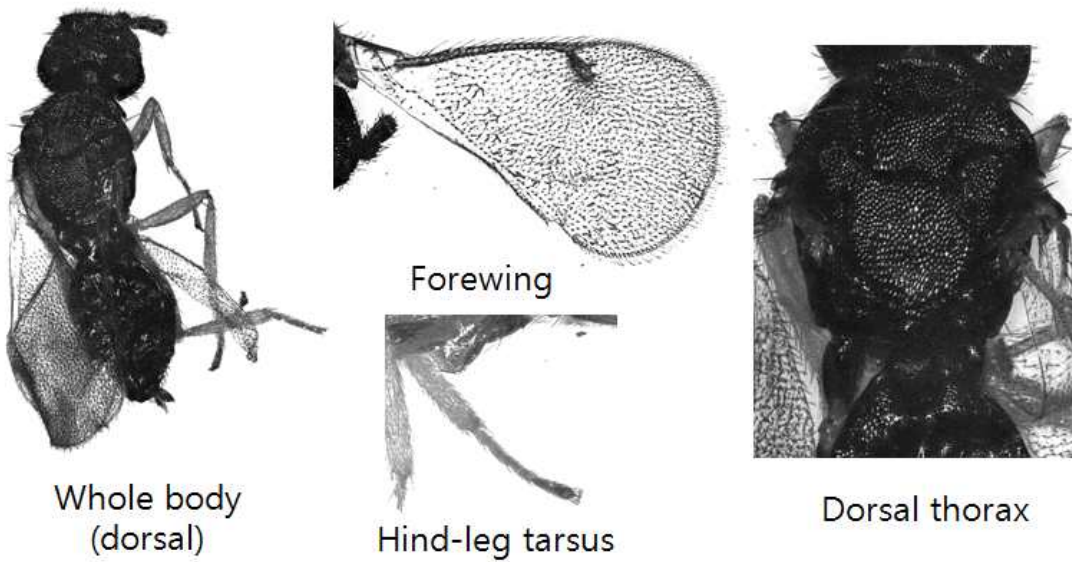
Appx. II. Fig. 1. Morphological characters of *Sympiesis striatipes*.



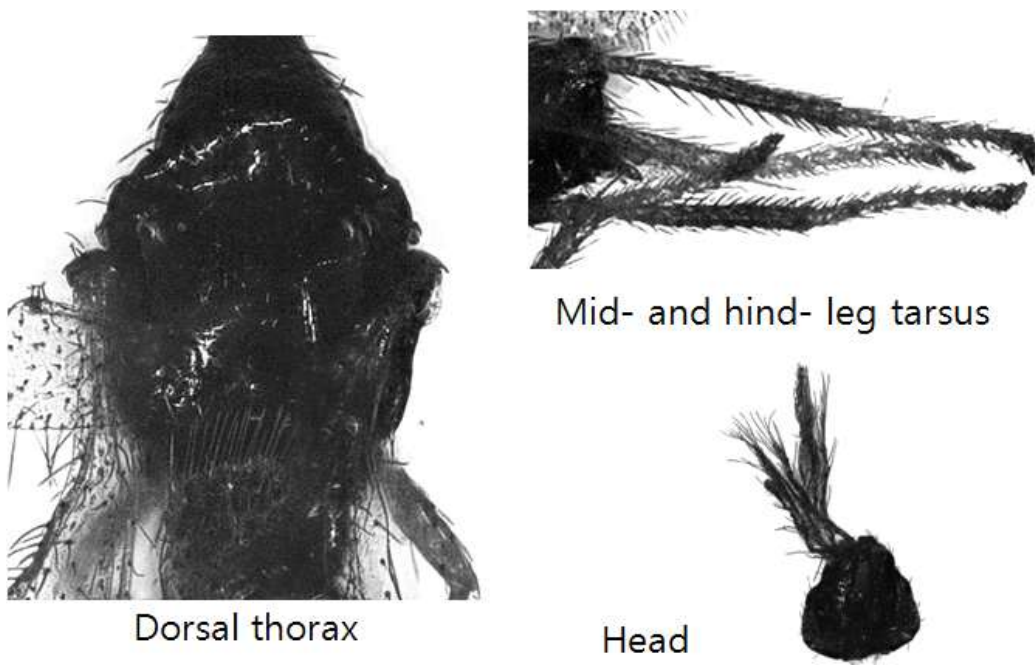
Appx. II. Fig. 2. Morphological characters of *Quadrastichus* spp.



