산림생태계 내 숲관리시 나무좀벌레(Bark beetle)의 특징[1)]

이 훈 복[2)]
서울여자대학교 교수

나무좀벌레(Bark beetle)는 산림에 매우 위협적인 곤충이며 나무좀과(Scolytidae)에 속한다(그림 1). 침엽수림의 수 백 제곱 킬로미터 범위를 종종 파괴시킨다(그림 2). 이런 맥락으로 나무의 수령, 크기, 종 분포에 영향을 크게 미친다. 병원균, 바람, 산불과 함께 나무좀벌레는 산림 천이의 중요 인자이다. 나무좀벌레는 나무 수피의 큐티클층 안쪽의 식물조직을 먹고 살며, 암브로시아나무좀벌레는 나무를 구멍내고 나무내부로 들어가서 사는 곤충이며, 유충은 나무의 물관에서 성충이 될 때까지 살고, 유충은 균류를 먹고 살며, 나무 내부에서 먹고 생겨난 배설물은 나무의 구멍 입구쪽으로 내보내고, 성충이 되었을 때는 같은 출입구를 통해서 밖으로 탈출한다. 나무좀벌레과는 생리학적 상태나 숙주의 활력에 따라 구분된다. 건강한 나무를 숙주로 선택하는 딱정벌레는 1차(Primary) 나무좀벌레라 하고, 약한 나무를 숙주로 선택하는 종류는 2차 나무좀벌레라고 하는데, 이 나무좀벌레개체군은 나무를 쓰러뜨리고, 산업용 목재, 산불 피해를 입은 나무, 반사상태의 나무, 가뭄, 고엽, 썩은 뿌리, 다른 위해 요소에 의해 일시적으로 약화된 나무를 우선적으로 공격 한다(표 1.1). 이러한 2차 나무좀벌레의 개체군이 증가하면, 건강한 나무도 죽이기도 한다. 예를 들면 더글라스 전나무에 사는 나무좀벌레는 뿌리 뽑힌 나무, 목재, 산불 피해를 입은

그림 1. 나무좀벌레 (Bark beetle)의 모습

1)Characteristics of Bark Beetle in Forest Ecosystem for Forest Management

2)Yi, Hoonbok, Department of Bio & Environmental Technology, Seoul Women's University, Seoul 01797 Korea, Department of Biology, Graduate School of Seoul Women's University, Seoul 01797, Korea
E-mail: yih@swu.ac.kr

그림 2. 미국 북서부 나무좀벌레에 피해를 받은 상록수림의 모습

나무를 선호하는 2차 나무좀벌레이지만, 이런 나무좀벌레 유충의 개체군이 클수록 건강한 나무를 공격하기도 한다.

곰팡이균과의 공생관계

나무좀벌레들은 곰팡이균과 공생관계를 가지고 있다. 공격적인 나무벌레와 공생관계에 있는 곰팡이균은 균사를 확장하여 나무내부의 관다발 조직의 관을 막아서 나무를 죽이는 역할을 한다. 소나무를 공격하는 나무좀벌레는 곰팡이균과 상리공생하며 푸른 얼룩을 만들면서 약한 나무를 필요로 한다. 예를 들면, 판다로사(Ponderosa) 소나무가 송진을 흘려보내는 방어체계를 작동시키지 못할 때, 푸른 얼룩곰팡이균은 나무의 하얀 변재(sapwood)에서 발달한다. 이 균의 포자는 소나무의 체관으로 침입한다. 나무좀벌레는 몸에 포자를 부착시킴으로써 포자를 소나무 내부로 수송한다. 대부분 연관된 푸른 얼룩곰팡이균은 *Ophiostoma* 속의 균류이다. 한편 미국 더글라스 전나무 내부에 갤러리를 형성하는 나무좀벌레는 갈색 얼룩곰팡이균을 운반한다.

나무의 껍질 아래 있는 조직과 균류와의 상호작용은 나무를 숙주로 이용하는 나무좀벌레가 느끼는 숙주인 목재 속에 있는 영양분을 증가시킨다. 부식되는 나무에서 나무좀벌레 유충의 생장은 두 가지 문제를 갖는다: (1) 발효되는 기질은 나무좀벌레의 생식 발달에 충분한 에너지를 제공하지 않을 수 있다; (2) 부식하고 있는 기질에서 사는 유충의 생장은 병원균과의 관계를 가질 수 있다. 전자의 예는, 갓 성충이 된 개체들이 성적 성숙을 위해 새로이 식재된 유식물의 뿌리를 먹고, 유식물을 죽이게 되는 것이다. 후자의 예로는 검은 얼룩 뿌리 병균을 운반하는 것이 있다. 남서부 오레곤에서 더글라스전나무를 간벌 했을 때 포자를 등에 가지고 있던 나무좀벌레가 새로운 먹이 자원으로 움직였을 때 곰팡이균이 옮겨가는 것이다. 15년생의 임분에서 600주/ha의 간벌을 한 오레곤에서의 연구는 간벌 후 6년동안 잔여목의 약 15%에서 검은 얼룩 뿌리 병해가 발달하였다는 것을 보여주었

다. 이러한 곤충에 의한 식재림의 치사율은 전 세계적으로 조림에 대한 적용에 관심을 갖게 하였고 검역 조절의 이행에 있어 주요 문제가 되었다.

네덜란드 느릅나무 병해의 벡터인 느릅나무나무좀벌레와 곰팡이균의 관계는 곰팡이균의 번식과 느릅나무의 약화를 가능하게 하였다. 감염된 느릅나무가 죽기 직전의 상태가 되면 다른 종류의 나무좀벌레의 공격을 받기 쉽게 된다. 유럽과 북미의 도시 산림에서는 느릅나무의 치사는 중요한 경제적, 미학적 관심거리이다.

나무좀벌레의 생물학적 특징

나무좀벌레는 공통의 특성과 습관을 가지고 있다. 나무좀벌레는 목질부의 체관에 알을 낳고, 목질부의 체관부에서 놓인 알에서 깨어난 유충들이 먹이 활동을 한다. 유충들은 알이 놓여졌던 방향에서 수직으로 먹이활동을 하였고, 체관 조직을 먹고 산다. 알이 있던 공간과 알에서 깨어난 유충이 만들어낸 통로의 형태는 각 벌레마다 독특하다. 소나무를 감염시키는 5종에 대해 그 특징을 보여주고 있다.

