

상추에서의 싸리수염진딧물(*Aulacorthum solani*)의 발육과 발육모형이상계<sup>1</sup> · 김형환<sup>2</sup> · 김태흥<sup>3</sup> · 박길준<sup>3</sup> · 김광호<sup>1</sup> · 김지수\*무주군 농업기술센터 기술지원과, <sup>1</sup>농업과학기술원 농업해충과, <sup>2</sup>원예연구소 원예환경과, <sup>3</sup>전북대학교 농업생명과학대학 생물자원과학부Development Model of the Foxglove Aphid, *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) on LettuceSang Guei Lee<sup>1</sup>, Hyeong Hwan Kim<sup>2</sup>, Tae Heung Kim<sup>3</sup>, Gil-Jun Park<sup>3</sup>, Kwang Ho Kim<sup>1</sup> and Ji Soo Kim\*

Muju Agricultural Technology Center, 568-812, Korea

<sup>1</sup>Applied entomology Division, National Institute of Agricultural Science and Technology, RDA, Suwon 441-707, Korea<sup>2</sup>Horticultural Environment Division, National Horticultural Research Institute, RDA, Suwon 441-440, Korea<sup>3</sup>Faculty of Biological Resources Science, College of Agriculture and Life Sciences, Institute for Biodiversity Reaserch, Chonbuk National University, Chonju 561-756, Korea

**ABSTRACT** : The development of *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) was studied at temperatures ranging from 12.5 to 27.5°C under 65±5% RH, and a photoperiod of 16:8 (L:D). Mortality of 1st~2nd nymph was higher than that of 3rd~4th nymph at the most temperature ranges whereas at high temperature of 27.5°C, more 3~4th nymph stage individuals died. The total developmental time ranged from 16.9 days at 12.5°C to 6.6days at 22.5°C, suggesting that higher the temperature, faster the development. However, at higher temperature of 25°C the development took 7.4 days. The lower developmental threshold temperature and effective accumulative temperatures for the total immature stage were 0.08°C and 162.8 day-degreescalated development. The nonlinear shape of temperature rewas well described by the modified Sharpe and DeMichele model. When the normalized cumulative frequency distributions of developmental times for each life stage were fitted to the three-parameter Weibull function, attendance of shortened developmental times was apparent with in 1~2nd nymph, 3~4th nymph, and total nymph stages in descending order. The coefficient of determination  $r^2$  ranged between 0.86 and 0.91.

**KEY WORDS** : *Aulacorthum solani*, Development model, Lower developmental threshold temperature, Day-degrees, Foxglove aphid

**초 록** : 싸리수염진딧물(*Aulacorthum solani*)의 온도별 발육상을 조사하기 위해 12.5°C에서 27.5°C까지 2.5°C 간격으로 7개 온도에서 조사를 하였으며, 상대습도는 65±5%, 광주기는 16L:8D 조건으로 처리하였다. 일반적으로 진딧물의 약충 단계는 1령~4령까지로 구분하나 본 연구에서는 1~2령과 3~4령으로 구분하였다. 대부분의 온도에서 사망률은 1~2령과 3~4령 약충이 유사하였으나, 27.5°C에서는 오히려 3~4령의 사망률이 66.7%로 대부분을 차지하였다. 온도별 발육기간은 12.5°C에서 16.9일로 가장 길었고 온도가 상승함에 따라 점차 짧아져 22.5°C에서는 6.6일로 가장 짧았으나, 25°C에서는 오히려 7.4일로 발육기간이 길어지는 양상을 보였다. 약충의 발육영점온도는 0.08°C이고, 유효적산온도는 162.8일도였다. 각 온도별 발육률은 변형된 Sharpe와 DeMichele의 비선형 모형에 잘 적합 되었다. 발육단계별 발육기간을 표준화하여 누적시킨 값을 3개의 변수를 갖는 Weibull function에 적용했을 때 1~2령 < 3~4령 < 전체 약충 순으로 발육기간이 짧아지는 경향을 보여 주었고,  $r^2$ 는 0.86~0.91로 나타났다.