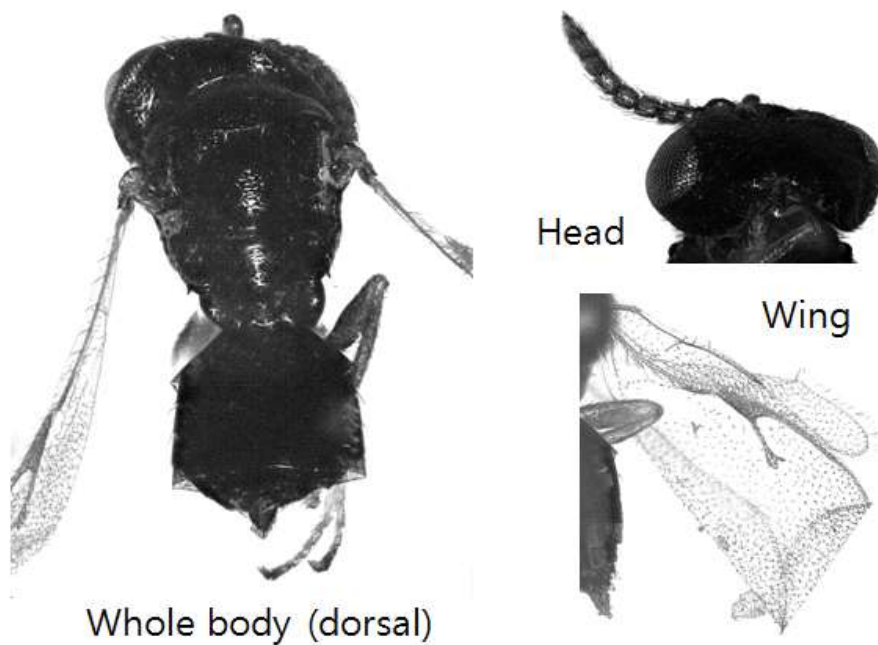
Appx. II. Fig. 3. Morphological characters of *Ageniaspis citricola*.



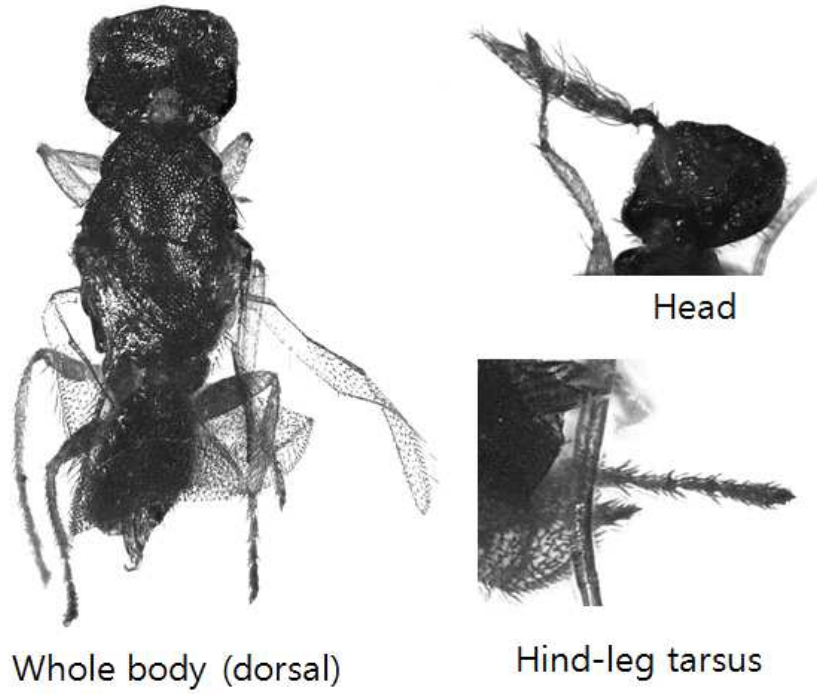
Appx. II. Fig. 4. Morphological characters of *Neochrysocharis* spp.