나무좀벌레는 짧은 기간 동안의 비행시기를 제외하고는 대부분은 숙주의 목질부 내부에서 생활사를 완성한다. 나무좀벌레가 비행하는 시기는 다른 건강한 나무를 찾고, 모이는데 있어서는 아주 필수적이다. 이 곤충들이 비행시기에 이러한 나무들을 맹습함으로써 나무가 가진 저항성을 극복한다. 번식지를 확장하기 위한 나무좀벌레의 비행은 흩어져 있고, 생명이 짧고, 일시적인 서식지를 찾는 것에 의존하는 종들에게는 아주 중요한데, 이는 돌풍에 의해 쓰러진 나무들, 죽기 직전의 나무들, 불에 피해를 받은 나무들에서 발견되는 것처럼, 이러한 현상에 있는 숙주들의 내부 체관의 기능을 빠르게 상실하게 하는 것으로 볼 수 있다. 나무좀벌레의 비행기간 동안 비행할 수 있는 개체군을 넓게 퍼뜨리고 그로 인해 유전자 풀의 다양성을 가능하게 하는 역할을 한다.

아주 파괴적인 나무좀벌레의 대다수가 일시적으로 집단화가 일어나는 비행 시기의 초기에 나타나는 나무좀벌레에 의해 시작되는데, 이러한 곤충들은 병약한 나무들이나 쓰러진 나무들을 선택한다. 가뭄으로 야기된 스트레스, 병해, 빛이나 먹이에 대한 경쟁, 오염, 산불, 고엽, 중간 정도의 작동을 통해서 생긴 피해와 다른 원인들은 나무좀벌레들이 초기에 나무를 선택하는 요소이다. 산림 곤충학자들은 나무좀벌레가 초기에 숙주를 선택하는 방법에 대해 의견들이 일치하지 않고 있다. 어떤 연구들은 약한 나무와 그렇지 않은 나무에 머무는 나무좀벌레의 비율이 거의 유사하다고 보여준다. 이러한 무작위적으로 숙주인 나무에 착륙한 나무좀벌레들은 나무의 껍질을 기어 다니면서 공격하기 적절한 상태인지 결정한다. 다른 연구들은 번식하는 나무좀벌레는 약해진 나무에서 나오는 향으로 인해 그 나무에 가게 된다는 것을 보여준다. 많은 경우에, 먼저 숙주에 도달한 나무좀벌레가 숙주를 찾은 후 수컷과 암컷을 모두 유혹하는 이차 물질인 집합 페로몬을 방출한다. 이러한 유혹은 선택된 나무나 목재에 대량의 공격을 가능하게 한다.

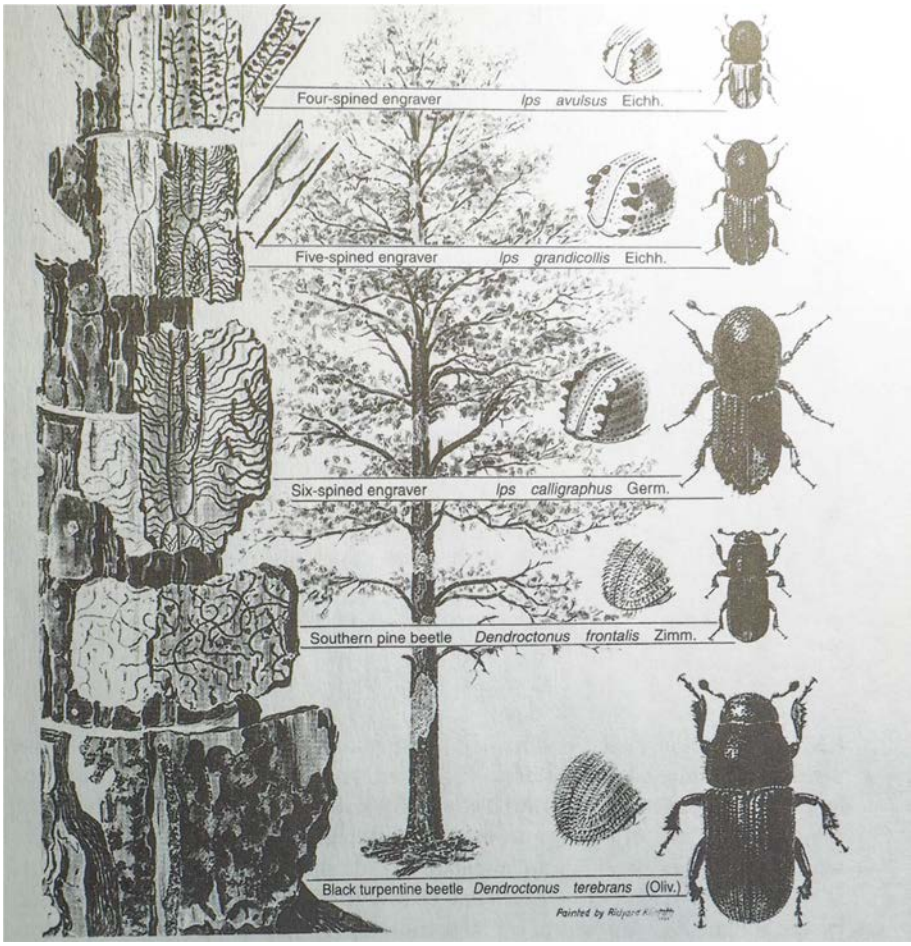

그림 1.2. Egg gallery and larval patterns

나무좀벌레의 관리

나무좀벌레를 위한 통합해충관리(IPM)는 다음과 같은 목적을 가지고 있다: (1) 해충 억제가 필요할 피해 역치의 개발, (2) 감지-개체군 모니터링 체계의 확립, (3) 숙주 선택을 방해하여 개체군을 감소시키는 조림학적 기술의 개발.

피해 역치

나무좀벌레가 만드는 나무의 손실 정도는 예측하기 어려울 정도인데, 수 천 헥타르에 이르는 주요 목재에 큰 피해를 가져오는 특징을 갖는다. 이런 손실은 장기적 산림 관리

및 감염 지역에 대한 사용 계획을 어렵게 한다. 산림 관리 체계에서, 피해 역치의 계산은 주요 목재 자원의 가치를 입력하고, 나무좀벌레에 의해 야기된 손실의 정도를 결정함으로써 계산될 수 있다. 즉, 목재-생장 작용은 토지에 투자된 금액, 노동력, 생산된 자본과 관련된 생산 모델에 따라 작동한다. 곤충에 의해 야기된 손실 효과는 예상된 결과로 결정될 수 있었다. 이러한 분석은 경제적 피해 역치를 예상하여 사용될 수 있다. 기술의 발달은 목재 가치, 딱정벌레 확립 역학과 구제 변수에 기본을 둔 경제 피해 개념을 사용한다. 미국의 서쪽지역에서 소나무좀벌레의 개체군을 확인하거나 방제하는 기술에 대한 개발은 목재 가치, 나무좀벌레의 정착의 정도, 피해 변수에 근거한 경제적 피해 개념을 이용하는 것이다.

