

느티나무에서 먼충에 의한 충영형성과 아미노산종과의 연관성

소상섭* · 엄미정 · 오인숙 · 김환규

전북대학교 생물과학부

The Correlation between the Gall-forming Process by Aphids and the Various Amino Acids in *Zelkova serrata* Makino

Sang-Sup So*, Mi-Jeong Uhm, In-Suk Oh and Hwan-Gyu Kim

Faculty of Biological Sciences, Chonbuk National University, Chonju 561-756, Korea

Abstract - After investigating the developmental process of galls forming on leaf of *Zelkova serrata* and analyzing the composition and contents of the free amino acids in leaves, galls and haemolymph of aphids, we have come to the following results.

Galls induced were mostly distributed on the middle or lower part of leaf to the petiole along vein and most of investigated leaves had one gall only. The growth of galls continued in length and width until *Paracolopha morrisoni* habitants which transformed into alate adult left the gall. These results also indicated that galls are closely connected with a portion of plant tissues as well as foods and habitats of aphids.

26~29 kinds of free amino acids such as proline, alanine and valine and so on, detected in leaves, gall and haemolymph of aphids. The composition of free amino acids were similar in three materials examined, but proline and asparatic acid showed the highest quantity in the leaves and galls, respectively. In case of aphids, alanine was extremely higher as 18.4% of total contents of free amino acids, in 1st instar of fundatrix stage. Total contents of free amino acids in the apteral adult stage of aphid were also increased than in the 1st instar stage. This investigation implies that nitrogen source such as free amino acids is apparently a major growth-material like carbohydrates during development of galls in *Zelkova serrata*.

Key words : Gall, Aphid, Free amino acid, Instar, Apter al adult

서 론

식물에서 발견되는 충영(gall)은 이미 Hippocrates 시기부터 그 발생과정, 곤충과 숙주식물과의 관계 등 생물학적 특성에 관한 많은 논쟁이 이어져 왔으며 결국 현재의 충영에 대한 인식은 식물체에서 비정상적인 생육

과정을 거치는 것이며, 곤충의 공격 또는 기생으로부터 식물자체의 방어수단으로 나타나는 생리적 반응결과로 규정하고 있다(Shorthouse and Rohfritsch 1992). 충영형성은 곤충이 산란 기생하여 그 자극에 의한 이상발육으로 식물체에 혹과 같은 모양을 만드는 것으로 시작하는데 보통 진드기, 파리류 및 벌류 등의 곤충이 고등식물의 지상부에 형성시키며 때로는 선충이 식물뿌리에 형성하는 경우도 있다(Dreger-Jauffret and Shorthouse 1992). 기생자의 종류에 따라 충영의 형이 다르기 때문

* Corresponding author: Sang-Sup So, Tel. 063-270-2786
Fax. 063-270-3361, E-mail. sso@moak.chonbuk.ac.kr

에 이것에 의해 기생자의 종류를 알 수 있으며 이러한 식별이 곧 총영학(cecidology)을 이루게 되었고, 이 분야는 식물체와 곤충이 갖는 형태, 생태 및 생리 화학적 연계성 때문에 여러 학문 상호간의 연관성을 추구하는 대표적인 것으로 인식되고 있다(Mani 1992).

실제 식물생리학 또는 식물형태학 등의 식물학 분야에서 총영을 심도있게 다룬 예는 거의 없다고 할 수 있다. 총영은 단지 곤충이 식물의 조직에 알을 까기 위해 짓는 작은 동지 정도로 이해되어 왔다. 이렇게 식물보다는 곤충학 분야에서 활발한 연구가 진행되어 온 것은 진딧물상과에 속한 먼충 등의 곤충이 총영형성에 직접 관련된 주체이기 때문에 당연한 것으로서 마치 질소고정작용이 *Rhizobium* 등의 미생물에 의해서 유발되는 현상일지라도 고정된 질소질을 식물체가 이용한다는 점에서 질소고정작용 연구분야가 식물생리학에서 큰 비중으로 다루어 온 것과 비교될 수 있다.