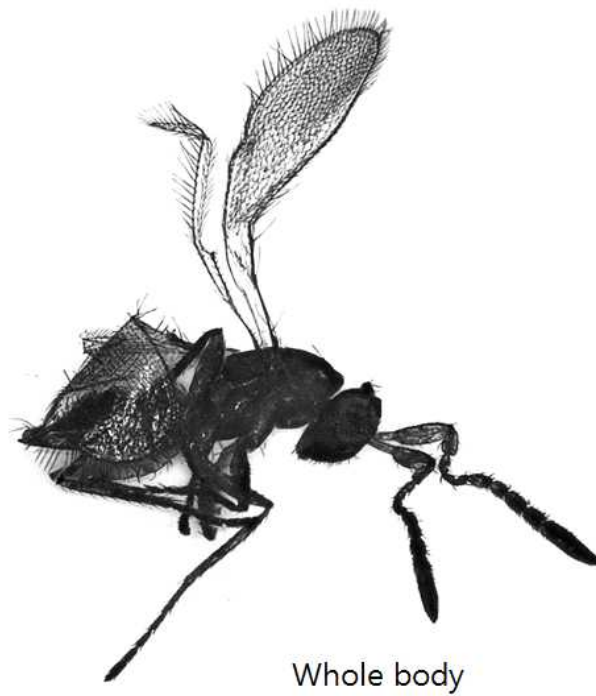
Appx. II. Fig. 5. Morphological characters of *Pnigalio* spp.



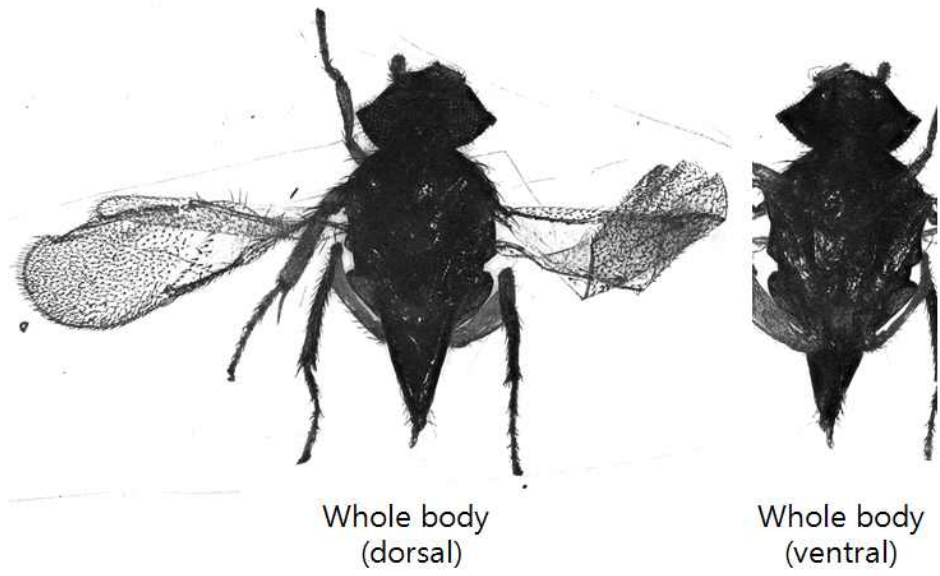
Appx. II. Fig. 6. Morphological characters of *Trichomalopsis* spp.