경제적 피해 수준은 미국 산림청에 의해 개발된 현 순수 가치 모델에서 개발되었다. 동부 텍사스에서 10이상의 개체수에 의한 피해 지역은 경제적 피해를 일으키는 역치에 도달한 것으로 간주되었다. 이 낮은 소나무좀벌레(D. frontalis)의 수는 잠재적 확산력을 가지고 있으며, 수백 헥타르에서 많은 수목들을 죽일 수 있을 잠재력을 가지고 있다.

나무좀벌레 감지

나무좀벌레 감지는 잘 포장된 도로지역에서 지상 조사로부터 가능하다. 넓은 지역에서의 조사는 공중에서 이루어진다. 그러나 공중 조사는 나무좀벌레의 공격 후에 일년이 지나 증거가 나타난다. 이것은 나무좀벌레에 의해 죽은 나무들이 공격 시기에 색을 바꾸지 않기 때문이다. 공격과 증상 사이의 시간차이는 나무좀벌레의 종별 차이, 수종, 공격 시기, 지역 환경 요소에 따라 다르다. 공중 조사의 정보는 제곱 킬로미터당 죽은 나무의 수와 분포, 그룹당 죽은 나무의 수를 포함한다. 나무 수에 따라 4등급으로 나눠진다. 지상 조사는 계속적으로 피해의 정도를 파악하고 감염지역의 경계를 더 정확히 알 수 있게 된다.

남부 산림에서 남부 소나무좀벌레의 여러 세대가 있는 곳에선 나무좀벌레의 감염이 활발하게 퍼지는 지를 추정하는 것은 매우 어렵다. 여름에 나무좀벌레의 성장 속도가 빠르기 때문에 감지될 때 나타나게 된다. 나무좀벌레가 번식하는 지역에서 주위의 초록 수관의 나무에서도 발견되기도 한다. 실질적으로 공중에서 감지된 작은 지역이 지상에서 비활성으로 조사될 수도 있다. 따라서 여름엔 보고 지역이 최소한으로 10개 나무를 가진다. 10-나무 역치와 함께 감지 조사단은 지상 조사시 확산 과정과 비활성지역의 구분에 어려움을 가진다(그림 1.6). 공중 조사와 지상 조사의 모든 데이타는 데이타 베이스에 입력된다.

해충 방제 전략

나무좀벌레의 화학적 조절은 긴 역사를 가지고 있다. 효과에 대한 여러 연구는 비용이

결과를 보장하지 못한다는 것을 보여 주었다-즉, 살충제만으로 급증을 억제시키는 경우는 거의 없다. 화학적 조절은 대부분의 감염 지역이 알려지고, 조사되고 모든 나무좀벌레와 곤충이 죽는다면, 급증은 붕괴될 것이다 라는 믿음에서 기대된 것이다. 이러한 접근은 장소가 공중에서 알려지고 지상에서 발견되며 처치 되었을 때, 대부분의 곤충은 퍼진 상태이기 때문에 결점이 있는 것이다: 인간의 개입이 개체군의 한 발 뒤에 있는 것이다.

복잡한 숙주 선택과 대부분의 생활사가 나무껍질 안쪽에서 일어난다는 사실은 나무좀벌레의 방제가 어렵다는 것을 의미한다. 숙주 접근성, 허약성, 적합성은 나무좀벌레 개체군의 주요 조절 요소이다. 통합적으로 해충을 관리하는 것은 최소의 반사나 죽은 물질로 건강한 산림 유지에 기본을 두고 있다. 그러나 나무좀벌레가 대발생이 일어났을 때 개체군의 억제는 임목 건강을 증가시키고 숙주 선택과의 약한 연결 고리를 선택한다.

덴드록토너스 속(*Dendroctonus*)

이 속의 나무좀벌레는 가장 피해를 많이 주는 딱정벌레이다. 이름의 뜻 자체가 나무를 죽이는 자이다. 그들은 매년 북미의 침엽수림을 상당히 고사시킨다. 가장 피해를 주는 것으로는 남부 소나무좀벌레, 산맥 소나무좀벌레, 서부 소나무좀벌레, 더글라스 전나무좀벌레, 가문비나무좀벌레 등이 있으며 아래에서 설명하고자 한다.

남부 소나무좀벌레(*D. frontalis*)

자유 비행하는 남부 소나무좀벌레의 암컷은 건강하지 못한 숙주를 찾아낸다. 나무를 선택한 후에 페로몬을 방출하여 개체군들을 유혹하며, 유혹되어 날아온 남부 나무좀벌레들은 주변의 나무를 공격하게 된다. 그러나 수컷 페로몬과 숙주의 휘발성 물질 사이의 상호작용으로 건강하지 못한 나무가 유혹을 하지 못하면 침입하는 나무좀벌레는 옆의 나무 줄기를 공격한다-이러한 행동을 교대기작(switching mechanism)이라 한다.

남부 소나무좀벌레의 확산과 쇠퇴는 (1) 먼 곳에서 도착하여 유혹된 나무에서 정착을 확립한 나무좀벌레에 의해 미감염 임목에서 새로운 감염의 개시를 보여주고, (2) 그 곳에서 새로운 세대를 만들어 주위의 나무에 공격하는 감염의 확산으로 이루어진다. 봄에 일어나는 감염지 성장은 (1) 짧은 생활사, (2) 감염지 중심에서 초기 공격이 이루어진 나무에서 딱정벌레의 출현과 주위에서 새로이 공격을 시작하는 암컷에 의해 생성되는 페로몬의 시기 일치에 의해 이루어지는 큰 사건이다. 그리하여 곤충 생장 발달과 새 세대의 확립의 자기 회전이 감염지역 내에서 이루어진다. 그림 1.7에서 보듯이, 유혹된 나무에서 정착이 확립된 나무좀벌레 출현과 일치하면 감염지는 확산된다. 그러나 어떠한 이유로 시기 일치가 일어나지 않으면, 나무좀벌레의 확산은 일어나고 감염은 확산을 멈춘다.

