

## 솔잎혹파리 확산지역에서 솔잎혹파리와 기생봉의 상호작용

### Interactions between Pine Needle Gall Midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae), and its Parasitoids in Newly Invaded Areas

박영석 · 정영진<sup>1</sup> · 전태수<sup>2\*</sup> · 이범영 · 이준호<sup>3</sup>  
Young-Seuk Park, Yeong-Jin Chung<sup>1</sup>, Tae-Soo Chon<sup>2\*</sup>,  
Buom-Young Lee and Joon-Ho Lee<sup>3</sup>

**Abstract** – The pine needle gall midge (PNGM), *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye, is a serious pest in pine forests in Korea. Since the first report of PNGM infestation in Korea in 1929, the infestation area has been expanded gradually. In 1975 the distribution of PNGM and its parasitoids were surveyed throughout several infested areas in Korea. Annual survey has been made for the rates of gall formation by PNGM and parasitism by its parasitoids at the monitoring sites including newly infested area in 1975 since 1980. These data were used to examine the relationship between PNGM and its parasitoids for newly invaded areas. The gall forming rate of PNGM and the parasitism by the parasitoid were 34.8 and 1.9% in 1975, respectively, while the gall forming rate and the parasitism were 20.7 and 8.9% in 1985, respectively. The relationships of densities between PNGM and its parasitoid were weak in the early stage of dispersion, but the density of parasitoid was with an asymptotic increase along with PNGM's density increase during the observation period for 10 years.

**Key Words** – *Thecodiplosis japonensis*, Pine needle gall midge, Forest insect pest, Parasitic wasp, Parasitism, Host-parasitoids interaction, Population regulation

**초 록** – 솔잎혹파리가 새로운 지역에 침입하여 극심한 피해를 일으킨 후 회복되는 과정에서 솔잎혹파리와 천적 기생봉의 상호작용을 분석하였다. 솔잎혹파리 확산 선단지 26개 지점에서 1975년부터 1997년까지 조사된 솔잎혹파리 충영형성을, 기생봉 밀도 및 기생율 자료를 분석한 결과, 솔잎혹파리 침입초기인 1975년의 충영형성을 평균 34.8%이었으나 1980년 이후 크게 감소하여 밀도가 안정화되었다. 기생봉의 기생율은 침입초기에는 1.9%로서 낮았으나 시간이 진행됨에 따라 기생율이 증가하여 솔잎혹파리에 의한 피해가 만성적으로 발생하는 1990년대에는 12% 이상으로 크게 증가하였다. 충영형성을과 기생봉 밀도와의 관계는 초기에는 서로 상관성이 매우 낮았으나 솔잎혹파리의 침입후 약 10년 이후에는 충영형성을 증가에 따라 기생봉의 밀도도 점근적으로 증가하는 양상을 나타내었다. 또한 충영형성을에 따른 기생율도 초기에는 명확한

\*본 논문은 1995년부터 1999년까지 수행된 농림부첨단기술개발사업인 “솔잎혹파리의 종합관리 시스템개발” 연구결과의 일부임.

\*Corresponding author. E-mail: tschon@hyowon.pusan.ac.kr

1 임업연구원 산림생물과(Division of Forest Biology, Korea Forest Research Institute, Seoul 130-012, Republic of Korea)

1 임업연구원 남부임업시험장(Namju Forest Experiment Station, Korea Forest Research Institute, Jinju 660-300, Republic of Korea)

2 부산대학교 생명과학부(Division of Biological Sciences, Pusan National University, Pusan 609-735, Republic of Korea)

3 서울대학교 농생명공학부(School of Agricultural Biotechnology, College of Agriculture and Life Science, Seoul National University, Suwon 441-744, Republic of Korea)

경향성이 없었지만 솔잎흑파리 침입 10년 후에는 보다 명확한 밀도역의존적 특성을 나타내었다. 이러한 결과는 솔잎흑파리와 기생봉의 상호작용이 설정되어 있지 않지만 침입 후 약 10년경부터 기주-기생자간의 전형적인 상호작용 양상을 보이며, 기생봉의 밀도조절 능력은 솔잎흑파리 피해가 많은 발생초기에는 미약하지만 솔잎흑파리 밀도가 낮은 피해회복지역에서는 높은 밀도 조절 능력을 가지고 있다는 것을 제시하였다.

