韓應昆誌 40(4): 321~326 (2001)
Korean J. Appl. Entomol.

*Wolbachia*감염이 디코폴 감수성 및 저항성 점박이응애 계통의 적합도에 미치는 영향

Effect of *Wolbachia* Infection on Fitness of Resistance to Dicofol in *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae)

윤태중 · 류문일* · 조기종
Tae Joong Yoon, Mun Il Ryoo* and Kijong Cho

Abstract – Contribution of *Wolbachia* infection to fitness of a species (developmental time, adult life span, fecundity and ovipositional period) was measured in the susceptible and dicofol-resistant strains of two spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch, on miniature roses. Based on *ftsZ* PCR assay, *Wolbachia* infection was confirmed only in the susceptible strain. The susceptible strain had significantly higher fecundity (eggs/female) and shorter developmental times than the resistant strain. Longer adult life span and ovipositional period were observed in the susceptible strain. Fitness differences were appeared to influence dicofol resistance development. Similar measurements were performed with progeny from two reciprocal F_1 crosses. Similar to other examples of cytoplasmic incompatibility induced by *Wolbachia*, subsequent cross between uninfected female and infected male spider mites were different from the other combination: a high egg mortality and a male-biased sex ratio. When the intrinsic rate of natural increase was calculated, the cross between uninfected female and infected male spider mites had a significantly lower rate (0.09 ± 0.01) than did the other combination (0.20 ± 0.01). These results suggest that the dynamic and evolution of the fitness are closely associated with dicofol resistance and *Wolbachia* infection in the two spotted spider mites.

Key Words – *Tetranychus urticae*, Resistance, Fitness, Difcofol, *Wolbachia*, Cytoplasmic incompatibility

초 록 – *Wolbachia*감염이 디코폴 감수성계통 점박이응애와 저항성계통 점박이응애 적합도에 미치는 영향(발육, 수명, 산란수, 산란기간)을 미니장미를 기주로 조사하였다. *ftsZ* PCR결과 감수성 계통만이 *Wolbachia*에 감염된 것으로 조사되었다. 감수성계통은 저항성계통에 비해 높은 산란율과 빠른 발육률이 관찰되었으며, 성충수명과 산란기간은 감수성계통에서 길었다. 이는 적합도가 디코폴저항성 수준에 영향을 받고 있음을 보여주고 있다. 동일한 조사를 상호교배 자손에서 조사한 결과, *Wolbachia*에 감염된 수컷과 *Wolbachia*비감염 암컷을 교배한 조합에서 높은 난사망율과 수컷편중 성비가 관찰되어 전형적인 *Wolbachia*에 의해 유도되는 세포질 불화합성을 보여주고 있다. 또한 *Wolbachia*에 감염된 암컷과 *Wolbachia*비감염 수컷조합의 내적자연증가율 값(0.09 ± 0.01)은 다른 조합(0.20 ± 0.01)에 비해 유의하게 낮았다. 본 실험의 연구결과는 점박이응애 적합도의 발달과 진화가 저항성 수준과 *Wolbachia*감염에 밀접하게 연관되어 있음을 보여

*Corresponding author. E-mail: ryoomi@korea.ac.kr
고려대학교 생명환경과학대학 환경생태공학부(Division of Environmental Science and Ecological Engineering, Korea University Anam-dong, Sungbuk-ku, Seoul, 136-701, Republic of Korea)

주고 있다.