숙주 선택 정보는 남부 소나무좀벌레 감염의 관리에 사용 된다. 실질적으로 감염지의 주변에서 새로이 공격받는 나무를 찾아냄으로써 이루어진다. 새로이 공격받은 나무는 여전히 초록 잎, 새로운 수지관, 나무의 밑둥과 수피 틈에서 새로운 먼지를 지니고 있다. 공

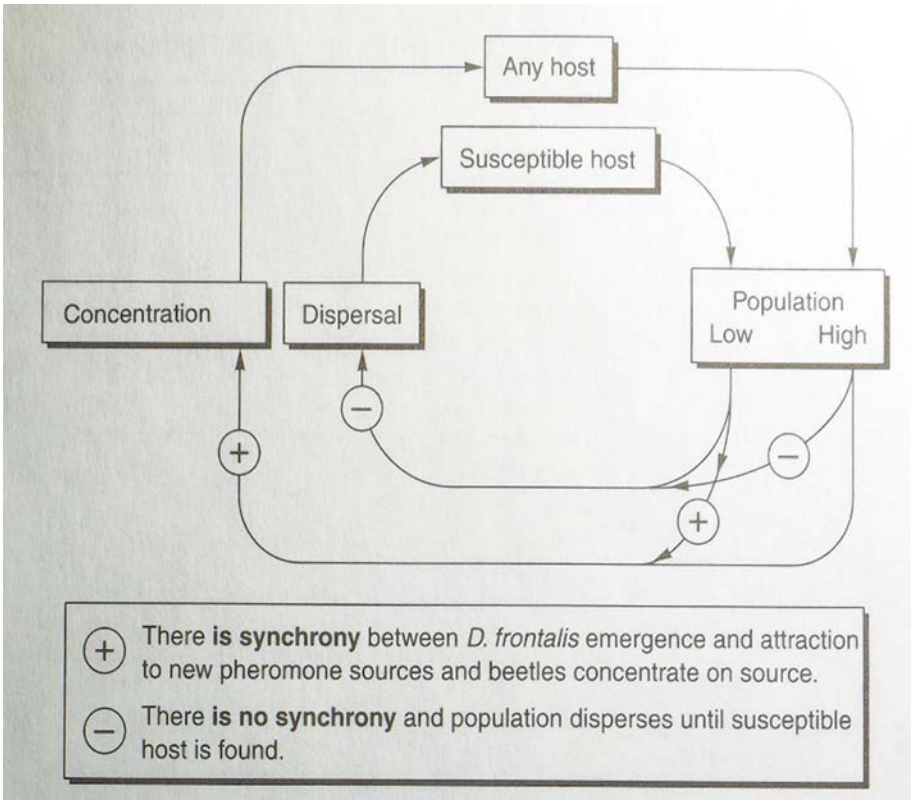

그림 1.7

격을 받고 있는 나무에서 나무좀벌레는 소리를 들을 수 있다. 이러한 나무는 12-25 미터 내 초록 나무와 함께 잘려지고 회수된다(그림 1.8). 이런 방법으로 나무좀벌레 출현, 비행, 유혹물질의 근원 사이에 시간 일치가 방해 받고 대발생은 멈추게 된다.

비슷하게, 나무좀벌레의 대발생이 나무에서 나무로 확산되어가는 형식은 밀집한 임목의 간벌화로 예방되거나 감염지 확산의 감소를 가져온다. 나무좀벌레의 대발생 예방은 간벌화 체계로 가장 잘 이루어진다. 남부 소나무의 밑둥이 9 m^2/ha 정도의 간벌화는 소나무좀벌레의 감염을 최소화시키고 다음과 같은 이점을 준다: (1) 초기 공격에 대한 숙주의 저항성 증가, (2) 급증을 유도하는 상태의 형성을 막아주는 임목의 구조 변화, (3) 급증을 도와 주는 생물학적 위험성과 연관된 것을 감소시키는 임목 재생이 일어난다.

산맥소나무좀벌레(*D. ponderosae*)

산맥소나무좀벌레의 80-90년생 판다로사 소나무와 랏지폴 소나무의 감염은 과밀도의 임목과 가뭄과 연관되어 있다. 최초로 공격을 받는 나무는 초기 공격대상 나무이고, 이 나무들이 많은 산맥소나무좀벌레의 공격을 받으면, 산맥소나무좀벌레 수컷들의 반응은 페로

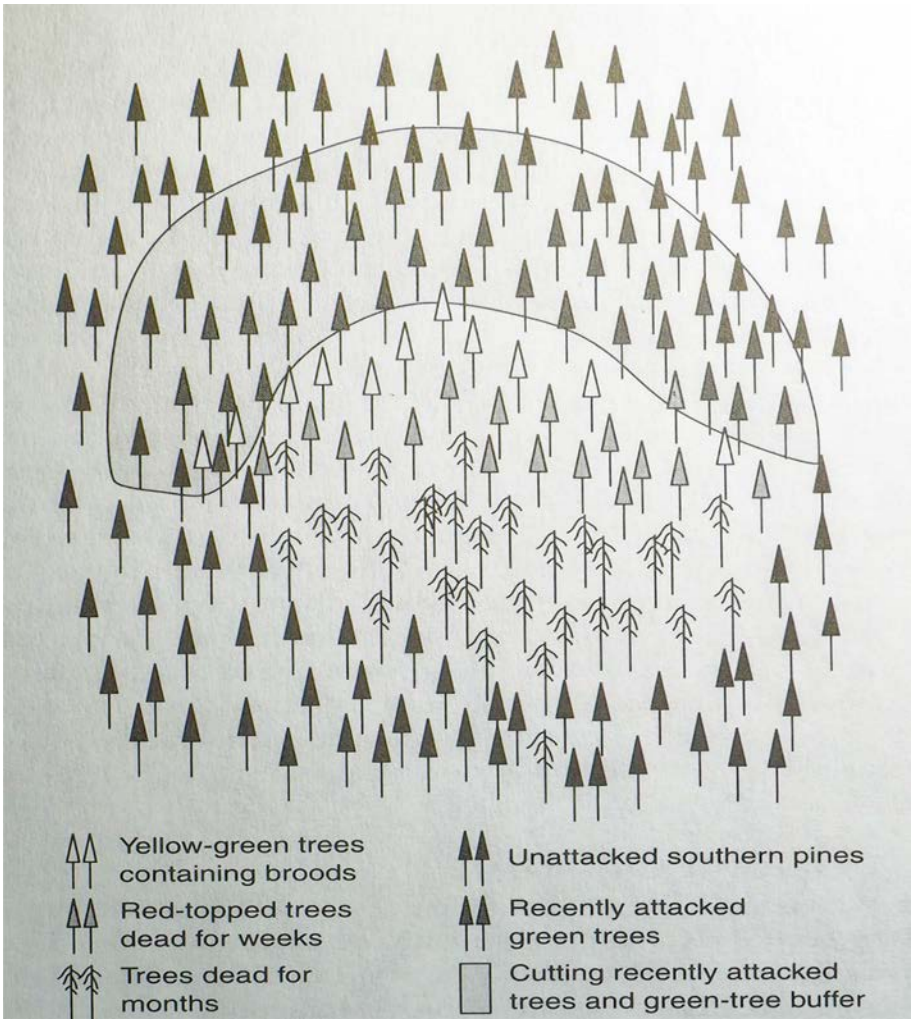

그림 1.8

몬으로 암컷들을 오지 못하도록 한다. 이러한 나무는 유혹적이지 못하고 더 이상 산맥소나무좀벌레의 개체군을 모으는 역할을 하지 않는다. 대신에 새로이 공격하는 산맥소나무좀벌레는 인접한 다른 나무를 공격한다. 랏지폴 소나무에서 산맥소나무좀벌레가 초기 공격대상 나무에서 인접 나무로의 이동 거리는 인접 나무의 지름에 비례한다. 이는 새로이 공격하는 산맥소나무좀벌레는 인접한 나무에서 가장 큰 나무에 침입함을 의미한다. 이러한 관계는 간벌화 계획에서 사용된다(그림 1.9).