### 검색어 - 솔잎흑파리, 외래침입종, 산림해충, 기생봉, 기주-기생봉 상호작용, 개체군 조절

우리나라에서 솔잎흑파리(*Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye)는 1929년 서울과 목포에서 처음 발견(Takagi, 1929)된 이후 점차 확산되어 현재는 전국으로 분포되어 소나무(*Pinus densiflora*)와 해송(*Pinus thunbergii*)에 많은 피해를 입히고 있다 (Chung, 1997). 이를 방제하기 위하여 나무주사 등을 이용하는 화학적 방법과 함께 천적 기생봉을 이용하는 생물적 방제법을 병용하고 있다. 현재까지 솔잎흑파리의 천적 기생봉은 솔잎흑파리먹좀벌(*Inostemma seoulis*), 흑파리살이먹좀벌(*Platygaster matsutama*), 흑파리등뿔먹좀벌(*Inostemma hockpari*), 흑파리반뿔먹좀벌(*Inostemma matsutama*) 등 4종이 알려져 있다(Ko, 1965; Ko, 1985). 그 중 솔잎흑파리먹좀벌과 흑파리살이먹좀벌이 유력한 천적으로 보고되었다(Lee et al., 1985). 임업연구원과 경기, 강원, 충북, 충남, 전북, 전남, 경북, 경남 등 8개도 산림환경연구소 및 제주도에서 1980년부터 이를 기생봉을 실내에서 대량 사육하여 기생율이 낮은 솔잎흑파리 피해임지에 1ha 당 20,000마리 기준으로 연간 5천 ha 내외에 방사하고 있으며, 1998년 현재 68천여 ha 이식하였다(Chung et al. 1998a, b).

천적을 이용한 생물적 방제방법은 경제적인 효율, 환경문제의 대두와 함께 대두되었는데 기주-기생자 관계에 대한 유전적, 진화적인 측면에 많은 관심이 집중되었다(Taylor and Muller, 1976; Price, 1980; Barrett, 1984; Pimentel, 1984). 이러한 이유중의 하나는 천적이 기주 개체군의 밀도억제와 생태계 균형을 이루는데 있어서 중요한 역할을 하기 때문이다 (Price, 1997).

그러나 지금까지의 기주-기생자의 밀도변동에 대한 연구는 주로 기점령된 일정장소, 일정시간에 있어서의 상호작용을 나타낸 것으로서 기주가 새로운 지역에 침입하여 토착화되는 과정에서 일어나는 기주-기생자의 상호작용에 대한 연구는 희소한 상황이다. 천적이 기주가 서식하는 장소에 존재하는 것은 천적의 농동적인 찾기 행동의 결과이며(Bouletrau, 1986), 기주로부터 발생하는 자극이 천적으로 하여금 기주를 찾는는데 결정적인 역할을 하는 것(Price,

1981; Vinson, 1984)으로 알려져 있다. 본 연구는 기주와 천적에 의해 새롭게 점령되는 곳에서의 상호작용을 고찰하고자 하였다.

우리나라에서 솔잎흑파리는 침입종으로서 새로운 지역으로 확산되었을 때 불과 6~7년의 짧은 기간동안에 대발생 현상을 보였다. 침입에 따라 빠른 시간내에 소나무의 신초 및 임목고사, 죽생 및 산림생태계 변화 등의 극심한 피해를 입혔다(Park and Hyun, 1983; Lee, 1987). 그러나 이러한 현상을 보인 후 약 3~4년 이후에는 발생초기보다 훨씬 낮은 밀도에서 유지되며 전체적으로 10~12년의 주기로 피해율이 변동하는 것으로 알려져 있다(Chung et al., 1998a). Chung et al. (1998b)은 솔잎흑파리 피해 회복지역에서 기생봉의 밀도는 기주인 솔잎흑파리의 밀도에 의존적인 관계를 보이며, 총영형성율이 30% 이상에서는 기생봉의 밀도가 크게 증가하지 않고 점근적으로 최고밀도에 도달하며, 기생봉의 기생율은 솔잎흑파리 밀도에 역의존적인 관계를 보인다고 하였다.

그러나 솔잎흑파리가 새로운 지역으로 확산된 후 시간경과에 따라 솔잎흑파리와 천적기생봉이 상호작용을 어떻게 하는가에 대한 연구는 미미한 상태이다. 따라서 본 연구는 기주와 기생자가 이전에는 분포하지 않았던 새로운 지역으로 확산되는 과정에서 나타나는 기주와 기생자의 상호작용을 분석하여, 금후 침입종의 확산역제 및 방제전략 수립에 기초자료를 제공하고자 수행하였다.

### 재료 및 방법

임업연구원에서는 1975년에 솔잎흑파리와 기생봉의 분포, 피해도의 전국적인 조사 및 솔잎흑파리 피해확산 선단지 생태조사를 실시하였으며(Forest Experiment Station, 1976), 1980년부터 92개 고정조사구에서 매년 솔잎흑파리의 총영형성율과 기생봉의 기생율을 기록하고 있다. 총영형성율과 기생봉 밀도 및 기생율의 조사방법에 대해서는 Chung et al.