검색어 – 점박이응애, 저항성, 적합도, 디코폴, *Wolbachia*, 세포질 불화합성

점박이응애(*Tetranychus urticae* Koch)는 전형적인 r-전략적인 특성(빠른 발육과 높은 증식력)을 가진 원예해충으로 각종 살비제에 대한 저항성이 빠르게 발현되는 종이다. 따라서 점박이응애의 방제전략은 필연적으로 생물적 방제와 약제저항성 관리를 두 축으로 하는 종합적 관리 체계에 의존하게 된다(Helle, 1965; Dennehy and Granett, 1984). 살충제에 대한 저항성 관리는 해충 개체군내 약제 저항성 유전자의 빈도를 효과적으로 조절함으로서 저항성 발달을 억제 또는 지연시키는데 그 목적이 있다. 따라서 저항성 유전자형(genotype)에 따른 적합도의 차이는 저항성 발달에 큰 영향을 미칠 수 있게 된다. 일반적으로 개체군내 약제 저항성의 발전은 개체군의 적합도가 낮아지는 결과를 초래할 수 있기 때문에 살충제의 합리적인 사용을 통해서 개체군내 저항성 인자의 확대를 억제하고 나아가서 감수성 개체군으로의 회복을 유도할 수 있을 것이라는 보고가 있다(Roush and McKenzie 1987; Denholm and Rowland, 1992).

하지만 "저항성 개체군은 감수성 개체군에 비하여 적합도가 낮다"는 명제는 일반화하기에는 아직 이론의 여지가 있다. 미국 등에서 점박이응애 방제용으로 많이 사용되었던 디코폴에 대한 저항성 점박이응애 개체군의 적합도에 대한 비교연구들이 서로 상반된 결과들을 보이는 것이 그 예이다. 디코폴 살포를 중단한 야외 포장에서 디코폴 저항성 점박이응애 개체군의 감수성 회복 사례(Dennhy and Granett, 1984)는 저항성 개체군의 적합도가 감수성 개체군에 비해 낮다는 사실을 간접적으로 보여주고 있다. 다른 한편 저항성 점박이응애 개체군의 산란수가 감수성 개체군 보다 많거나(Zilbermints *et al.*, 1969) 혹은 적합도에서 차이가 없었다는 보고들이 있어(Mizutani *et al.*, 1988) 디코폴 저항성 점박이응애 개체군의 적합도에 혼선을 빚고 있다. 또한 Ahn *et al.* (1997)은 디코폴 저항성 점박이응애의 적합도가 온도와 관계가 있다고 보고하여 적합도가 환경조건과도 연관되어 있음을 보여주었다.

Breeuwer and Jacobs (1996)는 *Wolbachia*세균이 점박이응애와 포식응애에 널리 기생하여 세포질 불화합성(cytoplasmic incompatibility)을 야기하는 것으로 보고하였다. 점박이응애와 같이 산웅단성생식(arrhenotoky)을 하는 절지동물에서 *Wolbachia*에 의한 세포질 불화합성은 *Wolbachia*에 감염된 수컷 개체와 건전한 암컷 개체가 교배하는 경우에 일어나며, 반대의 경우에는 나타나지 않는 단방향성(unidirection)으로 세포질 불화합성이 발생하면 수컷으로 편중된 성비가 나타나게 되는데 이는 암컷이 되는 이배체(diploid)의 높은 사망률에 기인된 것으로 알려져 있다(Breeuwer, 1997). 따라서 *Wolbachia*는 저항성발현과 더불어 점박이응애 개체군 적합도에 직접적인 영향을 미치게 되는 것은 자명한 이치이다.

저항성 유전자형에 따른 *Wolbachia* 감염이 점박이응애 적합도에 미치는 영향을 정확하게 구명하면 저항성 발현 및 발달을 더욱 사실적으로 예측할 수 있는 기본 토대가 마련될 수 있으며, 또한 이를 기본으로 효율적인 저항성 관리를 수행할 수 있을 것이다. 본 실험은 디코폴에 감수성인 계통과 저항성인 계통의 교배조합을 만들고 각 조합의 자손들의 적합도를 *Wolbachia* 감염에 따라 미니장미를 기주로 분석함으로써 점박이응애 개체군에서의 적합도 변화에 따른 저항성 유전자 빈도 변화의 가능성을 추정하고 이 결과를 장미화원에 실용적으로 적용할 수 있는 기초자료를 수집하고자 수행되었다.