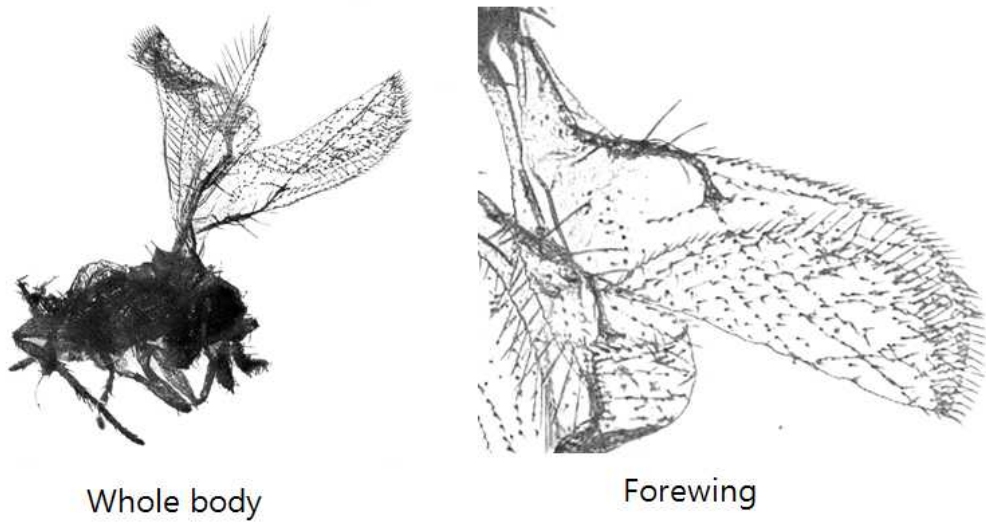
Appx. II. Fig. 7. Morphological characters of *Holcopelte* spp.



Appx. II. Fig. 8. Morphological characters of *Ooctonus* spp.



Appx. II. Fig. 10. Morphological characters of *Aphelinus* spp.



Appx. II. Fig. 11. Morphological characters of *Trichogramma* spp.

Appendix III. Selection criterion for the development model of *P. citrella* (부록 III : 꿀굴나방 발육모형 선택기준)

Appx. III. Table 1. Equation list for the development model of *P. citrella*

Type	Model	Reference of equation	Formula(see Kim et al.,2017).	
Biophysic	SS-Model	Schoolfield et al. (1981)	$r(T) = \frac{\rho_{(25^{\circ}\text{C})} \frac{T}{298.15} \exp\left[\frac{\Delta H_A^*}{R} \left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_{1/2L}} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_{1/2H}} - \frac{1}{T}\right)\right]}$	
	SSI-Model	Ikemoto (2003)	$r(T) = \frac{\rho_{\phi} \frac{T}{T_{\phi}} \exp\left[\frac{HA}{R} \left(\frac{1}{T_{\phi}} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]}$	
Empirical	Logan Model	Logan	Logan et al. (1976)	$d(T) = \Psi \left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_m - \frac{T_m - T}{\Delta T}\right) \right]$
	Hilbert & Logan	Hilbert & Logan	Hilbert & Logan (1983)	$r(T) = \Psi \left[\frac{T^2}{T^2 + D^2} - \exp\left(-\left(T_m - \frac{T}{\Delta T}\right)\right) \right]$
	Lactin 1	Lactin et al.	Lactin et al. (1995)	$r(T) = \left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_m - \frac{T_m - T}{\Delta T}\right) \right]$
	Lactin 2	Lactin et al.	Lactin et al., 1995	$r(T) = \left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_m - \frac{T_m - T}{\Delta T}\right) \right] + \lambda$

Type	Model	Reference of equation	Formula(see Kim et al.,2017).
	Ryoo and Cho	Ryoo and Cho, 1983	$r(T_0) = \alpha \left[\begin{array}{l} \frac{1}{1 + \kappa \exp(-\rho(T_0 - T_b))} \\ - \frac{1}{1 + \kappa \exp(-\rho T_m)} \exp\left(-\left[\frac{T_m - (T_0 - T_b)}{\Delta T}\right]\right) \\ - \frac{1}{1 + \kappa} \exp\left(\frac{T_0 - T_b}{\epsilon}\right) \end{array} \right]$
	Drost-model	Drost et al., 1998	$d(T) = \alpha \exp(-\rho T_1) \left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_m - \frac{T_m - T}{\Delta T}\right) \right]$
Stinner	Stinner	Stinner et al., 1974	$R_T = \frac{C}{1 + \exp(k_1 + k_2 \tau)}$
Performance	Shi	Shi et al., 2011	$r(T) = c[1 - \exp(-K_1(T - T_1))][1 - \exp(K_2(T - T_2))]$
	Wang 1	Wang et al., 1982	$r(T) = \frac{K(1 - \exp[-K_1(T - T_1)])(1 - \exp[K_2(T - T_2)])}{1 + \exp[-\kappa(T - T_0)]}$
	Wang 2	Wang et al., 1982	$V(T) = \frac{H \left(1 - \exp\left[-\frac{T - T_L}{\delta}\right]\right) \left(1 - \exp\left[-\frac{T_H - T}{\delta}\right]\right)}{1 + \exp[-\gamma(T - T_0)]}$