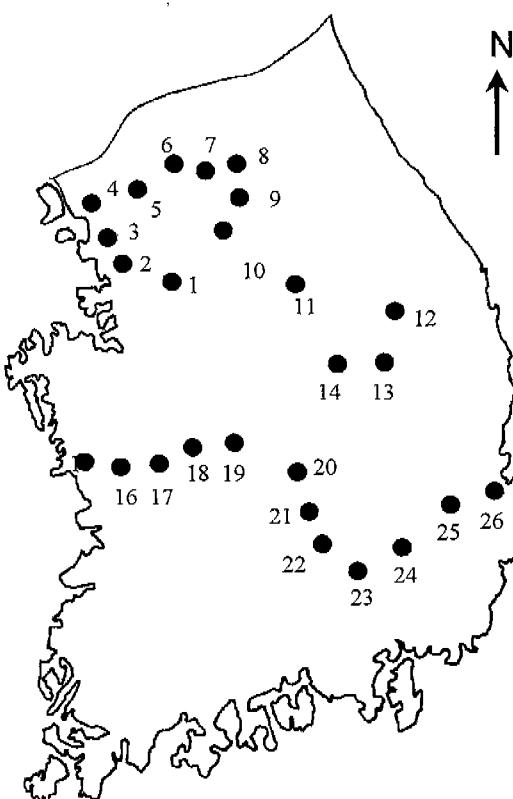


Fig. 1. Map of study sites (1; Yongin, 2; Siheung, 3; Bucheon, 4; Gimpo, 5; Yangju, 6; Pocheon, 7; Gapyong, 8; Chuncheon, 9; Hongcheon, 10; Yangpyeong, 11; Jecheon, 12; Bonghwa, 13; Andong, 14; Yecheon, 15; Boryong, 16; Buyo, 17; Nonsan, 18; Daedeok, 19; Okcheon, 20; Gimcheon, 21; Seongju, 22; Goryong, 23; Changnyong, 24; Cheongdo, 25; Gyongju, 26; Pohang).

(1998a, b)에 자세히 보고되었다.

자료분석은 1975년 조사에서 선단지로 밝혀진 26개 시·군(각 3개소)의 고정조사지(Fig. 1)에서 1975년 및 1980년부터 1997년까지 조사된 자료를 이용하였다. 자료분석 여건을 고려하여 5년 간격으로 충영형성을과 기생봉 밀도 및 기생율의 상호의존성을 분석하였다. 요인들간의 상호의존성을 분석하기 위하여 CurveExpert (CurveExpert, 1997)를 이용하여 회귀식을 산출하였으며, 밀도의 시기별 변이를 비교하기 위하여 분산분석(ANOVA) 및 Tukey 다중비교분석(SPSS Inc., 1997)을 실시하였다.

또한 솔잎혹파리 피해확산 선단지에서 출현하는 천적 기생봉의 빈도를 비교하고, VassarStats (Vassar-Stats, 2000)를 이용하여 Fisher exact test (Fisher, 1958)를 실시하였다. 조사대상 기생봉은 분포범위가 넓은 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌을 대상으로 하였다.

**Table 1.** Percentages of gall formation rate and parasitism of the pine needle gall midge, and density of its parasitoid in different years. The numbers in parenthesis are standard errors

Year	Gall formation rate (%)	Parasitism (%)	Density of parasite
1975	34.8 (3.0)a*	1.9 (0.6)a	69.5 (24.4)a
1980	21.8 (1.3)b	6.4 (0.8)b	133.9 (17.0)ab
1985	20.7 (2.6)b	8.9 (1.0)b	139.8 (15.7)ab
1990	18.6 (2.1)b	12.4 (1.2)c	194.3 (18.2)b
1995	15.8 (2.0)b	12.1 (1.1)bc	169.8 (27.0)ab

\*Means followed by the same letter are not significantly different at the 5% level by the multiple comparison test of a Tukey's honestly significant difference.