**검색어** : 싸리수염진딧물, 발육영점온도, 발육모형, 유효적산온도

\*Corresponding author. E-mail: bioagr@muju.org

짜리수염진딧물(*Aulacorthum solani*)은 유럽에 주로 분포하였으나, 현재는 거의 전 세계에 걸쳐 분포하고 있다. 유시충은 2.4 mm 정도로 녹색 혹은 연녹색이며, 배에 5개의 검은 띠무늬가 있는데 3, 4배마디의 무늬가 하나로 합쳐 보이기도 한다. 더듬이는 몸길이의 1.5배로 길다. 무시충은 2.2-3.0 mm의 연황색 또는 녹황색, 녹색이며 더듬이는 몸길이의 1.8배로 길다. 짜리나무, 참소루쟁이, 레드클로버 등에서 알로 월동하고 4월 중순-4월 하순에 부화하여 간모가 되며, 성숙하여 무시충을 단위생식으로 낳는다. 무시충도 단위생식을 되풀이하며, 2-3세대 경과 후 5월 하순-6월 상순에 유시충이 나타나 점차 여름 기주로 이동한다. 여름기주로 이동 후 10여 세대를 경과 10월 하순에 겨울 기주로 다시 이동하여 알을 낳는다. 하지만 따뜻한 지역이나 온실, 시설재배지에서 무시충으로 단위생식하며 월동하는 것도 있는 것으로 보고되었다(Choi *et al.*, 1990). 다식성 곤충으로 기주 식물은 가지, 상추, 콩, 감자, 고추, 팥, 오이, 녹두, 결구상추, 멜론, 수박, 아욱, 참외, 호박, 황기 등을 포함 25과 96종이 있으며(Kim *et al.*, 1991), 40여종의 바이러스를 매개한다(Blackman and Eastop, 1984). 특히 시설재배, 포트식물에 피해를 주며(Blackman and Eastop, 1984), 친환경 시설상추에서 년중 발생하며 피해 또한 많다(Jeon and Kim, 2006). 하지만 짜리수염진딧물의 생물적 특성에 대한 연구가 1991년 Kim *et al.*에 의한 콩에서의 생육조사를 제외하고 거의 연구가 이루어지지 않고 있는 실정이다.

따라서 시설하우스에서 4계절 재배되고 있는 상추에서의 짜리수염진딧물의 생물적 특성조사가 무엇보다 중요시 생각되었으며 이를 이용한 진딧물의 생물적 방제를 하는 것이 보다 체계적이고 합리적인 방법이라 생각되어 짜리수염진딧물의 약충 발육 실험을 실시하고자 하며 이를 토대로 짜리수염진딧물의 발육모형을 제시하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 짜리수염진딧물 사육

유리온실에서 직경 7 cm의 비닐포트에 원예용 상토(바 로커 서울농자재)를 넣고 파종 10일이 경과한 상추(*Lactuca sativa* L. 상품명: 청치마)를 이식하였다. 20±2°C와 25±3°C, 16:8 (L:D), 상대습도 65±5%의 성장상에서 짜리수염진딧물을 사육하였다.

### 발육 조사

성장상에서 35×35×50 cm의 케이지에 비닐포트에 심어진 상추를 5-7개 넣고 성충을 접종하여 5-6시간 동안 산자를 받았다. 산자는 직경 5 cm, 높이 7 mm의 페트리디쉬에 직경 50 mm No. 2 거름종이를 깔고, 직경 30 mm, 두께 2 mm의 탈지면을 놓은 후 증류수 3 ml 넣고 직경 2.5 cm의 상추 잎을 뒷면이 위로 향하도록 놓았다. 그 위에 산자를 각각 1마리 씩 접종하여 항온기에 넣었다. 조사 온도는 12.5, 15.0, 17.5, 20.0, 22.5, 25.0, 27.5°C의 항온기를 이용하였고, 광 조건은 16:8 (L:D), 상대습도 65±5%의 항습조건을 한 항온기에서 12시간 간격으로 발육 상태를 조사하였다. 각 온도별로 30마리를 조사하였다. 일반적으로 진딧물의 약충 단계는 1령에서 4령까지로 구분하고 네 번째 탈피 직후부터 산자하기 전까지를 산란 전기로 하였고, 네 번째 탈피 전까지를 약충 발육기간으로 하였다. 본 연구의 분석에서는 약충을 1-2령을 한 단계로, 3-4령을 또 다른 한 단계로 나누어 실시하였다.