총영학의 발달은 앞서 언급한 바와 같이 총영 곤충 자체의 생태적 분야 뿐만 아니라 관련된 여러분야의 지식을 확대시킨 바 있다. 총영자체의 연구로서는 먼충이 숙주식물을 선택하는 현상(Zucker 1982)이라든지 세력권을 확보하는 경쟁(Whitham 1978, 1987, 1992) 또는 먼충에 의한 사회생활연구(Aoki 1982, 1987) 등이 주로 이루어져 왔다. 또한 식물과의 관련연구로는 숙주식물의 분류, 분포기준(Forrest 1987), 숙주식물로의 먼충의 감염경로(Evert *et al.* 1973; Pollard 1973; Kimmins *et al.* 1985) 및 식물종에 따른 총영의 형성위치(Rohfritsch 1977) 등이 다각도로 연구 검토 되어왔다. 또한 일부 곤충학자는 숙주식물과의 관계를 생리생화학적으로 밝혀려 시도한 바 있다. 예컨대 식물생장물질인 auxin이 먼충의 타액에 존재하며 이 물질이 곧 총영형성의 주요 요인일 것이라고 추정한 Hori(1992)의 실험이라든지, 또 다른 식물생장조절 물질인 cytokinin류 및 gibberellin이 먼충의 유충내에 존재하면서 이들 물질이 총영형성과 연관되었을 것이라고 추정한 Ohkawa(1974)와 Byers(1976) 등의 실험 등은 아직 불분명한 것이기는 하지만 총영형성 과정을 밝히는데 중요한 계기가 된 바 있다. 더욱이 Schaller(1968)는 아미노산과 IAA의 혼합물을 숙주식물의 뿌리부위에 처리하여 인위적으로 총영을 유도시킴으로써 숙주식물에서 식물생장물질 등의 농도가 총영형성의 주요 요인임을 지적한 바 있다. 이 밖에 먼충의 타액에 함유된 식물생장조절물질이나 아미노산의 효과 외에도 몇가지 phenol류(Miles 1972)나 pectinase, protease 등의 소화효소(Varis 1972; Sapio *et al.* 1982) 또한 직, 간접으로 식물조직에 작용하면서 총영유도에 관여하는 것으로 보고되어 있다. 이처럼 총영에 관한 생

리생화학적 연구에서도 총영 곤충 위주로 연구가 편중되어 진행된 반면 숙주식물 자체의 변화양상이나 이에 따른 주변 환경조건 등의 규명 특히 식물과 곤충과의 상호관계에 대한 것은 극히 미진한 상태라 할 수 있다.

이같은 관점에서 본 연구는 외줄면충(*Paracolopha morrisoni*)에 의해서 생성되는 느티나무 잎의 총영을 재료로 하여 앞서 총영형성 요인 중의 하나(Schaller 1968)로 지적된 바 있는 먼충자체의 유리 아미노산의 조성과 함량을 중심으로 하여 기주식물의 총영형성부위 및 총영자체의 유리 아미노산 함량을 조사 분석함으로써 아미노산류에 의한 총영유도 가능성을 검토하고 동시에 기주식물과 먼충의 생활사와 병행한 총영의 생육상을 비교하면서 공생 또는 기생관계가 아닌 총영으로서의 식물과 곤충의 상호관계를 밝히고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

본 실험에 사용된 느티나무(*Zelkova serrata* Makino)와 먼충은, 1999년과 2000년 4월과 6월에 걸쳐 전주대 및 전북대 일원에서 채집된 것이다. 느티나무에서는 할미질빵어리면충(*Colophina cleriatris*), 느티어리면충(*Colophina zelkovae*) 및 외줄면충(*Paracolopha morrisoni*) 등이 총영을 형성하는데(Lee and Hwang, 1999), 본 실험에서는 외줄면충을 선택하였으며 총영 또한 이로부터 유도된 것을 선발하여 관찰, 분석하였다.