재료 및 방법

점박이 응애

본 실험에 사용된 점박이응애 디코폴 감수성계통(SS)과 저항성계통(RR)은 농업과학기술원 작물보호부 농업해충과에서 1998년 분양 받아 고려대학교 개체군 생태학 실험실에서 강낭콩(*Phaseolus vulgaris* L.)을 기주로 하여 온도 25±1.0°C, 상대습도 60±10%, 광주기 16:8(명:암)의 조건에서 각각 별개의 사육시설에서 유지되었다. SS계통은 농약 도태 없이 유지하였으며, RR계통은 디코폴 LC_{30} 수준으로 지속적으로 도태시켜 일정 수준의 저항성을 유지하였다. RR계통의 LC_{50} 값은 6,061.3 ppm으로 SS계통의 26.0 ppm에 비하여 약 232배의 저항성을 보였다.

기주식물

점박이응애 적합도는 미니장미(*Rosa hybrida* Hort. var. 'Live Wire')를 기주로 하여 조사되었다. 실험 시작전 미니장미에 abamectin (상품명: 올스타(경농),

1.8% 유제)을 살포하여 미니장미에 존재하는 모든 응애류와 진딧물류를 제거하였다. 장미엽 상태가 점박이응애에 미치는 영향을 최소화하기 위하여 모든 실험은 동일한 나이와 크기의 미니장미엽에서 수행되었다.

PCR을 이용한 *Wolbachia* 검정

점박이응애의 *Wolbachia*에 의한 감염 여부는 *Wolbachia* 특이적인 primer 조합을 사용하여 *ftsZ* 유전자 일부의 증폭 산물(730 bp)의 존재 여부에 의하여 결정하였다(Primer1: 5′-GAT CCG TAT GCC GAT TGC AGA GCT TG-3′과 Primer2: 5′-AAT TCG CCA TGA GTA TTC ACT TGG CT-3′). 점박이응애 10마리(암컷 5마리, 수컷 5마리)를 microtube에 넣고 마쇄한 후, 50 μl의 5% Chelex solution과 1 μl의 Proteinase-K (20 mg/ml)를 넣은 후 10초 동안 진탕 혼합(vortex)하였다. 이를 37°C에서 30분동안 보관하고 다시 잘 섞은 후, 15,000 g에서 2분동안 원심분리하였다. 이를 96°C로 가열 후 다시 15,000 g에서 1분 동안 원심분리하고 상등액을 취하여 PCR assay에 이용하였다(Breeuwer, 1997). PCR 반응액은 10 μl sample DNA, 2.5 μl 10× Buffer, 0.2 μl의 dNTPs mixture (각 10 mM), 0.3 μl의 primer1과 primer2 (각 20 mM), 0.1 μl Taq 그리고 ddH_2O로 구성되었다.

Wolbachia ftsZ DNA의 증폭은 MJ Research thermal controller (Watertown, MA)를 사용하여, 94°C 1분, 55°C 1분, 72°C 3분의 조건으로 1회 반복하고 94°C 15초, 55°C 1분, 72°C 3분의 조건에서 35회 반복하였다. PCR 반응액 4 μl를 0.7% agarose gel 상에서 전기영동한 후, ethidium bromide로 염색하여 증폭산물의 존재를 확인하였다.

점박이응애 발육 및 생활사 조사

점박이응애 발육 및 생활사는 4가지 교배조합을 대상으로 조사가 수행되었다: $R_♀R_♂$, $S_♀S_♂$, $S_♀R_♂$ 및 $R_♀S_♂$. $R_♀R_♂$과 $S_♀S_♂$은 각각 RR계통과 SS계통을 의미하며, $S_♀R_♂$와 $R_♀S_♂$는 RR계통과 SS계통을 상호교배(reciprocal crossing)하여 만들어 졌다.