## 결과 및 고찰

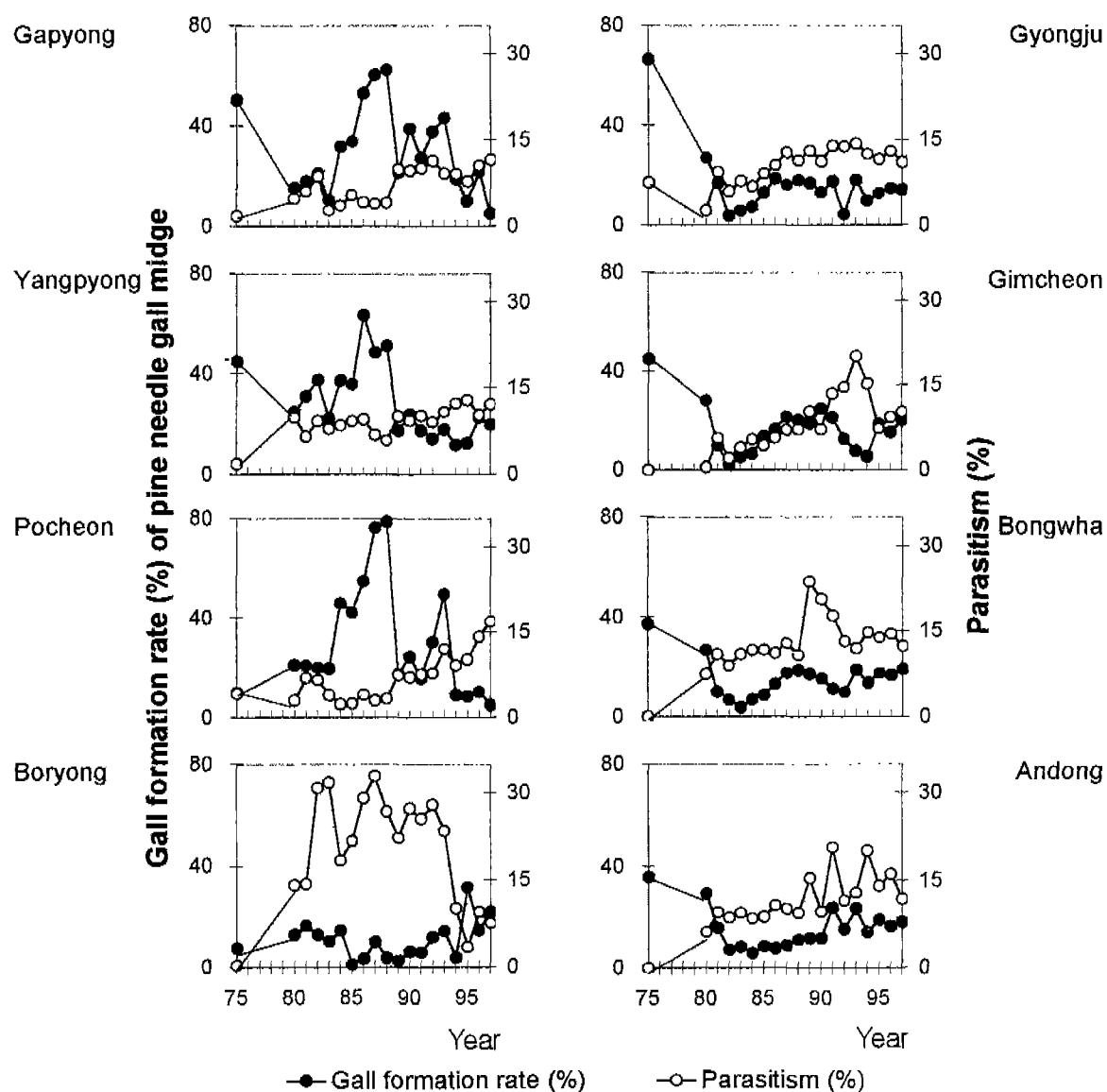
### 연도별 밀도변동

솔잎혹파리 침입초기인 1975년의 솔잎혹파리 충영형성을 평균 34.8%이었으나 1980년대에는 약 20%, 1990년대에는 20% 이하로 감소하여 안정화되었다(Table 1). 이는 일반적으로 솔잎혹파리의 발생상황이 침입 후 6~7년에 극심한 피해를 나타내고 최초 발생후 10년 이후에는 안정되고 그 이후에는 약 10~12년의 밀도변동주기를 가진다(Chung et al., 1998a)는 보고와 일치하는 결과이며, 이러한 특성은 솔잎혹파리와 기주인 소나무 및 천적인 기생봉의 상호작용에 의한 결과로 사료된다.

기생봉에 의한 기생율은 처음에 1.9%로 낮았으나 시간이 진행됨에 따라 기생율이 증가하였다. 피해가 만성적으로 발생하는 1990년대에는 12% 이상으로 솔잎혹파리 침입초기 보다 크게 증가하여 시기에 따른 차이를 보였다(ANOVA,  $P < 0.05$ ). 기생봉의 밀도 역시 시간이 진행됨에 따라 점차 증가하여 솔잎혹파리의 침입 후 10년을 전후하여 달라졌는데 (Tukey 다중검정,  $P < 0.05$ ), 이 시기를 전후하여 밀도가 안정된다는 것을 제시해 주고 있다(Table 1, Fig. 2).

### 솔잎혹파리 충영형성을-기생봉 밀도 변화

솔잎혹파리 충영형성을(밀도)과 기생봉 밀도(밀도지수)의 관계는 Fig. 3과 같다. 솔잎혹파리 침입초기인 1975년에는 회귀식의 결정계수( $R^2$ ) 값이 0.15으로 낮은 값을 보였으며, 1980년의 경우에도 충영형성을과 기생봉 밀도 사이에 명확한 관계를 찾기는 어려웠다. 그러나 솔잎혹파리의 침입 10년 후인 1985년 이후에는 솔잎혹파리의 밀도 증가에 따라 기생봉의 밀도는 점근적으로 증가하는 양상을 나타내었으며(Fig. 3), 1990년에는 보다 밀접한 관계를



**Fig. 2.** Yearly changes in the rates of gall formation by pine needle gall midge (black circle) and parasitism by parasitoids (white circle) at different study sites.

보였다( $R^2=0.59$ ). 이는 Chung *et al.* (1998b)이 회복지에서 솔잎혹파리 밀도와 기생봉의 밀도는 점근적으로 증가한다고 보고한 것과 일치하는 것으로 기주-기생자간의 상호작용에서 나타나는 일반적인 특성을 보였다.