그러나 밀집된 이차 생장의 판다로사 소나무 임목은 급증의 확산이 남부 소나무좀벌레와 비슷한 양상임을 보여준다. 초기 공격대상 나무가 공격받은 후 바로 옆 나무로 순차적으로 확산되어 간다.

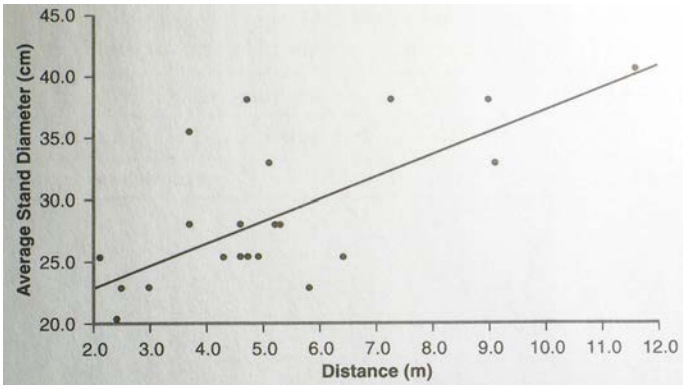

그림 1.9

이 산맥소나무좀벌레의 대발생은 간벌에 의해 감소된다. 숙주의 저항성 증가는 간벌 후 숙주의 치사율의 감소를 일으키는 기작으로 생각된다. 간벌화 연구에 의하면 간벌 후 나무의 치사율이 즉각적으로 떨어진다. 일반적으로 산맥소나무좀벌레에 의한 나무의 치사는 간벌을 하지 않은 임목에서 세, 네 배 높다. 세 가지 간벌화 체계가 공격 딱정벌레의 교대기작(switching mechanism)에 영향을 주는 지를 알아보는 실험의 결과는 나무 사이의 4 미터 조차도 지엽적 급증을 막을 수 있음을 보여준다. 따라서 이차 생장 판다로사 소나무 임목에서 이 곤충에 대한 관리는 즉각적으로 주의를 기울이면 성공할 수 있다.

더글라스 전나무좀벌레(*D. pseudotsugae*)

쓰러진 나무나 아주 심하게 약해진 나무를 보통의 수준으로 유지하는 여러 해 동안 나타난 더글라스 전나무좀벌레는 바람과 함께 날아다니고 확산되었다. 암컷 개척자들은 흩어져 있는 쓰러진 나무나 스트레스 받은 나무를 찾는다. 이러한 암컷은 체관으로 들어가 새로이 찾은 먹이로 개체군을 유인하기 위한 페로몬을 방출한다. 그 다음에 교잡을 하고 암컷이 체관에서 알 통로를 만들어 약 30-50개의 알을 낳는다. 다음해 봄에 성충으로 발달한다.

많은 양의 쓰러진 나무가 있는 해에는 다량의 먹이가 있기 때문에 개체군은 급격히 증가한다. 다음 해에도 증가한 개체군은 배로 증가하여 첫 해의 먹이, 겨울에 쓰러진 줄기나 심지어 산 나무도 공격한다.

세번째 해에는 쓰러진 나무가 더 이상 없다면 산 나무를 공격하는 것이 가능하다. 게다가 임목이 가뭄 스트레스를 받으면 더글라스 전나무좀벌레의 대발생이 일어날 수 있다. 이러한 시나리오는 과거의 결과를 통하여 알 수 있다. 이러한 규칙의 예외로 유명한 사건은 1962년 콜럼버스 날에 미국북서부 워싱턴주에서 강한 돌풍으로 많은 목재가 쓰러졌지만 돌풍이 멎은 시점에 쓰러진 나무를 제거함으로써 나무좀벌레 감염을 막았다. 임목의 건강을 유지하며 쓰러진 목재를 즉각 회수한 것이 더글라스 전나무좀벌레의 대발생을 막았다.

그림 2. 미국 북서부 나무좀벌레에 피해를 받은 상록수림의 모습(비슷한 사진 구글에서 찾아보기)

가문비나무좀벌레(*D. rufipennis*)

가문비나무좀벌레는 북미 가문비림을 파괴한다. 지난 20년동안, 이 곤충의 급증은 남부 중심 알라스카의 루츠 가문비 임목과 알라스카 내륙의 하얀 가문비 임목에서 아주 파괴적이었다(Werner and Holsten 1983, Reynolds and Hard 1991). 나무좀벌레는 모든 가문비나무를 공격한다. 가문비나무좀벌레의 감염이 넓은 지역의 가문비나무를 파괴시키지만, 잠재적 좀벌레의 개체군은 쓰러진 나무나 반 정도 죽은 나무에서 집단을 이루며 산다. 나무좀벌레의 대발생은 관리가 안 된 성숙림에서 시작하여 쓰러진 나무를 다 먹고 나면 산 나무도 공격한다.

봄에 나무좀벌레의 개체군은 처음으로 개척한 암컷에 의한 페로몬으로 새로운 숙주로 모이게 된다. 대발생 동안에, 처음으로 도착한 암컷은 쓰러진 나무뿐만 아니라 어떤 나무들에도 정착하는데 이는 약해진 나무에서 발산되는 후각적 열쇠에 대한 반응임을 보여주는 것이다. 연구를 통해서 보면 에탄올을 처리한 나무에 곤충이 반응한다. 이 물질이 일차 유혹물질임을 제안한다. 이차 유혹은 숙주가 나무좀벌레의 공격을 받게 되는 시점에서 시작된다. 나무좀벌레의 공격이 증가하면 나무좀벌레는 이웃 나무에도 정착한다(그림 1.10).

가문비나무좀벌레 급증은 밀집되어 있는 임목과 오래된 가뭄이 있을 때 이와 밀접하게 관련되어 있다. 알라스카 연구에서는 나무좀벌레의 대발생이 일어나기 5년전부터 생장 감소가 있었음을 보여주었다. 강한 바람이 나무좀벌레 확산에 번식 인자로 작용한 후, 이러한 정체기의 느린 임목에서 대발생이 나타났다. 크게 증가한 개체군은 계속해서 직경이 큰 나무를 선호하면서 산 나무를 죽였다.