Type	Model	Reference of equation	Formula(see Kim et al.,2017).
Beta	Beta distribution	Yin et al., 1995	$r(T) = R_{\max} \left[\left(\frac{T - T_{\min}}{T_{opt} - T_{\min}} \right) \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right)^{\frac{T_{\max} - T_{opt}}{T_{opt} - T_{\min}}} \right]^c$
	Beta reduced	Yan and Hunt, 1999	$r(T) = R_{\max} \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right) \left(\frac{T}{T_{opt}} \right)^{T_{opt}/(T_{\max} - T_{opt})}$
	Beta simple	Damos and Savopoulou -Soultani, 2008	$r(T) = \rho \left(\alpha - \frac{T}{10} \right) \left(\frac{T}{10} \right)^\beta$
others	Gaussian	Taylor, 1981	$r(T) = R_{\max} \exp \left[-\frac{1}{2} \left(\frac{T - T_{\max}}{T_{sig}} \right)^2 \right]$
	Briere	Briere et al., 1999	$r(T) = aT(T - T_0) (T_L - T)^{\frac{1}{m}}$

For details, see reference Kim et al. (2017)

Appx. III. Table 2. Formula to calculate each criterion

Criterion	Formula	Meaning of Criterion
r^2_{adj}	$r^2_{adj} = 1 - \left[\frac{n-1}{n-p} \right] (1 - r^2)$	Higher value better fit
RSS	$RSS = \sum (Y_{observed} - Y_{predicted})^2$	Lower value better fit
AIC	$AIC = n \ln \left(\frac{SSE}{n} \right) + 2p$	Lower value better fit
BIC	$BIC = -2 \ln \left(\frac{SSE}{n} \right) + p [\ln(n)]$	Lower value better fit
$SABIC$	$SABIC = -2 \ln \left(\frac{SSE}{n} \right) + p [\ln((n+2)/24)]$	Lower value better fit

n = no. of data points, P = no. of parameters.

Appx. III. Table 3. Estimated parameters and their statistical significant by t-test.

Model	Stage	Parameter							P>F	Comment
		$\rho(25^{\circ}\text{C})$	H_A	H_L	$T_{1/2L}$	H_H	$T_{1/2H}$			
SS-Model	eggs	0.4571	25570	-673500	275.9	28570	301.4		0.1978	All parameters are not valid by t-test
	larvae	0.53039	26768.41	266636	349.6048	26945.58	293.3577		0.2846	All parameters are not valid by t-test
	pupae	0.380038	26933.06	17671.3	295.8135	17611.3	298.5814		0.2214	All parameters are not valid by t-test
SSI-Model	eggs	$\rho\Phi$	H_A	H_L	TL	HH	TH	T_{Φ}		Excluded because of >6 parameters
	larvae	-	-	-	-	-	-	-		Excluded because of >6 parameters
	pupae	-	-	-	-	-	-	-		Excluded because of >6 parameters
Logan	eggs	Ψ	T_b	ρ	T_m	$\text{delta}T$			0.093	Invalid pi, T_b , ρ and $\text{delta} T$ by t-test
	larvae	-0.00598	-17.5579	-0.80561	-1.42185	16.1678			0.2825	All parameters are not valid by t-test
	pupae	-0.0136	-6.46415	0.118871	50.98698	9.412152			0.182	All parameters are not valid by t-test
Hilbert & Logan	eggs	Ψ	T_b	D	T_m	$\text{delta}T$			0.186	All parameters are not valid by t-test
	larvae	0.7127	6	20	40	1			0.6645	All parameters are not valid by t-test
	pupae	0.2184	6.045	13.14	69.88	4.622			0.9312	All parameters are not valid by t-test
Lactin 1	eggs	ρ	T_m	ΔT					0.0018	All parameters are valid by t-test
	larvae	0.101198	53.45497	9.802322					0.0234	All parameters are valid by t-test
	pupae	0.11184	44.57429	8.901396					0.0045	All parameters are valid by t-test
Lactin 2	eggs	ρ	T_m	ΔT	λ				0.0198	All parameters are not valid by t-test
	larvae	0.155023	43.70021	6.44152	0.08405				0.1191	All parameters are not valid by t-test
	pupae	0.154159	40.77605	6.48018	0.038206				0.0288	All parameters are not valid by t-test
Ryoo and Cho	eggs	α	κ	ρ	T_m	T_0	T_b	ϵ		Excluded because of >6 parameters
	larvae	-	-	-	-	-	-	-		Excluded because of >6 parameters
	pupae	-	-	-	-	-	-	-		Excluded because of >6 parameters
Drost	eggs	α	T_b	ρ	T_m	ΔT	T_1		0.1047	All parameters are not valid by t-test
	larvae	-0.00561	9.273848	0.141108	43.0939	12.43946	-1.91448		0.3396	All parameters are not valid by t-test
	pupae	-0.00982	-2.09855	0.118673	46.62129	9.396798	-7.44538		0.1587	All parameters are not valid by t-test