페트리접시(직경 5.5 cm)에 물에 젖은 탈지면을 깔고 4개의 미니장미엽을 뒷면이 위로 향하게 한 후 서로 겹치지 않도록 배열한 실험장을 준비하였다. 각 교배조합에서 교미한 점박이응애 암컷 1마리를 장미엽에서 1시간 동안 산란을 유도한 후 각 잎에 알 1개만을 남기고 나머지 알과 성충을 모두 제거하였다. 따라서 발육 조사는 동일한 연령으로 구성된 네 가지 교배조합의 차대 자손을 대상으로 수행되었다. 각 교배조합에서 출생한 개체들을 25±0.5°C, 상대습도 60±10%, 광주기 16 : 8 (명 : 암)로 조정된 항온기내에서 보관하면서 발육 상황을 12시간 간격으로 조사하였다. 우화한 성충은 성을 감별하여 암컷과 수컷의 발육을 조사하였다. 조사 개체수는 교배조합에 따라 차이가 있었으나 최소 40마리 이상이었다.

생활사는 각 교배조합에서 우화 24시간 미만의 교미를 하지 않은 암컷과 수컷을 수집하여 각 1쌍을 발육 실험과 동일하게 준비된 실험장에 접종하고 온도 25±0.5°C, 상대습도 60±10%, 광주기 16 : 8 (명 : 암)로 조정된 항온기에 보관하면서 조사되었다. 각 교배조합별 산란수, 성충수명, 난사망율, 우화 성충 수와 성비(암컷 자손/전체 자손)를 동일한 환경조건에서 24시간 간격으로 조사하였다. 매 조사시 살아있는 응애쌍은 계속해서 새 장미엽으로 옮겨주면서 암컷이 사망할 때까지 지속적으로 조사하였다. 각 교배조합별 반복수는 32쌍에서 84쌍으로 구성되었다.

자료 분석

각 교배조합 ($R_♀R_♂$, $S_♀S_♂$, $S_♀R_♂$ 및 $R_♀S_♂$)별 내적자연증가율(r)과 이의 표준오차는 각각 최우추정법(maximum likelihood method) (Pielou, 1969)과 Jackknife 방법으로 추정하였다(Meyer, 1986). 생존곡선 분석은 PROC LIFETEST를 이용하여 분석하였고, 각 표본 평균간의 비교는 분산분석(PROC GLM)과 t-검정(PROC TTEST)을 이용하여 분석하였다(SAS Institute, 1994).

결 과

ftsZ PCR 결과, 감수성계통에서 730 bp부근에서 밴드가 관찰되었고 *Wolbachia*에 감염된 것으로 확인되었고 저항성계통은 *Wolbachia*에 감염되지 않은 것으로 밝혀졌다(Fig. 1). *Wolbachia*의 점박이응애에 대한 영향은 단방향성으로 알려져 있어(Breeuwer, 1997) 저항성계통과 감수성계통 및 두 계통의 교배조합간 *Wolbachia*의 영향평가가 가능하였다.

교배조합간 점박이응애 암컷과 수컷의 발육일수를 조사한 결과, 수컷의 발육일수는 계통간 차이가 없었으나($P>0.05$), 암컷은 교배조합간 발육일수 차이가 유의하였다($P<0.05$) (Table 1). $R_♀S_♂$교배조합의 암컷자손 총 발육일수는 11.07일로 다른 교배조합의 암컷보다 유의하게 길었다($P<0.05$). 감수성계통($S_♀S_♂$)자손의 암컷과 수컷의 발육기간 차이는 유의하지 않았지만 저항성계통($R_♀R_♂$)은 암컷이 수