2. 먼충거주자 및 총영생장

총영 생성부터 이후 완숙 생장기까지 총영 내 먼충의 생활사를 간모기(fundatrix)와 이주기(emigrant)로 구분하여 생육시기별로 그 수를 조사하였다. 총영이 확인된 것은 4월 20일 전후였으며 발육상황을 조사하기 위하여 총영이 형성된 느티나무 잎에 표식하고 이후 정해진 경시일에 따라 폭(width)과 길이(length)를 측정하였다.

3. 유리 아미노산의 분석

느티나무에서 채집된 각 시기별 잎, 총영 및 먼충을 각각 1 gm씩 flask에 취하여 여기에 aluminum oxide를 0.5 gm씩 넣고 액체질소 20 ml 정도를 부어 얼린 다음 막자로 시료를 곱게 간다. 곱게 마쇄된 각 시료에 물 5 ml를 넣어 잘 녹인 후 15,000 rpm에서 10분간 원심분리하고, 그 상등액을 취하여 동결건조시켜 물을 제거

한 다음 여기에 500 µl의 100 mM Borate buffer를 넣고 녹인다. 물에 용출된 성분 중 단백질 등을 제거하기 위하여 다시 500 µl의 chloroform을 첨가하여 vortex한 다음 5분간 원심분리 후 상등액만을 취하고 이것을 다시 0.22 µm syringe filter를 이용하여 잔사를 완전히 제거시킨 후 얻어진 시료 중 10 µl를 취하여 Borate buffer 70 µl와 섞어 vortex 하면서 AccQ-Tag 시약 (Waters사) 20 µl를 넣어 전체를 100 µl로 조정한다. 30초 이상 반응시킨다. 다시 시료를 55°C heating block에 넣어 10분간 반응시키고 이후 실온에서 5분간 놓아둔다. 이렇게 만들어진 시료를 Waters 2690 model, detector는 474 Fluorescence model을 이용하여 분석하였다. 사용된 column은 AccQ-Tag 3.9×150 nm이며, 온도는 37°C로 하였고 injection volume은 시료당 5 µl로 하였다. Eluents는 A: 100 mM NaAC, 5.6 mM triethylamine (pH 5.7), B: 100 mM NaAC, 5.6 mM triethylamine (pH 6.8), C: 100% acetonitrile, D: 3차 증류수를 이용하였다. 또한 각 아미노산의 standard는 PIERCE사의 Amino Acid

Standard H (No. NCI 0180)를 사용하였으며, 이에 포함되지 않은 γ -aminobutyric acid 등은 ml당 2.5 µmole을 포함시켜 사용하였다.

결과 및 고찰

1. 충영의 생장

느티나무 충영의 시기별 생장상태는 Fig. 1과 같다. 육안으로 분명하게 확인된 4월 20일을 기점으로 하여 그 크기와 폭의 변화를 나타내었다. 담록색을 띠고 있는 초기에는 크기가 작아 0.5~3.0 mm로 다양한 상태였으며 대체로 그 평균치는 폭이 1.34±0.139 mm로서, 길이 1.20±0.153 mm 보다 컸으나, 이후 성숙하는 과정에서 색깔도 황갈색으로 변하며 길이의 신장이 빨라져 5월 10일 이후에는 길이가 7.84~8.99 mm, 폭이 6.54~7.62 mm로 완전히 신장된 모습을 나타내어 전체적으로 원형 내지 장원형을 띄어 버드나무, 다래나무, 환삼덩굴, 밤나무 등에 형성되는 충영 (Han 1998)과 비슷한 형태를 보였다.