나무좀벌레의 대발생에 대한 예방은 임목 간벌을 하고, 쓰러진 목재를 즉시 제거하는 것이다. 나무좀벌레의 대발생에 대한 다른 예방법은 나무좀벌레를 포획하는 덫을 사용하고 합성 페로몬으로 선택한 나무나 목재로 곤충을 유인하기 위한 것이다. 그 나무에 살충제를 처리하여 나무좀벌레의 번식을 막는 것이다. 이러한 방법으로 나무좀벌레 개체군은 처리 지역에서 감소하며, 나무좀벌레 페로몬으로 유인해서 날아온 나무좀벌레는 처리 지

TABLE 21.4 Ponderosa Pine Mortality Caused by *Dendroctonus ponderosae* and *Ips pini*[a]

	Stem basal area(m^2ha^{-1})				
	Stand density		Net growth	Mortality	
Spacing (m)	1967	1972		*D. ponderosae*	*Ips pini*
Unthinned	39.2	34.6	−4.6	2.7	1.0
3.7 × 3.7	26.6	25.9	−0.7	0.7	0.5
4.6 × 4.6	19.5	20.2	0.7	0.1	0.0
5.5 × 5.5	13.9	14.6	0.7	0.0	0.0
6.4 × 6.4	8.0	8.6	0.6	0.0	0.0

[a]Occurred 5 years after three thinning regimes in the Black Hills forest of South Dakota. Response to thinning is represented by cumulative net growth.
Source: From Sartwell and Stevens (1975).

역 밖의 나무를 공격할 수 없다. 살충제를 사용하는 것보다 그 나무를 제거하는 것이 더 효과적이다. 포식자나 포식 기생자도 그 페로몬에 반응한다.

서부 소나무좀벌레(*D. brevicomis*)

서부 소나무좀벌레는 일반적으로 성숙된 판다로사 소나무와 쿨터 소나무를 감염시킨다. 이 개체군은 건강하지 않은 나무, 수분 스트레스를 많이 받은 나무, 뿌리가 썩은 소나무들을 감염시켜서 죽인다. 가뭄시기에 나무좀벌레에 감염되고 가뭄이 지속되면 나무좀벌레의 개체군이 증가하여 나무 직경이 25 센티미터 이상을 지닌 건강한 나무를 죽이기도 한다.

나무좀벌레의 번식을 위한 비행은 봄이나 이른 여름에 시작한다. 북미의 오레곤주와 워싱턴주의 남방 한계선 지역에선 1년에 2번의 세대 교체가 일어나고 북방 한계선 지역에선 1번의 세대 교체가 일어난다. 나무좀벌레의 숙주에 대한 초기 공격은 나무의 줄기 중간에서 시작되며 나무의 아래와 위로 계속적인 공격이 일어난다. 나무좀벌레의 알이 놓여진 수목의 수피 내부에서는 가로와 세로로 엮어서 망처럼 형성된다. 단지 1령이 체관에 존재하며 나머지 생활사는 수피 외부에서 존재한다. 여름 동안에 유충과 번데기의 대부분은 수피내에 있으며 개체군은 강력한 딱다구리의 섭식에 노출되기 쉽다. 서부 소나무좀벌레로 고사한 판다로사 소나무는 딱다구리 같은 섭식자에 의해 수피가 파헤쳐지기 때문에 산맥 소나무좀벌레와 다르다.

서부 소나무좀벌레의 감염을 예방하는 유일한 효과적인 방법은 나무를 간벌한 이후 살균처리를 하는 것이다. 소나무좀벌레에 감염되기 쉬운 고위험의 나무를 파악하여 임목에

TABLE 21.5 Sequence of Events That Convert the Douglas-Fir Bark Beetle from an Opportunistic, Secondary Insect (Living in the Phloem of Blowdowns) to a Primary Insect (Killing and Colonizing Phloem of Living Trees)[a]

Susceptible Host material—logs and blown-down trees	Population phase (endemic, extensive, intensive)	Population activity
Yr 1—Extensive blowdowns occur	Endemic	Normal host finding colonizing
Yr 2—More food material than population can utilize	Beginning of extensive phase	Normal host finding and colonizing
Yr 3—Just enough food to maintain attacking population	Extensive population increase	Attack on living trees possible
Yr 4—Less food available to maintain huge population	Intensive phase and population collapses	**Attack of living trees occurs**

[a]When the population is high and the standing Douglas-fir forests are weakened, as after a series of drought years, attacks on living trees (primary attack) occur and outbreaks develop.
Source: Modified from Rudinsky (1962).

서 제거하는 것이다. 이러한 나무는 수분 스트레스를 받은 것으로 얇은 수관과 수피 특성으로 쉽게 파악된다(그림 1.11).

조각가 나무좀벌레 (*Ips* spp.)

Ips 나무좀벌레는 일반적으로 쓰러진 소나무와 가문비에 산다. 그러나 다른 이차 나무좀벌레처럼 개체군이 증가하여 대발생이 일어난다. 추운 지역인 아한대지역에선 *I. borealis*와 *I. pertubatus*는 간헐적으로 공격한다. 알라스카의 엘리강 근처에서 금방 상처난 가문비나무에서 나오는 물질에 반응하는 *I. borealis*는 상처가 심각하지 않으면, 공격 개체군은 밖으로 내몰려 죽게 된다. 이러한 행동은 온대지방에서와 다르다. *I. borealis*의 기회주의적 숙주 선택의 행동은 짧고 예측 불가한 비행 시기를 다루는 종의 적응이다.