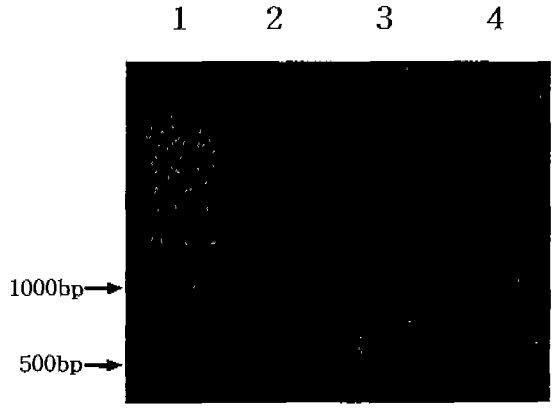

Fig. 1. PCR analysis of *Wolbachia* infection in *Tetraychus urticae* using specific primers. PCR products were electrophoresed on a 0.7% agarose gel and strained with ethidium bromide. Lane 1 was DNA size marker; Lane 2 was a negative control which lacked genomic DNA; Lane 3 and 4 showed amplification products in dicofol susceptible and resistant strains, respectively.

Table 1. Comparison of developmental period and adult life span of susceptible strain ($S♀S♂$), resistant strain ($R♀R♂$) and two reciprocal crosses ($S♀R♂$ and $R♀S♂$) of *Tetranychus urticae* at 25°C on miniature rose

Sex	Cross	n[a]	Developmental time±SE (in days)	Adult life span±SE (in days)
Female	$S♀S♂$	121	9.97±0.03b	21.57±1.12ab
	$S♀R♂$	73	9.99±0.06b	18.92±1.57bc
	$R♀S♂$	40	11.07±0.13a	24.52±1.84a
	$R♀R♂$	215	10.09±0.03b	15.02±1.04c
Male	$S♂$	93	9.82±0.03	31.00±2.07
	$R♂$	115	9.91±0.03	25.20±2.42

Means followed by same letter within a column were not significantly different (LSD; $P>0.05$).
[a] Number of individuals tested.

컷보다 길었다($P<0.05$).

각 교배조합($R♀R♂$, $S♀S♂$, $S♀R♂$ 및 $R♀S♂$)에서 출생한 성충의 생존곡선은 암컷과 수컷으로 나누어 생존 분석(survival analysis)을 실시한 결과 교배조합간 생존곡선 차이가 통계적으로 유의하였다(암컷: $\chi^2=17.68$; $df=3$; $P<0.05$; 수컷: $\chi^2=3.88$; $df=1$; $P<0.05$) (Fig. 2). 성충의 평균수명은 교배조합에 상관없이 수컷의 수명이 암컷보다 길었다. 이러한 결과는 수컷 평균수명 조사시 실험장을 이탈하여 익사한 개체를 포함하지 않았기 때문인 것으로 사료된다. 점박이응애 수컷은 교미를 위하여 매우 활동적으로 암컷을 탐색을 하여 실험장을 많이 이탈하게 되었다. 이에 따른 치사는 점박이응애 평균수명과 관련이 없어 결과분석에는 포함시키지 않았다. 수컷간 평균수명을 비교 해보면 감수성이 저항성보다 길었다($P<0.05$) (Table 1). 암컷 교배조합중 저항성 수컷과 교배된 조합($R♀R♂$, $S♀R♂$)의 수명이 감수성 수컷과 교배된 조합($S♀S♂$, $R♀S♂$)보다 유의하게 길었다($P<0.05$). 결론적으로 점박이응애 성충의 생존율은 교배조합간 및 성에 따라 상이하고, 특히 성충평균수명은 수컷형질에 의해 영향을 받을 수 있음을 보여 주고 있다.