**솔잎혹파리 충영형성을-기생봉 변화**  
솔잎혹파리의 침입초기인 1975년에는 충영형성을의 변화에 따라 뚜렷한 관계가 나타나지 않았다 (Fig. 4). 그러나 1980년의 경우는 충영형성을의 증가에 따라 기생봉의 기생율이 다소 감소하는 경향을 나타내었으며, 솔잎혹파리 침입 10년 후인 1985

년에는 보다 명확한 밀도역의존적 특성을 나타내었다( $R^2=0.48$ ). 이는 Chung *et al.* (1998b)이 회복지에서 솔잎혹파리 밀도와 기생봉의 기생율은 밀도역의 존적이라는 보고와 일치하는 것이며, 기주-기생자간에 나타나는 전형적인 상호작용의 형태를 나타내 주는 것이다.

이러한 결과는 앞에서 살펴본 충영형성을과 기생봉 밀도의 관계에서 나타나는 유형과 같이 솔잎혹파리와 기생봉의 상호작용이 설정되어 있지 않지만 침입 후 약 10년경부터 기주-기생자간에 나타나는 전형적인 형태를 보이고 있다. 이는 솔잎혹파리의 밀도변동 주기와 유사하다. 이러한 현상은 1975년

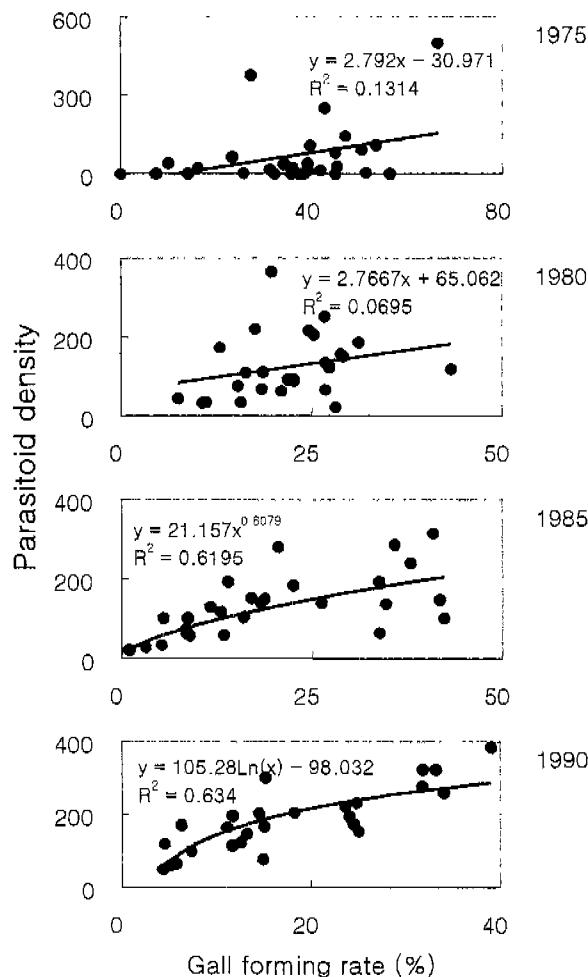


Fig. 3. Changes of parasitoid density as a function of gall formation rate of the pine needle gall midge.

의 경우와 같이 침입초기에 솔잎혹파리의 밀도가 매우 높고 그 이후에는 감소하였기 때문에 나타나는 것으로 고려해 볼 수 있겠으나 1980년 이후의 솔잎혹파리의 밀도가 유사한 것(Table 1)을 고려한다면 기주인 솔잎혹파리의 단순밀도 감소에 의한 결과로 보기는 어려운 것으로 사료된다.

한편 솔잎혹파리의 대발생 후 밀도가 낮은 시기(발생 후 10년 이후)에 기생율은 총영형성율이 약 20%를 전후하여 급격히 감소하는 양상(Fig. 4)을 보였다. 특히 30% 이하의 총영형성율에 대한 기생율의 변동은 회귀식( $y = 20.766x^{-0.318}$ )에 대해 결정계수( $R^2$ ) 값이 0.43으로 뚜렷이 감소하는 경향성을 보였다. 이러한 특성은 기주의 밀도가 높을 때는 기생봉의 밀도조절 능력이 약하지만 기주의 밀도가 낮을 때는 상대적으로 밀도조절 능력이 있다는 것을 제시해 주는 것으로 사료된다. Chung et al. (1998b)