북미에서 가장 넓게 퍼진 소나무 조각가 딱정벌레는 *I. pini*이다. 숙주는 소나무와 세 종의 가문비나무이다. 수컷은 쓰러진 나무나 가지에 들어가 새로운 번식 물질의 선택을 개시한다. 체관속으로 들어가 교잡방을 만든다. 방을 완성한 후 최근 공격당한 숙주를 향하도록 이끄는 페로몬을 방출한다. 한 수컷에 1-5 마리의 암컷이 들어온다. 교잡 후, 암컷은 알 통로를 만들고 나무의 조직으로 나아간다. 각 암컷은 35-55 알 서식지를 만들어 알을

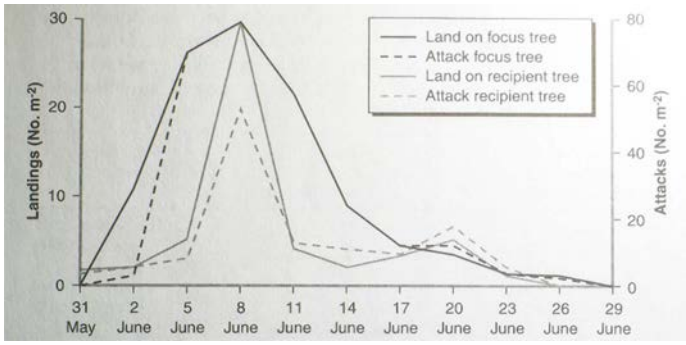

그림 21.10

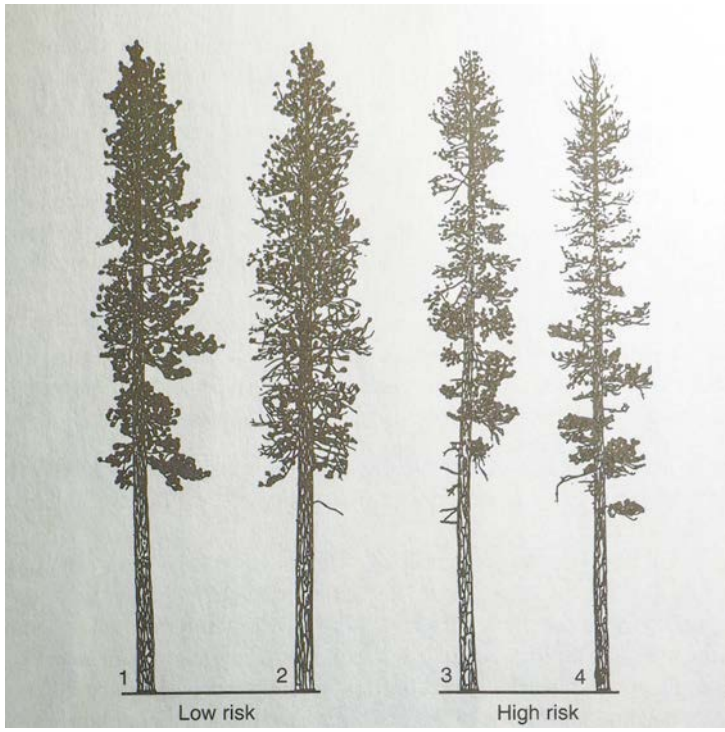

그림 1.11

각각에 낳는다. 수컷도 통로에 머물며 부스러기를 없애고 입구를 통해 내보낸다. 부화후에 유충은 체관에서 먹고 산다. 지역의 기후에 따라 일년에 1-3대가 나타난다.

잠재 개체군수준 동안에 딱정벌레는 넓게 퍼진 단일 나무를 죽인다. 급증기간엔 50-500 나무를 죽이기도 한다. 60-80년 수령의 평균 직경이 15-20 센티미터인 가뭄 스트레스를 받은 판다로사 소나무가 가장 공격을 잘 받는다.

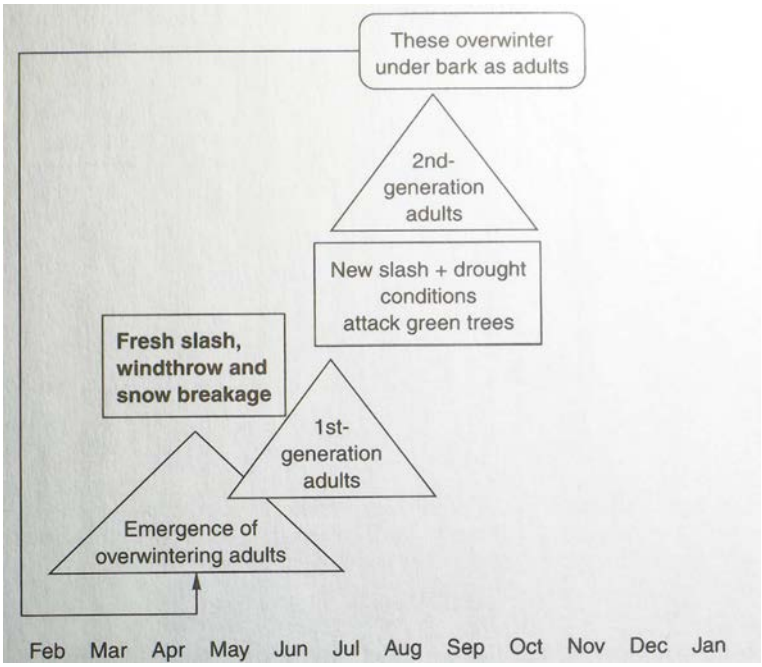

그림 1.12

판다로사 소나무 관리 정책은 종종 *I. pini* 감염을 일으킨다. 관리의 주요사항은 (1) 각 세대의 비행 시기, (2) 세 주요 섭식종의 활성화 시기, (3) 번식에 적합하지 않은 목재 건조점을 알아야 한다는 것이다.

*I. pini*는 남동부의 몬타나에서 세번의 비행 시기를 갖는다(그림 1.12). 겨울을 난 개체군의 출현을 위해 먹이를 제공하는 목재 부스러기와 간벌화의 잔재는 중요한 요소이다. 몬타나 *Ips* 문제는 다음과 관련되어 있다:

1. 세 딱정벌레 섭식종은 성충과 자손의 주기적 유용성을 구분하여 이용한다(그림 1.13).
2. 모델이 개체군 변화 인덱스를 제공한다. 인덱스가 개체군이 증가할 지 감소할 지를 보여준다. 1.0의 값은 그대로 크기를 유지함을 말한다. 예를 들어 겨울 동안의 형성된 목재 잔재는 3.32의 값을 보여주며 이는 개체군이 원래 크기의 3배이상 증가함을 보여준다. 그러나 1991년 10월에 만들어진 잔재는 0.91, 즉 개체군의 감소를 의미한다(그림 1.14). 겨울에 만들어진 잔재는 건조해지지 않아 수분이 많다. 한편 10월의 잔재는 얼기 전에 3개월정도 건조해진다. 그래서 봄에 유충이 자라기에는 건조한 경향이 나타난다.