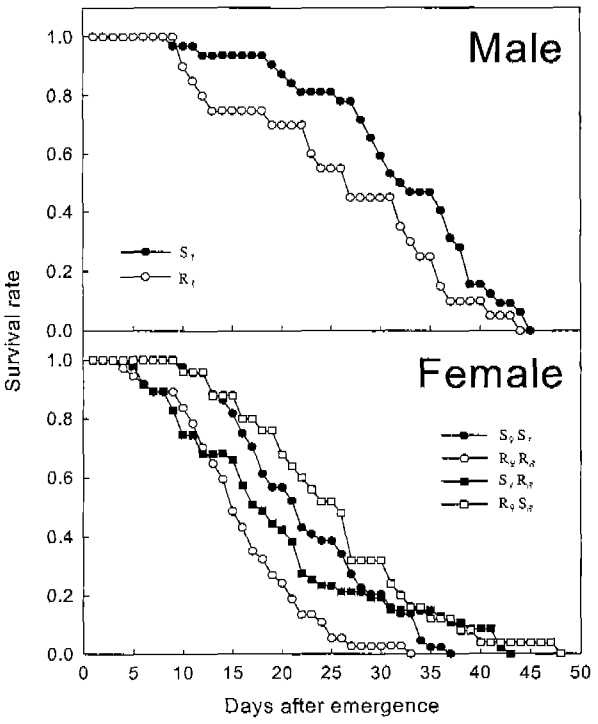

Fig. 2. Survival of various crosses of adult *Tetranychus urticae* on miniature-rose at 25±0.5°C.
$S♂$: Dicofol susceptible male, $R♂$: Dicofol resistant male, $S♀S♂$: Dicofol susceptible female, $R♀R♂$: Dicofol resistant female, $S♂$ $R♀$ and $R♀S♂$: Female progeny of F_1 crosses.

$S♀S♂$와 $S♀R♂$교배조합 암컷의 총산란수와 산란기간은 $R♀R♂$와 $R♀S♂$조합 암컷에 비하여 유의하게 많고 길었다(산란기간: $F=12.45$; $df=3,144$; $P<0.01$, 총산란수: $F=15.02$; $df=3,147$; $P<0.01$) (Table 2). 특히 *Wolbachia*에 감염된 감수성수컷과 저항성 암컷을 교배한 $R♀S♂$의 난치사율과 성비(암컷 수/전체 수)는 다른 교배조합의 값들과 비교하여 높은 난치사율($F=7.81$; $df=3,147$; $P<0.01$)과 수컷으로 편중된 성비($F=23.84$; $df=3,147$; $P<0.01$)를 보여주고 있어 전형적인 *Wolbachia*에 의한 단방향성 영향을 보여주고 있다(Table 2). 또한 $R♀S♂$교배조합의 내적자연증가율값은 0.094로 다른 교배조합에 비하여 매우 낮은 값을 보여주고 있다 ($P<0.05$).

Table 2. Comparison of fecundity (mean±SE), egg mortality (mean±SE), sex ratio (mean±SE) and intrinsic rate of natural increase (mean±SE) of susceptible strain ($S♀S♂$), resistant strain ($R♀R♂$) and two reciprocal crosses ($S♀R♂$ and $R♀S♂$) of *Tetranychus urticae* at 25°C on miniature rose

	Cross			
	$S♀\times S♂$	$S♀\times R♂$	$R♀\times S♂$	$R♀\times R♂$
n[a]	44	40	27	37
No. of eggs	39.9±2.19a	42.5±3.57a	22.0±4.25b	18.9±2.78b
Egg mortality (%)	15.9±3.0b	11.7±2.8b	30.1±4.5a	9.1±1.9b
Sex ratio[b]	0.65±0.03b	0.74±0.02a	0.39±0.03c	0.59±0.03b
Ovipositional period in days	15.3±0.98a	16.8±1.4a	9.9±1.17b	8.7±0.83b
Intrinsic rate of increase	0.20±0.01a	0.20±0.01a	0.09±0.01c	0.14±0.01b

Means followed by same letter within a raw were not significantly different (LSD; $P>0.05$).

[a] Number of individuals tested.

[b] Sex ratio = female progeny/total progeny.