### 발육모형 및 발육분포모형 분석

약충 발육기간은 분산분석(ANOVA)를 이용하였고, 유의성 검정을 위해 Tukey's HSD를 실시하였다( $\alpha = 0.05$ ) (SAS institute 1999).

온도와 발육기간의 관계는 선형발육모형과 비선형발육모형을 이용하여 분석하였다. 선형발육모형은 온도별 발육기간을 역수로 하여 발육속도로 바꾼 후 온도와의 직선 회귀식을 구하고, 이 식으로부터 발육속도가 0이 되는 온도를 발육영점온도로 하였으며, 유효적산온도는 사육한 온도와 발육영점온도와의 차이를 발육기간에 곱한 값의 평균으로 산출하였다.

비선형발육분포 모형은 비선형회귀 분석을 통하여 매개변수를 추정할 수 있도록 수정된 Schoolfield *et al.* (1981)의 생물리적 모형(수식 1)을 이용하였다.

$$r(T) = \frac{P_{25} \frac{T}{298.15} \exp\left[\frac{HA}{R} \left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (\text{수식 1})$$

여기서  $r(T)$ 는 절대온도(°K)에서의 발육률(1/발육기간)이고,  $R$ 은 기체상수(1.987 cal/degree/mole)이며,  $RHO_{25}$ 는 25°C에서의 발육속도로 이온도는 발육에 어떤 영향도 미치지 않는다는 가정을 포함한다.  $HA$ 는 모델에서 가장한 속도조절효소(rate-controlling enzyme)가 촉매하는 반

응의 활성화 엔탈피이다. TL은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성을 나타내는 온도(°C)이고, HL은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성화되는 것과 관련된 엔탈피의 변화이다. TH는 속도조절효소가 고온에 의해 50% 활성을 나타내게 되는 온도(°C)이며 HH는 이와 관련된 엔탈피의 변화를 의미한다. 매개변수의 추정은 Wagner et al. (1984a)이 제시한 SAS프로그램을 이용하였다(SAS, 1999).

각 발육단계의 발육완료시기 분포모형은 각 발육기간의 빈도분포를 표준화시켜 얻었다. 즉 각 온도에서 발육기간의 중앙값을 이용하여 발육기간의 누적빈도를 구하고, Weibull 함수(수식 2)에 적용시켜 정규화된 발육완료시기 분포를 얻었다(Wagner et al., 1984b).

$$f(\chi) = 1 - \exp(-[(\chi - \gamma)/\eta]^{\beta}) \quad (\text{수식 2})$$

위 식에서  $F(\chi)$ 는 정규화된 시간(normalized time)  $\chi$ 에서의 발육을 완료한 개체들의 비율이며,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\eta$ 는 추정하는 매개변수들이다. 매개 변수의 추정은 Table curve (Jandel, 1996) 프로그램을 이용하였다.

## 결과 및 고찰

싸리수염진딧물의 사망률은 27.5°C를 제외한 온도에서는 13.3~30.0%이었다. 27.5°C에서는 약충의 96.7%가 사망하였고 약충을 낳기 전에 나머지 3.3%가 사망하였다. 특히, 3~4령의 사망률이 66.7%로 1~2령(30%)에 비해 높은 사망률을 보였다. 27.5°C를 제외한 온도에서는 1~2령과 3~4령의 사망률이 같았다(Table 1). Kim et al. (1991)은 콩잎을 이용한 발육조사에서 10°C와 15°C는 사망률이 3%, 20°C와 25°C는 0%로 사망률이 아주 낮은 것으로

보고 하여 본 실험과 다른 결과를 보였다. 이러한 원인은 기주식물의 차이에서 기인한 것으로 생각된다. 한편 Kim et al. (1991)의 경우 30°C에서, 본 실험의 경우 27.5°C에서 약충이 성충으로 우화 하는 것이 매우 어렵다는 공통적인 사실을 알 수 있었다. 이러한 결과는 목화진딧물과 복숭아혹진딧물의 약충 사망률이 각각 35°C에서 100% (Kim et al., 2004), 32.5°C에서 90% (Kim and Kim, 2004)를 나타낸 것처럼 일정한 온도 이상에서 약충의 사망률이 급격히 높아지는 것을 알 수 있었다.