2. 면충거주자의 수와 형태

Table 1은 느티나무 잎에서 각각 2000년 4월 20일, 4월 28일, 5월 8일 및 5월 17일에 채집된 충영에서 이들 면충거주자의 변화와 수를 나타낸 것이다. 충영형성초기인 4월 20일에는 간모기 (fundatrix) 1령과 2령의 약충이 발견되었는데 간모 1령은 조사한 59개의 충영 중 25.4%에 해당하는 15개가 발견된 반면 2령 약충은 74.6%에 해당되는 44개가 조사되어 이미 이시기는 약충시기를 지나고 있음을 시사하였다. 실제 4월 28일에는 간모약충은 없었고 모두 무시성충이었으며 또한 이주형 약충 (nymph)은 충영당 14.2마리가 확인되었다. 이같은 현상은 5월 8일 채취시에도 유사하였으며 5월 17일에는 충영내에서 면충의 모습은 전혀 관찰되지 않은 것으로

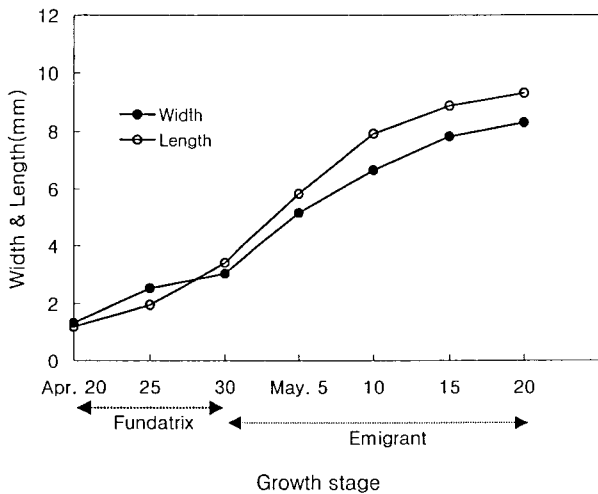


Fig. 1. Growth of the galls induced by *Paracolopha morrisoni* on the leaves of *Zelkova serrata*.

Table 1. Number of *Paracolopha morrisoni* inhabitants during gall development of *Zelkova serrata*

Generation	Growth stage	Gathering			
		April 20	April 28	May 8	May 17
Fundatrix	First instar	15			
	Second instar	44			
	Apteral adult		35	42	
Emigrant	Nymph		14.2/gall	18.6/gall	
	Alate adult				(emigration)
Number of investigated galls		59	35	42	16

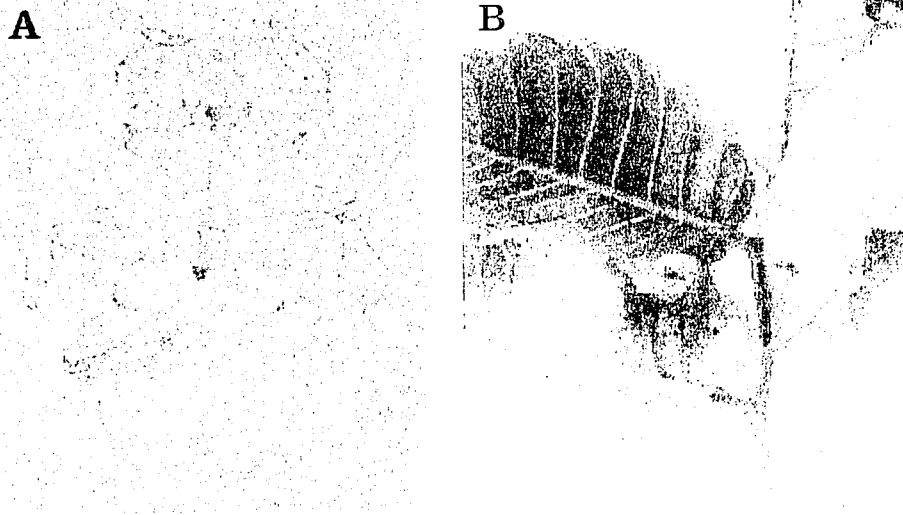


Plate. *Paracolopha morrisoni* and galls formed on the leaves of *Zelkova serrata*. A : First instar, B : Galls.