고 찰

본 실험결과 점박이응애 계통간 적합도는 저항성 관련 요인과 *Wolbachia*감염에 의한 세포질 불화합성 요인이 서로 상호작용을 하고 있음을 보여 주고 있다. 실험에 이용한 응애중 감수성계통은 *Wolbachia*에 감염되어 저항성계통과는 차이가 있는 것으로 조사되었다(Fig. 2). 저항성관련 적합도는 감수성계통이 발육, 수명, 산란수, 산란기간 등 적합도에 관계되는 요소들이 저항성계통에 비해 유의한 차이를 보여 저항성 계통보다 적합도가 높음을 보여 주었다(Table 1, 2). 이러한 결과는 *Wolbachia*에 의한 세포질 불화성에는 영향을 받지 않게 되는데 그 이유는 *Wolbachia*의 영향은 단방향성으로 진행되기 때문이다(Breeuwer, 1997). 본 실험 결과는 Dennehy *et al.* (1989)의 점박이응애의 디코폴 저항성에 관련된 보고와 유사하였으나, 디코폴 저항성 계통과 감수성 계통간에 적합도 차이가 없었다는 보고(Koh, 1993)와 저항성 계통에서 오히려 저항성 계통에서 산란수가 증가하였다는 보고(Zilberminty *et al.*, 1969)와는 상반된 결과이다. Ahn *et al.* (1997)의 온도조건과 디코폴저항성 계통의 적합도는 밀접한 관계가 있다고 보고하였는데, 20°C와 30°C 조건에서는 감수성계통의 적합도가 저항성계통보다 높았지만, 본 실험과 동일한 온도조건인 25°C에서는 상반된 연구결과를 보고하였다.

본 실험에서는 강낭콩에서 누대 사육해온 점박이응애를 미니장미에서 적합도를 조사하여, 기주전환이 다른 연구결과와 차이를 야기했을 가능성이 있지만, Sabelis (1981)는 점박이응애의 발육기간 및 산란수등이 강낭콩에서 장미로 전환하였을 때 영향을 받지 않는다고 보고하여 기주전환에 따른 적합도 차이는 없을 것으로 사료된다.

점박이응애에서 *Wolbachia*에 의한 세포질 불화합성은 *Wolbachia*에 감염된 수컷과 정상인 암컷의 교배시에만 발생하게 되며 이의 결과는 높은 난치사율과 수컷으로 편중된 성비로 나타나게 되며 (Breeuwer and Jacobs, 1996) 산란수, 발육일수, 성충생존율 등에는 영향을 미치지 않는 것으로 알려져 있다(Breeuwer, 1997). 본 실험에서 $R♀S♂$교배조합의 난치사율이 $S♀R♂$교배합보다 매우 높고 또한 성비가 수컷으로 편중된 결과(Table 1, 2)는 전형적인 *Wolbachia*에 의한 세포질 불화합성을 양상을 보여주고 있다. 하지만 본 실험결과 $R♀S♂$와 $S♀R♂$교배조합간 발육기간, 성충수명 및 산란수도 영향을 받는 것으로 조사되어 Breeuwer (1997)가 보고한 결과와 상이하였다. 이는 *Wolbachia*에 의한 세포질 불화합성과 저항성관련 요인들이 서로 복합적으로 작용하여 발생된 결과라고 사료되며 이를 설명하기 위하여서는 더욱 진전된 연구가 요구된다.

점박이응애의 *Wolbachia*에 의한 세포질 불화합성은 모계유전양식으로 단방향성으로만 진행되는 특징이 있으므로 야외포장에서 *Wolbachia*에 의한 점박이응애 적합도 변화는 *Wolbachia*에 감염된 응애 개체빈도수에 의해 의존하게 된다. 즉 감염 개체빈도수가 낮으면 *Wolbachia*에 의한 영향이 빠르게 나타날 수 있지만 감염개체 빈도수가 증가할수록 그 영향이 급격히 감소하게 될 수 있다. 따라서 야외포장에서 *Wolbachia*에 의한 적합도변동을 파악하고 추정하기 위하여서는 *Wolbachia*감염 개체빈도조사가 반드시 수행되어야 한다.