Model	Stage	Parameter					P>F	Comment	
		R _{max}	k ₁	k ₂	T _{opt}				
Stinner	eggs	0.312689	3.269731	-0.09125	22.3304		0.0144	Invalid Rmax, k2, and Topt T by t-test	
	larvae	0.364961	4.1804977	-0.21299	21.73972		0.0702	All parameters are not valid by t-test	
	pupae	0.170415	4.145097	-0.12784	25.14931		0.0289	Invalid Rmax, k2 and Topt by t-test	
Shi		c	T ₁	K ₁	K ₂	T ₂			
	eggs	0.7012	11.21	0.04083	1.58E+07	1.36E+08	0.2256	Invalid c, k1, k2, and T2 by t-test	
	larvae	0.27706	12.28108	0.078667	0.151825	2584.818	0.1796	Invalid c, k1 and k2 by t-test	
	pupae	0.539	12.39	0.02242	11.14	39.74	0.2299	Invalid c, k1, k2 and T2 by t-test	
Wang 1		K	K ₁	T ₁	K ₂	T ₂	κ	T ₀	
	eggs	-	-	-	-	-	-	-	Excluded because of >6 parameters
	larvae	-	-	-	-	-	-	-	Excluded because of >6 parameters
	pupae	-	-	-	-	-	-	-	Excluded because of >6 parameters
Wang 2		H	T _L	δ	T _H	γ	T ₀		
	eggs	0.5549	2.868	11.19	6.99E+14	0.08142	21.06	0.5226	All parameters are not valid by t-test
	larvae	0.4216	14.77	0.4483	5.65E+10	0.05791	31.48	0.1808	Invalid H, s_delta, TH, gamma nd T0 by t-test
	pupae	3.181557	14.09459	0.388558	35.79069	0.095268	59.23584	0.1551	All parameters are not valid by t-test
Beta distribution		R _{max}	T _{opt}	T _{max}	T _{min}	c			
	eggs	0.162726	17.20824	6.78E+09	-1.99263	1.747875	0.079	All parameters are not valid by t-test	
	larvae	0.182857	26.07128	1.31E+23	14.52714	0.414882	0.1563	All parameters are not valid by t-test	
	pupae	0.169918	29.05076	157.8335	-49.5971	15.29415	0.1297	All parameters are not valid by t-test	
Beta reduced		R _{max}	T _{opt}	T _{max}					
	eggs	32.70544	780.7035	1255.657			0.0017	All parameters are not valid by t-test	
	larvae	0.246066	38.97714	56.72083			0.0158	Invalid Tmax by t-test	
	pupae	2.161782	135.919	194.4243			0.0046	All parameters are not valid by t-test	
Beta simple		ρ	α	β					
	eggs	0.001793	37.3988	1.69751			0.0017	All parameters are not valid by t-test	
	larvae	0.006985	5.672095	2.196673			0.0158	All parameters are not valid by t-test	
	pupae	0.001153	14.3344	2.396776			0.0046	All parameters are not valid by t-test	
Gaussian		R _{max}	T _{max}	T _{sig}					
	eggs	1.017275	62.96776	24.00895			0.0017	All parameters are not valid by t-test	
	larvae	0.239435	37.52444	14.54435			0.0183	Invalid Tsig by t-test	
	pupae	0.38747	50.66555	16.83799			0.0045	All parameters are not valid by t-test	