보아 이시기에 유시성충 (alate adult)으로 이주되었음을 확인케 하였다.

앞서 Fig 1의 결과에서 충영의 생장은 5월 20일 경까지 증가하는 것으로 보아 이것은 면충거주자의 이탈 후에도 충영의 부피생장에 면충의 분비물 외에도 식물자체의 성분이 관여하고 있음을 시사하였다. 한편 plate는 충영 내 면충거주자의 형태(A:1령 약충)와 이들에 의해 형성되는 충영의 모습(B)을 나타낸 것이다.

3. 유리 아미노산 함량의 변화

외줄면충 채액과 이들에 의해 생성된 충영 및 기주식물인 느티나무 잎의 유리 아미노산 함량 변화를 조사한 결과는 다음과 같다.

1) 느티나무 잎의 유리 아미노산 변화

잎의 충영형성 부위를 중심으로 채취된 잎 부위의 유리 아미노산의 조성 및 함량은 Table 2와 같다. 먼저 간모기의 제 1령기에서 유리 아미노산을 분석시 사용된 PIERCE사의 아미노산 standard에 함유된 18종과 기타 glutamine, asparagine 등의 amide로 추정되는 수종의 peak와 trace 등 모두 27~28종의 아미노산이 검출되었다.

검출된 유리 아미노산 중 proline이 신선중 gm당 122.90 μmole 로서 최고치를 나타냈으며 이어 γ -aminobutyric acid, alanine 그리고 aspartic acid 등의 순이었고 glutamic acid, tyrosine 및 methionine 등은 10% 미만이었다. 이같은 분포양상은 무시성충 (apteral adult) 및 이주형 약충 (nymph) 시기에도 유사하였으나 검출된 총

Table 2. Change of free amino acid compositions in leaves of *Zelkova serrata* during growth of gall induced by *Paracolopha morrisoni*

(unit : $\mu\text{mole/g. F. W.}$)

Amino acid	Fundatrix		Emigrant
	1st instar	Apteral adult	Nymph
Aspartic acid	57.10	60.24	62.06
Glutamic acid	3.60	10.41	22.47
γ -aminobutyric acid	77.04	35.38	27.54
Histidine	30.30	21.54	45.44
Arginine	16.12	40.19	41.48
Lysine	22.48	30.54	44.76
Serine	37.57	22.37	28.64
Glycine	33.70	34.50	40.15
Theronine	42.72	48.10	27.25
Alanine	63.30	42.27	22.66
Proline	122.90	86.24	101.43
Tyrosine	5.20	24.95	23.26
Cysteine	23.74	26.15	18.56
Valine	42.74	39.89	29.36
Methionine	6.34	21.48	28.74
Isoleucine	24.12	26.72	18.84
Leucine	38.42	22.28	41.05
Phenylalanine	15.64	12.18	18.46
trace	(9)	(10)	(9)
Total	663.03	605.43	642.15

량의 변화는 제 1령기 (663.03 $\mu\text{mole/g. F.W.}$)에서 무시성충기 (605.43 $\mu\text{mole/g. F.W.}$)에 이르러 감소하는 경향을 보임으로서 Yeo *et al.* (1997)의 보고에서처럼 기주식물 잎의 아미노산류도 탄수화물과 더불어 충영형성과정의 성분으로 작용되고 있으며 면충의 먹이 (Shannon

and Brewer 1980)로도 이용됨을 알 수 있었다. 또한 이주형 약충기(nymph)에서는 잎 부위의 유리 아미노산 함량이 신선중 gm당 642.15 μmole 로서 다시 증가하고 있는데 이것은 충영생육의 완성단계에서 앞으로부터의 아미노산의 공급 또는 흡수가 완만해짐을 시사하였다.