본 연구결과는 저항성 관련 적합도에 조사 대상 해충의 계통특성이 관여하고 있음을 명확히 보여주고 있다. 계통특성은 농약과 같은 인위적인 도태압뿐만 아니라 *Wolbachia*와 같은 기생 미생물이나 기주작물(Gotoh *et al.*, 1993) 등에 의해 야기될 수 있다. 그러므로 해충 저항성 관련 연구는 농약 도태압

에 의한 단순한 적합도 변화에 의해서 저항성 발달이 영향을 받을 뿐만 아니라 조사대상 곤충의 계통특성 및 환경조건(Ahn *et al.*, 1997) 등이 관여하는 다기작 현상임을 고려하여 수행 및 해석되어야 한다.

사 사

본 논문은 고려대학교 교내연구지원사업(과제번호: KO122300)에 의한 연구결과입니다.

Literature Cited

Ahn, S.J., G.H. Kim, K.R. Choi and K.Y. Cho. 1997. Temparature fitness of dicofol resistant strain in the two spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch. Korean J. Entomol. 27: 93~98.

Breeuwer, J.A.J. 1997. *Wolbachia* and cytoplasmic incompatibility in the spider mites *Tetranychus urticae* and *T. turkestani*. Heredity. 79: 41~47.

Breeuwer, J.A.J. and O. Jacobs. 1996. *Wolbachia*: intracellular manipulations of mite reproduction. Exp. Appl. Acarol. 20: 421~434.

Denholm, I. and M.W. Rowland. 1992. Tactics for managing pesticide resistance in arthropods: Theory and practice. Annu. Rev. Entomol. 37: 91~112.

Dennehy, T.J. and J. Granett. 1984. Mornitoring dicofol-resistant spider mites (Acari: Tetranychidae) in California cotton. J. Econ. Entomol. 77: 1386~1392.

Dennehy, T.J., J.P. Nyrop and T.E. Martinson. 1989. Characterization and exploitation of instability of spider mite resistance to acaricides, pp. 77~91. *In* Managing resistance to agrochemicals: from fundamental research to practical strategies, eds. by M.B. Green, H. Le Baron and W.K. Moberg. 496 pp. American Chemical Society, Washington, DC.

Gotoh, T.J., J. Bruin, M.W. Sabelis and S.B.J. Menken. 1993. Host race formation in *Tetranychus urticae*: genetic differentiation, host plant preference, and mate choice in tomato and a cucumber strain. Entomol. Exp. Appl. 68: 171~178.

Helle, W. 1965. Resistance in the Acarina: mites. Adv. Acarol. 2: 71~93.

Helle, W. and A.H. Pieterse. 1965. Genetic affinities between adjacent populations of spider mites. Entomol. Exp. Appl. 8: 305~308.

Koh, S.H. 1993. Life table studies of dicofol-resistant and -susceptible two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae). Seoul National University. M.S. Thesis. pp. 56, Suwon, Korea.

Mizutani, A., S. Hirose, K. Ohta, T. Ishiguro and Y. Hayashi. 1988. Comparative studies on biotic potential of cyhexatin susceptible and resistant strains of the kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acarina: Tetranychidae). Appl. Entmol. Zool. 23: 357~360.

Meyer, J.S. 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: Jacknife vs. bootstrap techniques. Ecology. 67: 1156~1166.

Pielou, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley & Sons. New York. pp. 286.

Roush, R.T. and J.A. McKenzie. 1987. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. Annu. Rev. Entomol. 32: 361~380.

Sabelis, M.W. 1981. Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators. Part I. Modelling the predator-prey interaction at the individual level. 242 pp. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, the Netherlands.

SAS Instituite. 1994. SAS/STAT user's guide. SAS Institute, Carey, NC.

Zilbermints, I.V., Y.N. Fadeyev and L.M. Zhuravleva. 1969. Investigations of the genetics of resistance in the laboratory strain of spier mites, *Tetranychus urticae* Koch. Genet. Akad. Nauk. SSSR. 5: 96~106.

(Received for publication 30 July 2001;
accepted 4 November 2001)