싸리수염진딧물의 약충 발육은 12.5°C에서 16.9일로 가장 길었고, 22.5°C에서 6.6일로 가장 짧았다(1st + 2nd nymphs  $F = 81.86$ ,  $df = 5, 153$ ,  $P < 0.001$ ; 3rd + 4th nymphs  $F = 186.46$ ,  $df = 5, 141$ ,  $P < 0.001$ ; 전체 약충  $F = 211.67$ ,  $df = 5, 141$ ,  $P < 0.001$ ) (Table 2). 12.5~22.5°C까지는 온도의 상승에 따라 발육기간이 짧아지는 경향을 보이나, 25°C에서는 오히려 길어지는 것을 볼 수 있었다. Kim et al. (1991)의 보고에 의하면 조사온도 10°C에서 25°C까지 약충의 발육기간이 20.2일에서 7.0일로 짧아져 본 실험 결과와 상이한 결과를 보였다. 두 실험 결과 차이를 보이는 이유로서는 Kim et al. (1991)은 기주식물을 콩을 이용하였고 본 실험에서는 상추를 기주식물로 이용하였기 때문인 것으로 생각된다.

발육영점온도에서 온도와 발육속도와의 관계를 직선회귀식으로 분석한 결과는 Table 3과 같다. 각 단계별 발육영점온도는 1~2령 약충이 1.3°C, 3~4령 약충이 0.3°C, 전체 약충 기간이 0.08°C였다. 하지만 Kim et al. (1991)의 발육영점온도는 2.7°C로 본 실험과 차이를 보이는데 이는 상기에서와 같이 서로 상이한 기주식물을 실험에 이용하면서 기인한 것으로 생각된다.

1령 + 2령 약충, 3령 + 4령 약충 및 전체 약충 기간의 유효적산온도는 각각 70.9일도, 86.6일도, 162.8일도였다 (1st + 2nd nymph  $F = 35.13$ ,  $df = 1, 4$ ,  $P = 0.0096$ ; 3rd

**Table 1.** Age-specific mortality of *Aulacorthum solani* at various temperatures in the laboratory (n=30)

| Temperature (°C) | Nymphal mortality (%) |           |       |
|------------------|-----------------------|-----------|-------|
|                  | 1-2 nymph             | 3-4 nymph | Total |
| 12.5             | 10.0                  | 10.0      | 20.0  |
| 15.0             | 6.7                   | 6.7       | 13.3  |
| 17.5             | 30.0                  | 0.0       | 30.0  |
| 20.0             | 10.0                  | 3.3       | 13.3  |
| 22.5             | 6.7                   | 6.7       | 13.3  |
| 25.0             | 10.0                  | 10.0      | 20.0  |
| 27.5             | 30.0                  | 66.7      | 96.7  |

**Table 2.** Development period (days, mean±SE) for nymph stages of *Aulacorthum solani* at various temperatures in the laboratory

| Temperature (°C) | 1-2 nymph   | 3-4 nymph   | Total       |
|------------------|-------------|-------------|-------------|
| 12.5             | 7.3±0.30 a  | 9.7±0.29 a  | 16.9±0.52 a |
| 15.0             | 4.9±0.11 b  | 5.4±0.15 b  | 10.3±0.15 b |
| 17.5             | 3.6±0.09 cd | 4.3±0.11 cd | 7.9±0.13 c  |
| 20.0             | 3.7±0.13 c  | 3.5±0.11 c  | 7.2±0.13 cd |
| 22.5             | 3.0±0.09 d  | 3.6±0.13 d  | 6.6±0.14 d  |
| 25.0             | 3.6±0.19 cd | 4.0±0.21 cd | 7.4±0.30 cd |

\*Within a column, means with the same letter are not significantly different ( $P > 0.05$ , Tukey's studentized range test).