2) 충영의 유리 아미노산 변화

Table 3은 느티나무 잎에서 형성된 충영의 시기별 유리 아미노산의 조성과 함량을 나타낸 결과이다. 여기서도 간모 1령기(1st instar), 무시성충기(apteral adult) 및 이주형 약충기(nymph)에서 검출된 유리 아미노산은 aspartic acid, proline 등이 신선중 gm당 50 μmole 정도 높은치를 나타냈으며 기타 아미노산류는 10~20 μmole 의 고른 분포율이었다. 특히 식물의 유식물 시기에 높은 분포율을 보이는 염기 아미노산의 경우(Noggle and Fritz 1983)에 있어서도 충영형성 초기인 간모 1령기에서 histidine 이외에 lysine 및 arginine은 낮은 분포율을 보이고 있는데 이것은 충영형성이 유식물의 기존 pattern과는 다름을 시사하였다. 또한 유리 아미노산의 총량에서는 제 1령기 시기의 충영은 신선중 gm당 303.58 μmole , 무시성충기는 497.63 μmole 로 증가되는데 이것은 전술한 잎의 결과와 상반된 것으로서 잎 또는 면충체액의 아미노산 성분이 충영형성 또는 유도에 주요성분이 되고 있다는 Hori(1992) 및 Miles(1968) 등의

Table 3. Changes of free amino acid compositions in the galls formed by *Paracolopha morrisoni* on the leaves of *Zelkova serrata* (unit : $\mu\text{mole/g. F. W.}$)

Growth stage Amino acid	Fundatrix		Emigrant
	1st instar	Apteral adult	Nymph
Aspartic acid	53.76	66.12	46.47
Glutamic acid	13.24	54.48	10.05
γ -aminobutyric acid	24.96	31.24	15.36
Histidine	29.74	42.40	34.75
Arginine	10.86	43.27	21.48
Lysine	9.06	28.42	12.45
Serine	12.54	20.61	10.27
Glycine	9.06	13.44	10.44
Theronine	14.88	15.66	12.45
Alanine	12.48	16.58	18.41
Proline	49.18	66.67	48.17
Tyrosine	9.02	12.62	10.54
Cysteine	9.14	13.75	8.32
Valine	12.38	12.06	11.84
Mthionine	3.60	18.24	2.06
Isoleucine	7.98	10.47	6.81
Leucine	11.84	18.05	10.55
Phenylalanine	9.86	13.55	8.16
trace	(10)	(11)	(9)
Total	303.58	497.63	298.58

보고와 일치되고 있다. 반면 이주형 약충기의 충영은 총 유리 아미노산 함량이 신선중 gm당 298.58 μmole 로 낮은 분포율을 나타냄으로서 완성한 충영형성단계는 무시성충기임을 확인할 수 있었다.

3) 면충의 유리 아미노산 변화

Table 4는 면충의 거주자별 유리 아미노산 조성과 함량을 나타낸 것이다. 검출된 아미노산은 trace를 포함하여 26~29종이었으며 전경시일에 걸쳐 alanine이 가장 높은 비율(11.2~18.4%)을 나타내고 있으며 총량에서 간모 1령기는 신선중 gm당 1270.27 μmole 에서 무시성충기에 이르러 1426.13 μmole 로 상승되었는데 이것은 충영성숙과 더불어 면충 자체의 아미노산 함유율도 높아지고 있음을 알 수 있었다. 반면 이주형 약충기의 경우는 1005.36 μmole 로 다시 낮은 분포를 나타냈는데 이것은 Llewellyn(1982)의 지적과 같이 충영형성 초기는 면충의 아미노산 이용도가 대단히 왕성한 것이며 또한 면충의 먹이로서의 아미노산은 무시성충기까지 필요한 것으로, 이후 생장은 탄수화물이 주된 먹이(Yeo *et al.* 1997, 1998)임을 확인할 수 있었다. 또한 붉나무의 오배자 면충에 의한 충영연구(So 1999)에서 proline 등의 대량축적과 같은 현상은 본 실험에서는 확인할 수 없었으나 잎, 충영 및 면충의 유리 아미노산의 조성이 유사하