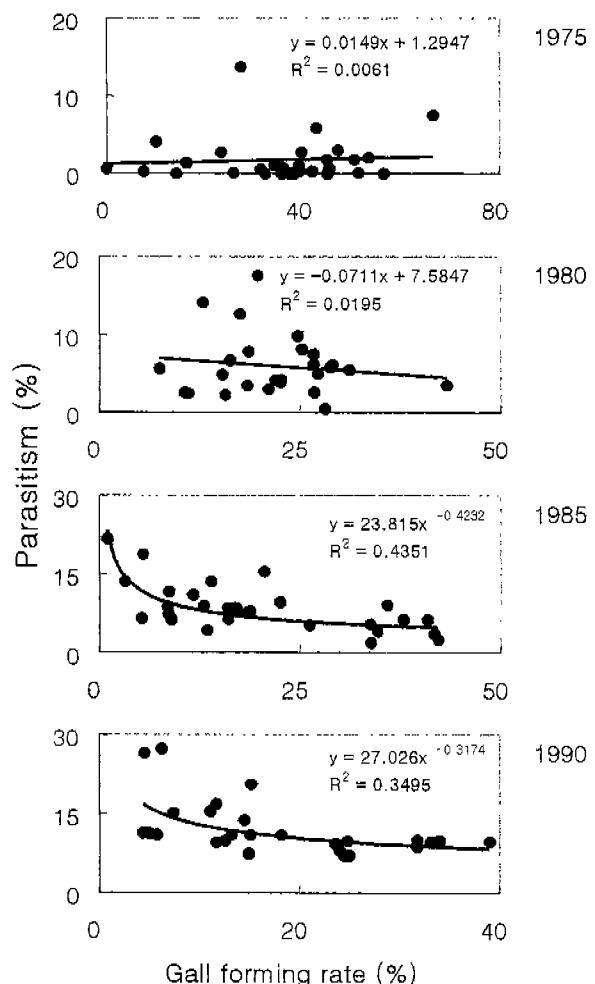


Fig. 4. Changes of parasitism (%) as a function of gall formation rate at the newly invaded areas.

이 솔잎혹파리 피해만성지역에서 기생봉에 의한 솔잎혹파리 밀도조절 능력에 대한 연구에서 기생율은 총영형성율이 20~30%일 때 급격하게 감소하여 밀도역의존적 관계가 유지되고 있다는 보고와 일치한다.

우리나라에서 솔잎혹파리는 침입종으로서 새로운 지역으로 확산되었을 때 불과 6~7년의 짧은 기간동안에 대발생 현상을 보였다. 침입에 따라 빠른 시간내에 소나무의 신초 및 임목고사, 식생 및 산림생태계 변화 등의 극심한 피해를 입혔다(Park and Hyun, 1983; Lee, 1987). 그러나 이러한 현상을 보인 후 약 3~4년 이후에는 발생초기보다 훨씬 낮은 밀도에서 유지되며 전체적으로 10~12년의 주기로 피해율이 변동하는 것으로 알려져 있다(Chung et al., 1998a).

이와 같이 솔잎혹파리의 밀도가 초기에 급격히 증가, 감소 후 낮은 밀도에서 유지되어 안정되는 것

은 침입종이 침입, 정착, 확산, 토착의 단계를 거치는 전형적인 침입해충의 피해에서 나타나는 것이다 (Shigesada and Kawasaki, 1997). 이는 안정되어 있는 생태계에 새로운 인자가 유입됨으로서 생태계의 교란으로 그 계가 새로운 유입인자에 대해 적절한 저항력을 가지고 있지 못하기 때문으로 사료된다. 이러한 계의 상호작용으로서는 침입종, 천적, 기생자, 기주식물, 경쟁, 기후 등 여러 요인들이 작용하고 있다 (Ås, 1999; Mark et al., 2000).

솔잎혹파리의 경우도 초기의 피해가 증가하는 것은 새로운 확산지역에서 본 종에 대한 기주식물의 방어기작, 천적 및 기생자, 종간의 경쟁 등이 존재하지 않기 때문이며, 급격한 피해 이후 회복기를 거치며 안정적인 밀도를 유지하게 되는 것은 앞에서 언급된 바와 같이 일정 기간 지나면서 이들의 상호작용이 있기 때문으로 사료된다. 특히 이 경우 피해 소나무의 상태가 솔잎혹파리의 생장에 영향을 미칠 수 있다. 솔잎혹파리는 알에서 부화한 후, 기주식물 (소나무, 해송)의 잎 하나에서 평균 5~6마리의 유충이 영양분을 흡수하면서 3령충으로 발육하므로 먹이가 되는 잎의 조건은 솔잎혹파리의 생육에 있어 가장 중요한 요인으로 판단이 된다 (Chung, 1997). Lee (1987)는 솔잎혹파리 피해 선단지에서 최고밀도 이후, 급격한 밀도 감소는 먹이의 부족과 종내 경쟁, 기주식물의 저항, 천적 등의 생물적 요인을 지배적인 사망원인으로 보고한 바 있다. 또한 기주식물의 쇠약에 의해 다음해 잎의 생장이 정상적인 먹이의 양과 질을 결정하는 데는 여러 가지 지역간 차이가 심하며 동일 지역에서도 입지환경의 차이에 의해 개체 변이가 심할 것으로 사료된다 (Chung, 1997). Lee (1987)는 솔잎혹파리의 극심한 피해를 받은 소나무가 회복 현상을 보일 때는 잎이 가늘어지고 잎의 전개 속도가 빨라져서 부화유충이 충영을 형성하지 못하고 폐사되는 비율이 급격히 높아지는 것으로 보고하였다.