이러한 정보로 미래의 급증을 예방하는 효과적인 해충 관리 프로그램은 다음과 같은 제안을 포함한다:

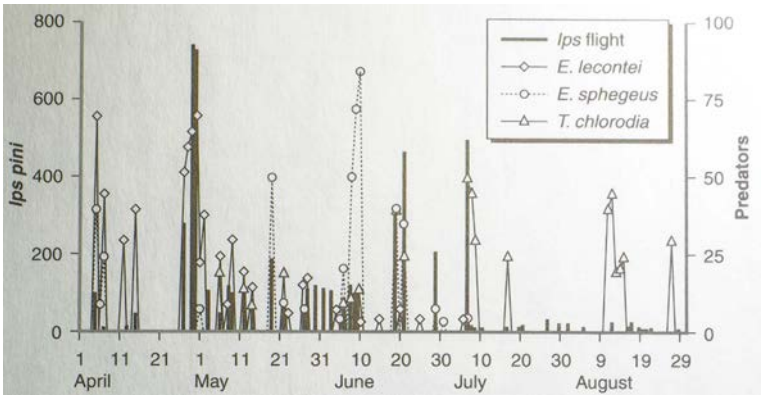

그림 1.13

1. 벌목과 간벌화가 일어난 마지막 시간이 늦은 8월과 12월이어야 한다. 이러함으로써 두번째 새대를 예방하게 된다(그림 1.12).
2. 신선한 소나무 잔재가 1월과 3월사이에 최소화되어야 한다. 이러한 방법으로 인해 겨울을 난 자손이 접근할 먹이가 없게 된다. 또한 겨울에 잔재를 모아 봄의 확산 비행이 일어나기 전에 태우는 것도 같은 결과를 가져온다.
3. 포획 목재와 페로몬의 사용은 제안되어지지 않는다. 왜냐하면 세 포식종이 비행시기를 세 개로 나누어 이용하기 때문이다. 숙주의 건조와 함께 섭식종은 *Ips* 개체군의 수준을 낮추는데 효과적이다.

북미의 오크-소나무 지역에선 *I. grandicollis, I. calligraphus, I. avulsus*가 남부 소나무를 죽인다. 그 중에서 *I. calligraphus*는 가장 공격적이고 작은 무리이다. 남부 복합체는 숙주로 떨어진 나무와 잔재를 선호한다. 그러나 이 물질이 풍부할 때, 개체군은 아주 커진다. 이렇게 증가된 개체군은 밀집된 간벌화 되지 않은 임목과 함께 5-100 그루 나무를 죽인다. 이러한 문제는 도시와 공원에서 더욱 심각하다. 도시상황하에서 *Ips* 위험은 다음과 같은 규칙에 의해 감소될 수 있다.

1. 건물과 조경지에 남겨진 나무들은 최고의 활기를 위해 선택되어야 하고 조심스럽게 보호되어야 한다. 만약 나무가 적당하게 보호되지 않았다면 제거하는 것이 더 좋다.
2. 소나무의 밀집 임목의 간벌화는 나무간 경쟁을 감소시킨다.
3. 건조한 시기에 많은 급수와 적당한 비료는 스트레스를 감소시키고 잔재 나무들 사이에 생기를 증가시킨다.
4. 피해입은 나무, 쓰러진 나무, 폭풍에 의한 부러진 나무들은 개체군의 형성을 막기 위해 즉시 제거되어야 한다.
5. 마지막으로 특히 가치있는 나무들은 살충제 살포를 해야 한다.

*Scolytus*의 중요한 많은 종이 있다. 서부 북미에선 많은 침엽수를 공격하는 18종이 있다. 다른 종은 활엽수를 공격한다. 가장 중요한 것은 *S. multistriatus*이며, 반사의 느릅나무를 공격하고 네덜란드 느릅나무 병해의 운반체이다.

조각가 전나무좀벌레

전나무좀벌레는 전나무의 고사를 일으키고 산림 관리에 있어서 중요한 문제이다. 알 통로와 유충 광산은 쉽게 파악된다. 주기적으로 급증은 증가한다. 급증은 뿌리 병원균과 관련되어 있으며 오래된 가뭄에 의해 유도된다. 서부 가문비나무 버드웜과 더글라스 전나무 독나방에 의해 고엽이 일어난 나무들은 전나무 조각가에 의해 죽여진다. 급증은 전나무 임목을 간벌화시킨 후 남아있는 임목은 더욱 건강하며 미래의 공격을 막는 능력을 증가시킨다. 3번째와 4번째의 해 동안엔 더 많은 건강한 나무들이 증가한다. 회복의 중요한 결과는 개체군 붕괴를 이끄는 공격의 실패가 증가된 것을 보여준다.

공격은 벌목과 관련되어 있다. 이것은 임목이 개방되고 개체군이 번식할 때 나무들이 쇼크가 나타난다. 개체군이 많을 땐 수확은 8월에서 12월 사이에 이루어져야 한다. 재림은 소나무 유식물로 이루어져야 한다. 특히 소나무는 70%의 전나무림에서 장려되는 것이다.

유럽 느릅나무 나무좀벌레는 약화된 죽어가는 느릅나무에서 번식한다. 숙주에 의해 발산하는 휘발성 물질로 인해 수컷과 암컷에 의해 죽어가는 느릅나무가 파악된다. 교잡하지 않은 암컷이 알 통로를 시작할 때, 개체군을 유혹하는 페로몬을 방출한다. 교잡후엔 암컷이 페로몬 방출을 중지한다. 유충이 발달하고 번데기가 된 후 새로운 성충은 병원균의 포자에 의해 덮힌다. 개체군의 일부는 가지에서 알을 낳는다. 가지를 먹는 것은 씨방을 성숙화하기에 필요한 행동이다.

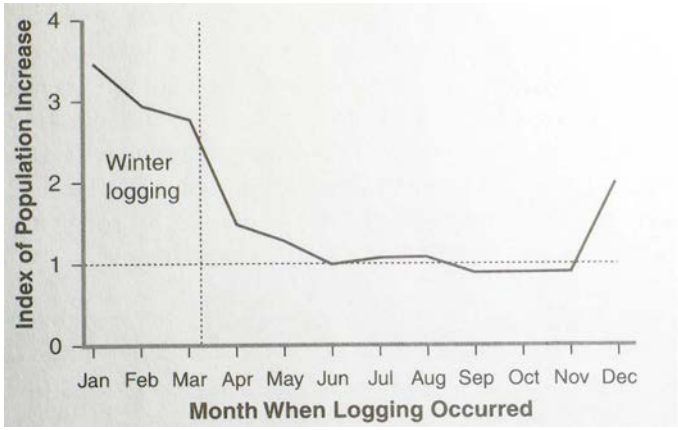

그림 1.14

유럽 느릅나무 나무좀벌레의 조절은 죽은 숙주와 죽어가는 숙주의 즉각적인 제거에 의해 이루어진다. 그러나 이러한 노력은 숙주 선택과 딱정벌레의 행동을 지연시킨다. 합성 페로몬에 의한 포획은 거의 효과가 없다. 최고의 효과는 도시에서 파악된다. 따라서 대량 포획은 살균과 다른 해충과 병해 억제 기술을 포함하는 IPM 프로그램의 관리 요소이다.