Model	Stage	Parameter				P>F	Comment
		a	T0	T _L	m		
Briere	eggs	0.00023	-23.2984	35	-481.392	0.0248	Invalid a, T0, and m by t-test
	larvae	9.78E-05	-51.4341	126838.5	-72.5045	0.0959	All parameters are not valid by t-test
	pupae	0.000119	3.516873	2083.067	11.70971	0.0292	All parameters are not valid by t-test

Appx. III. Table 5. Comparison of fitting performance for nonlinear development models based on adjusted coefficient of determination (r^2_{adj}), RSS (residual sum of square = SSE, sum of squared error), Akaike information criterion (AIC), Bayesian information criterion (BIC), and sample-size adjusted BIC (SABIC)

Models	stage	n	p	r^2	r^2_{adj}	RSS=SSE	AIC	BIC	SABIC
SS-Model	Eggs	7	6	0.9156	0.4938	0.008758	-34.7858	25.0428	1.6289
	Larvae	7	6	0.8746	0.2476	0.003205	-41.8229	27.0534	3.6395
	Pupae	7	6	0.9047	0.4285	0.0031	-41.9684	27.0950	3.6811
SSI-Model	Eggs	7	7	-	-	-	-	-	-
	Larvae	7	7	-	-	-	-	-	-
	Pupae	7	7	-	-	-	-	-	-
Logan	Eggs	7	5	0.9524	0.7142	0.004945	-40.7863	24.2399	3.7528
	Larvae	7	5	0.8471	0.0823	0.003909	-42.4325	24.7103	4.2231
	Pupae	7	5	0.9045	0.4268	0.0031	-43.9476	25.1432	4.6560
Hilbert & Logan	Eggs	7	5	0.9022	0.4134	0.01015	-35.7536	22.802	2.3148
	Larvae	7	5	0.5792	0	0.010754	-35.3485	22.6863	2.1991
	Pupae	7	5	0.2623	0.0000	0.0243	-29.6394	21.0551	0.5679
Lactin 1	Eggs	7	3	0.9571	0.9142	0.004455	-45.5172	20.5569	5.9232
	Larvae	7	3	0.8471	0.6943	0.003907	-46.4361	20.8195	6.1858
	Pupae	7	3	0.9332	0.8664	0.0022	-50.4040	21.9531	7.3195

Models	stage	n	p	r^2	r^2_{adj}	RSS=SSE	AIC	BIC	SABIC
Lactin 2	Eggs	7	4	0.9481	0.8442	0.005392	-42.1814	22.1212	4.5608
	Larvae	7	4	0.8234	0.4701	0.004515	-43.424	22.4762	4.9158
	Pupae	7	4	0.9330	0.7990	0.0022	-48.3836	23.8932	6.3328
Ryoo and cho	Eggs	7	7	-	-	-	-	-	-
	Larvae	7	7	-	-	-	-	-	-
	Pupae	7	7	-	-	-	-	-	-
Drost	Eggs	7	6	0.9567	0.7403	0.004493	-39.4573	26.3776	2.9636
	Larvae	7	6	0.8471	0.0823	0.003909	-40.4327	26.6562	3.2423
	Pupae	7	6	0.9332	0.5994	0.0022	-44.4069	27.7917	4.3778
Stiner	Eggs	7	4	0.958	0.8741	0.004358	-43.6715	22.5469	4.9865
	Larvae	7	4	0.8773	0.632	0.003135	-45.9769	23.2056	5.6452
	Pupae	7	4	0.9329	0.7988	0.0022	-48.3773	23.8915	6.3310
Shi	Eggs	7	5	0.88	0.2799	0.012459	-34.3183	22.3919	1.9047
	Larvae	7	5	0.9058	0.4347	0.002408	-45.8241	25.6793	5.1921
	Pupae	7	5	0.8776	0.2653	0.0041	-42.1619	24.6330	4.1458
Wang 1	Eggs	7	7	-	-	-	-	-	-
	Larvae	7	7	-	-	-	-	-	-
	Pupae	7	7	-	-	-	-	-	-
Wang 2	Eggs	7	6	0.744	0	0.026578	-27.015	22.8226	-0.5913
	Larvae	7	6	0.9233	0.5399	0.00196	-45.266	28.0372	4.6233
	Pupae	7	6	0.9348	0.6088	0.0022	-44.5730	27.8392	4.4253