나아가 솔잎혹파리에 대한 소나무류의 저항성 검정을 통해 감수성 및 저항성 수종에 대한 화학물질의 분석결과 솔잎혹파리에 대한 소나무류의 저항성 물질은 phenolic 화합물의 일종인 salicylic acid가 주요한 저항물질로 밝혀지고 있으나 기타 다른 화합물들과 복합적인 요인이 크게 작용하는 것으로 추정되고 있다 (Son et al., 1996a, b; Eom et al., 1998). 따라서 솔잎혹파리의 밀도 (충영형성율)가 높은 발생 초기에서는 기생봉의 솔잎혹파리 밀도 억제력은 상대적으로 미미하리라 여겨진다. 이 경우 주로 소나무의 생육, 영양상태 및 소나무 잎의 물리적 상태 등에 의해 영향을 받으며, 이후 회복 시기를 거쳐

밀도가 낮은 수준에서 유지되는 경우에는 소나무의 방어기작이 중요하리라 생각된다. 아울러 천적, 기생봉 등의 상호작용도 밀도 증가나 억제에 관계되는 것으로 사료된다.

### 침입초기 천적 기생봉

Table 2는 확산 초기인 1975년 조사에서 솔잎혹파리의 대표적인 천적기생봉인 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌의 조사지별 빈도를 나타낸 것이다. 이들 기생봉의 기생율은 지역에 따라 변이는 있었으나 전체적으로 솔잎혹파리먹좀벌 (1.2%)이 혹파리살이먹좀벌 (0.6%)보다 기생율이 높은 것으로 나타났다 ( $t$ -test,  $P < 0.05$ ). 확산 선단지 26개 조사지역 중에서 솔잎혹파리먹좀벌은 22개 지역에서 출현한 반면 혹파리살이먹좀벌은 15지역에서 출현하였다. 또한 솔잎혹파리먹좀벌은 출현하였지만 혹파리살이먹좀벌은 출현하지 않은 곳이 7개 지역이었다 (Fisher exact test,  $P = 0.03$ ) (Table 2). 이는 기주인 솔잎혹파리의 확산 속도보다는 기생봉의 확산속도가 느리며, 솔잎혹파리와 기생봉이 동시에 확산되어 가는 것이 아니라 솔잎혹파리가 먼저 확산된 이후에 기생봉이 확산된다는 것을 제시해 준다. 또한 기생봉 내에서는 솔잎혹파리먹좀벌이 혹파리살이먹좀벌보다는 확산속도가 빠르다는 것을 나타내 준다.

Lee et al. (1985)은 1984년도에 솔잎혹파리, 솔잎혹파리먹좀벌, 혹파리살이먹좀벌 등의 전국적인 분포에 대한 보고에서 솔잎혹파리먹좀벌은 그 분포지역이 솔잎혹파리와 매우 유사하지만, 혹파리살이먹좀벌은 주로 충남, 전북, 전남, 경남 등 중남부지역에서 발생하는 것으로 보고하였다. 최근 야외조사에서도 경기지역에서 솔잎혹파리먹좀벌이 우점적으로 관찰되고 혹파리살이먹좀벌은 거의 발생하지 않는 것으로 관찰되고 있다. 이와 같이 솔잎혹파리 발생초기인 1975년에는 솔잎혹파리먹좀벌과 혹파리살이먹좀벌 두 종이 비교적 높은 밀도로 발생하였지만 이들 세 종간의 상호작용이 안정화되어 가면서 혹파리살이먹좀벌이 사라지게 된 것은 매우 흥미있는 것이다. 이러한 현상은 하나의 기주 (솔잎혹파리)에

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

		<i>Platygaster matsutama</i>		
		Presence	Absence	Total
<i>Inostemma seoulis</i>	Presence	15	7	22
	Absence	0	4	4
	Total	15	11	26

\* Fisher exact test,  $P = 0.0331$

대한 두 기생봉간 경쟁에 의한 결과로 여겨지는데, Soné (1986)는 산란을 위해 숙주의 알을 찾는 탐색 효율이 솔잎혹파리먹좀벌이 혹파리살이먹좀벌보다 높다고 보고한 바 있다.

이상의 결과를 종합해 볼 때 어떤 종이 새로운 지역으로 침입하였을 때 그 생태계에서 안정화되어 가는 과정에서 기생봉의 밀도조절 능력을 평가하기 위해서는 침입해종, 기주식물, 기생자 등의 상호작용을 종합적으로 고려한 시공간 동태모델 및 확산모델 등에 대한 연구가 요구된다.