Table 4. Changes of free amino acid compositions in the haemolymph of *Paracolopha morrisoni* during the growth of galls formed on *Zelkova serrata* (unit : $\mu\text{mole/g. F. W.}$)

Growth stage Amino acid	Fundatrix		Emigrant
	1st instar	Apteral adult	Nymph
Aspartic acid	32.72	60.54	36.49
Glutamic acid	71.66	61.77	60.57
γ -aminobutyric acid	46.59	84.63	36.54
Histidine	126.56	140.44	121.93
Arginine	51.26	100.06	73.35
Lysine	46.88	102.54	95.36
Serine	55.86	65.74	47.25
Glycine	106.50	95.46	87.46
Theronine	83.54	72.54	48.46
Alanine	233.30	180.44	112.37
Proline	14.20	21.48	22.23
Tyrosine	74.56	68.27	44.58
Cysteine	-	12.84	8.46
Valine	80.74	94.24	70.58
Mthionine	24.68	42.86	16.27
Isoleucine	66.04	76.03	24.54
Leucine	82.22	84.77	47.68
Phenylalanine	72.96	61.48	51.24
trace	(9)	(11)	(10)
Total	1270.27	1426.13	1005.36

고 분포율이 비교적 균일한 상태를 보인 것은 충영유도와 생장에 아미노산이 먹이 또는 유도물질로서 작용하고 있음을 시사하였다.

적 요

느티나무에서 외줄면충에 의해 형성되는 충영의 생육을 조사하고, 유리 아미노산의 조성과 함량을 면충의 생활사에 따라 잎, 충영 및 면충체액에서 분석하여 다음과 같은 결론을 얻었다.

충영의 형성위치는 잎의 중간부위 또는 기부 쪽에서 엽맥을 따라 엽병쪽으로 진행되었으며, 조사된 잎의 90% 이상이 1개의 충영만을 형성하였다. 충영성숙은 면충거주자가 유시성충으로 이탈된 후에도 폭과 길이에서 증가하고 있는데 이는 충영이 면충의 먹이 또는 서식처로서 뿐만 아니라 식물체 조직의 일부로도 연계되어졌음을 시사하였다.

검출된 유리 아미노산은 proline, alanine, valine 및 trace 등 26~29종으로 잎, 충영 및 면충체액에서 유사한 분포양상이었으며 잎과 충영에서 각각 proline과 asparatic acid가 가장 많았고 특히 면충의 경우 간모 1령기에서 alanine이 18.4%로 전 경시시료 중 최고치를 나타내었다. 충영의 폭과 길이의 증가에 따라 유리 아미노산의 총량 변화 또한 간모 1령기에서 무시성충기에 증가됨으로서 느티나무 충영생육은 탄수화물과 더불어 아미노산 등의 질소 공급원이 주요 생육 물질임을 확인할 수 있었다.

사 사

본 연구는 1999년도 전북대학교지원 연구비에 의하여 수행되었음.