Models	stage	n	p	r^2	r^2_{adj}	RSS=SSE	AIC	BIC	SABIC
Beta distribution	Eggs	7	5	0.9597	0.7582	0.004184	-41.9561	24.5741	4.087
	Larvae	7	5	0.9185	0.5113	0.002082	-46.843	25.9704	5.4832
	Pupae	7	5	0.9329	0.5973	0.0022	-46.3703	25.8353	5.3482
Beta reduced	Eggs	7	3	0.9593	0.9187	0.004222	-45.8927	20.6642	6.0305
	Larvae	7	3	0.8742	0.7484	0.003216	-47.7993	21.2089	6.5753
	Pupae	7	3	0.9325	0.8651	0.0022	-50.3332	21.9329	7.2992
Beta simple	Eggs	7	3	0.9591	0.9182	0.004247	-45.8514	20.6524	6.0187
	Larvae	7	3	0.8742	0.7484	0.003216	-47.7993	21.2089	6.5753
	Pupae	7	3	0.9325	0.8650	0.0022	-50.3313	21.9324	7.2987
Gaussian	Eggs	7	3	0.9587	0.9175	0.004283	-45.7926	20.6356	6.0019
	Larvae	7	3	0.8649	0.7298	0.003453	-47.3003	21.0664	6.4327
	Pupae	7	3	0.9329	0.8659	0.0022	-50.3757	21.9451	7.3114
Briere	Eggs	7	4	0.9396	0.8187	0.006272	-41.1228	21.8187	4.2583
	Larvae	7	4	0.8479	0.5438	0.003887	-44.473	22.7759	5.2155
	Pupae	7	4	0.9324	0.7973	0.0022	-48.3248	23.8764	6.3160

감사의 글

그 동안 눈 가린 농부에게 포기하지 않으시고 공부 할 수 있게 앞길을 열어 주시고 눈을 뜨게 해주신 김 동순 교수님에게 감사드립니다. 가르쳐 주신 것 실천하도록 노력하겠습니다.

깊은 친밀감으로 많은 가르침을 주신 송 창길 교수님, 현 해남 교수님, 전 용철 교수님, 김 주성 교수님에게 감사드리고 앞으로도 많은 가르침 부탁드립니다. 그리고 바쁘신 와 중에도 학위논문을 심사해 주시고 검토해 주신 안 정준 박사님과 평소에 늘 보이지 않게 많은 도움을 주신 최 경산 박사님에게도 감사의 말씀드립니다.

그 외에 이 논문을 쓰는데 도움을 주신 많은 분들에게 진심어린 고마움을 전합니다. 특히 논문을 쓰는 동안 큰 도움을 주신 실험실 김 수빈 선생님과 연구원 여러분에게 감사의 말씀을 전합니다.

그 동안 응원을 아끼지 않고 지켜보아 주신 가족들 특히 아내인 전 지희, 딸 정엽, 아들 정민에게도 고마움을 전합니다.

마지막으로 이 논문을 저에게 관상의 길을 가르쳐주시고 돌아가시는 순간까지 깊은 신뢰의 눈으로 저를 지켜보아 주신 예수의 작은 형제회 Vincent Corpet 형제와 아버님에게 이 논문을 바칩니다.