## Literature Cited

- Ås, S. 1999. Invasion of matrix species in small habitat patches. *Conservation Ecology* [online] 3(1): 1. Available from the Internet, URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art1>.
- Barrett, J.A. 1984. The genetics of host-parasite interaction. pp. 137~160. In *Evolutionary Ecology*. ed. by B. Shorrocks. Sinauer, Sunderland.
- Bouletrau, M. 1986. The genetic and coevolutionary interactions between parasitoids and their hosts. pp. 169~200. In *Insect Parasitoids*, eds. by Waage, J. and D. Greathead. Academic Press, London.
- Chung, Y.-J. 1997. Studies on the Assessment of the Japanese Red Pine, *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc., Damage Caused by the Pine Needle Gall Midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera: Cecidomyiidae). Ph.D. Dissertation, Seoul National University, Suwon.
- Chung, Y.-J., Y.-S. Park, B.-Y. Lee and T.-S. Chon. 1998a. Dynamic patterns of the infestation of pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae), in endemic regions of Korea. FRI. J. For. Sci. 59: 64~69.
- Chung, Y.-J., Y.-S. Park, B.-Y. Lee and T.-S. Chon. 1998b. Interactions between pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae), and its parasitoids in endemic regions of Korea. FRI. J. For. Sci. 59: 70~75.
- CurveExpert. 1997. A Curve Fitting System for Windows [Online] URL <http://www.ebicom.net/~dhyams/cvxp1.htm>.
- Eom, T.-J., D.-S. Son, S.-W. Lee and J.-D. Seo. 1998. Resistance to pine gall-midge and phenolic acid content in pine needles. Mokchae Konhak 26: 33~40.
- Fisher, R.A. 1958. *Statistical Methods for Research Workers*. 14th ed. 556 pp. Hafnerr, New York.
- Forest Experiment Station. 1976. Studies on Integrated Control for Pine needle Gall Midge. 74 pp. Forest Experiment Station, Seoul.
- Ko, J.H. 1965. Studies on the *Isostasis seoulis* (sp. nov.): The larval parasite of pine gall midge, taxonomical and morphological studies. Research Report of ORD. Korea. 8: 91~96.
- Ko, J.H. 1985. Biological control of pine gall midge in Korea. pp. 35~47. In Proceedings of the Joint Conference of IUFRO Working Parties on Forest Gall Midges and Rusts of Pines, 16~21 September 1985, Seoul, Korea.
- Lee, B.-Y., J.-H. Ko, B.-H. Choi, M.-J. Jeon, T. Miura and Y. Hirashima. 1985. Utilization of proctotrupoid wasps in Korea for control of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* (Diptera, Cecidomyiidae). ESKA 23: 145~150.
- Lee, B.Y. 1987. Studies on the Population Dynamics of the Pine Needle Gall Midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye, in the Frontal Zones of its Infestation. Ph.D. Dissertation, 110 pp. Kyung Hee University, Seoul.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout and F. Bazzaz. 2000. Biotic Invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. Issues in Ecology, Number 5. Ecological Society of America, Washington.
- Park, K.N. and J.S. Hyun. 1983. Studies on the effects of the pine needle gall midge, *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye, on the growth of the red pine, *Pinus densiflora* Siebold et Zuccarini (I): Changes of gall formation rate. J. Korean For. Soc. 61: 20~26.
- Pimentel, D. 1984. Genetic diversity and stability in parasite-host systems. pp. 295~311. In *Evolutionary Ecology*. ed. by B. Shorrocks. Sinauer, Sunderland.
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton.
- Price, P.W. 1981. Semiochemicals in evolutionary time. pp. 251~279. In *Semiochemicals: their Role in Pest Control*, eds. by D.J. Nordlund, R.L. Jones and W.J. Lewis, John Wiley, New York.
- Price, P.W. 1997. *Insect Ecology*. 3rd ed., 874 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Shigesada, N. and K. Kawasaki. 1997. *Biological Invasions: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford.
- Son, D.-S., T.-J. Eom, J.-D. Seo and S.-R. Lee. 1996a. Potential resistance factors in pine needles gall midge. Jour. Korean For. Soc. 85: 244~250.
- Son, D.-S., T.-J. Eom, J.-D. Seo and S.-R. Lee. 1996b. A study on resistant substance to pine needle gall midge among phenolic compounds in pine needles. Jour. Korean For. Soc. 85: 372~380.
- Soné, K. 1986. Ecology of host-parasitoid community in the pine needle gall midge. *Thecodiplosis japonensis* Uchida et Inouye (Diptera, Cecidomyiidae). J. Appl. Ent. 102: 516~527.
- SPSS, Inc. 1997. SPSS for Windows ver. 7.5. SPSS Inc.
- Takagi, G. 1929. Outbreak of fearful new insect pest on red pine. Chosen Forestry. 53: 483~490.
- Taylor, A.E.R. and R. Muller. 1976. *Genetic Aspects of Host-Parasite Relationships*. Blackwell, Oxford.
- VassarStats. 2000. VassarStats: Statistical Computation. [Online] URL <http://faculty.vassar.edu/~lowry/fisher.html>.
- Vinson, S.B. 1984. Parasite-host relationship. pp. 205~232. In *Chemical Ecology of Insect*. eds. by W.J. Bell and R.T. Carde. John Wiley, New York.

(Received for publication 20 August 2001;  
accepted 19 November 2001)