인 용 문 헌

- Aoki S. 1982. Pseudoscorpion-like second instar larva of *Pseudoregma shitosanensis* (Homoptera, Aphidoidea) found on its primary host. *Kontyu*. 50:445-453.
- Aoki S. 1987. Evolution of sterile soldiers in aphids. pp. 53-65. In *Animal Societies; Theory and facts* (Ito Y, J Brown, and J Kikkawa eds.) Japan Sci. Soc. Press. Tokyo.
- Byer JA, JW Brewer and DW Denna. 1976. Plant growth hormones in pinyon insect galls. *Marcellia*. 39:125-134.
- Dreger-Jauffret F and JD Shorthouse. 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls. pp.8-33. In *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Evert RF, W Esrich, SE Eichorn and ST Linbach. 1973. Observation on penetration of baryey leaves by aphid *Rhopalosiphum maidis* (Fitch). *Photoplostna* 77:95-100.
- Forrest J. 1987. Gallling aphids. pp.341-353. In *Aphids; Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. 4. Elsevier, Amsterdam.
- Han KP. 1998. Studies on gall mite (Acari, Eriophyidae) in Korea. *Inst. of Agr. Sci.* 9:1-11.
- Hori K. 1992. Insect secretions and their effect on plant growth, with special reference to Hemipterans. pp. 157-170. In *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Kimmins FM and WF Tjallingii. 1985. Ultrastructure of sieve of element penetration by aphid stylets during electrical recording. Thesis Agr. Univ. Wageningen. pp. 73-89.
- Lee WK and CY Hwang. 1999. Bionomics of gall-forming *Paraclopha morrisoni* (Aphidoidea: Homoptera). *Korean J. Ecol.* 22:31-37.
- Llewellyn M. 1982. The energy economy of fluid-feeding herbivorous insects. pp. 243-251. *Insect-Plant Relationships*. Proc. 5th Int. Symp. Wageningen.
- Mani MS. 1992. Introduction to Cecidology. pp. 3-7. In *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Miles PW. 1968. Insect secretion in plants. *Ani. Rev. Phytopathal.* 6:137-164.
- Miles PW. 1972. The salica of Hemiptera. *Adv. Insect. Physiol.* 9:183-255.
- Noggle GR and GJ Fritz. 1983. Cellular constituents and their biosynthesis. pp. 38-84. In *Introductory Plant Physiology*. Prentice-Hall. New Jersey.
- Ohkawa M. 1974. Isolation of zeatin from larvae of *Dryocosmus Kuriphilus* Yasccmatsu. *Hortscience* 9:458-459.
- Pollard DG. 1973. Plant penetration by feeding aphids (Hemiptera, Aphidoidea) : a review. *Bulletin of entomological Research*. 62:631-714.
- Rohfritsch O. 1977. Morphogenes and planzengallen. *Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft*. 90:339-350.
- Sapio FJ, LF Wilson and ME Ostry. 1982. A split-stem lesion on young hybrid populus trees caused by the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Hemilitera: Miridae). *The Great Lakes Entomol.* 15:237-246.
- Schaller G. 1968. Untersuchungen zur erzeugung kunstli-

- cher pflanzengallen. Marcellia. 35:131-153.
- Shannon RE and JW Brewer. 1980. Starch and sugar levels in 3 coniferous insect galls. Z. angew. Entomol. 89:526-533.
- Shorthouse JD and O Rohfritsch. 1992. Preface In Biology of Insect-Induced Galls. pp. 3-4. Oxford Univ. Press. Oxford.
- So SS. 1999. A plant physiological study on the galls induced by aphid. pp. 76-114. In report from KOCEF.
- Varis AL. 1972. The biology of *Lygus rugulipennis* Popp. (Het., Mifidae) and the damage caused by this species to sugar beet. Ann. Agric. Fenn. 11:1-56.
- Whitham TG. 1978. Habitat selection by *Pemphigus* aphids in response to resource limitation and competition. Ecology. 59:1164-1176.
- Whitham TG. 1987. Evolution of territoriality by herbivores in response to host plant defenses. Ann. Zoo. 27:359-369.
- Whitham TG. 1992. Ecology of *Pemphigus* gall aphids. pp. 285. In Biology of Insect-Induced Galls (Shorthouse JD and O Rohfritsch eds.). Oxford Univ. Press. Oxford.
- Yeo UD, YK Chae, SS So, WK Lee and N Sakurai. 1997. Developmental changes of sugar contents in the gall on the leaf of elm (*Zelkova serrata* Makino) formed by *Paracolopha morrisoni* Baker (Homoptera). J. Plant Biol. 40:67-71.
- Yeo UD, YK Chae, SS So and N Sakurai. 1998. Symplastic and apoplastic sugar contents in gall tissue and callus of the sumac (*Rhus chinensis* Mill.) J. Plant Biol. 41:135-141.
- Zucker WV. 1982. How aphids choose leaves; The roles of phenolics in host selection by a galling aphids. Ecology. 63:972-981.

(Received 2 July 2001, accepted 10 November 2001)