**Table 3.** Estimated parameter of a linear model regression for nymphal and total immature stages of *Aulacorthum solani*

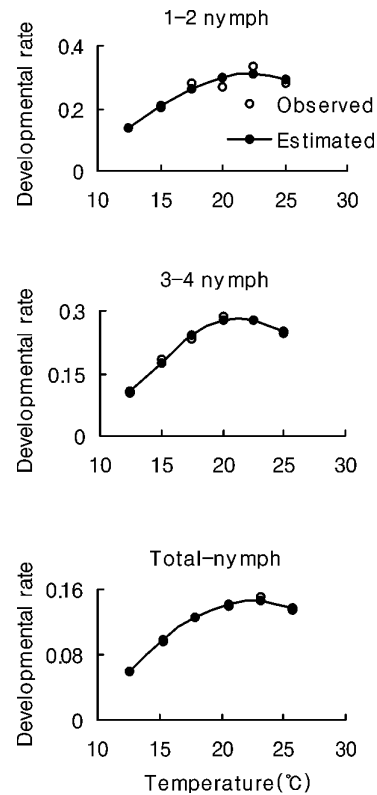
| Stage           | 1-2 nymph                    | 3-4 nymph       | Total            |
|-----------------|------------------------------|-----------------|------------------|
| Intercept       | -0.0159(0.0758) <sup>♯</sup> | -0.0033(0.0803) | -0.00048(0.0349) |
| Slope           | 0.0125(0.0039)               | 0.0120(0.0042)  | 0.00632(0.0018)  |
| DT <sup>♭</sup> | 1.30                         | 0.30            | 0.08             |
| DD <sup>♭</sup> | 70.9                         | 86.6            | 162.8            |
| r <sup>2</sup>  | 0.72                         | 0.67            | 0.75             |

<sup>♭</sup>The developmental threshold (DT) = intercept/slope; <sup>♯</sup>DD: Degree-days; <sup>♯</sup>( ): Standard error.

+ 4th nymph  $F = 25.26$ ,  $df = 1, 4$ ,  $P = 0.015$ ; 전체 약충  $F = 44.54$ ,  $df = 1, 4$ ,  $P = 0.0069$ ). 그러나 Kim *et al.* (1991)의 결과는 142.3일도로 본 실험과 약간의 차이를 보이고 있다.

일반적으로 곤충의 온도에 따른 발육률은 생존가능 온도범위에서 직선의 관계를 갖지는 않는다. 따라서 12.5°C ~25°C까지의 범위에서 각 령기 및 전체 약충 기간을 Schoolfield *et al.* (1981)과 Wagner *et al.* (1984b)이 제시한 온도별 발육모형에 적용한 결과는 Fig. 1과 같다. 비선형발육모형은 모든 발육단계에서 결정계수 값이 0.93 이상을 보여 모형의 적합성이 높았다(Table 4). Kim *et al.* (2004)은 목화진딧물에서, Kim and Kim (2004a)은 복숭아혹진딧물에서 비선형회귀식을 이용하여 결정계수값을 구한 결과 0.99라 하여 이모형이 진딧물에 적합한 것으로 생각된다. 또한 이모형은 적용에 어려운 점이 있기는 하나 절지동물의 발육모형으로 자주 채택되고 있다(Kim *et al.*, 2004; Kim and Kim, 2004a, b; Lee and Ahn, 2000; Park, 2004).

싸리수염진딧물 개체군 동일 연령 집단의 발육 분포 모형으로 온도 독립적인 발육완료 기간의 분포 모형을 구하기 위하여 발육기간의 평균값을 이용하여 분포를 정규화 시켰다. Fig. 2와 Table 5는 3개의 매개변수를 갖는 Weibull 함수의 각 발육단계별 매개변수 값과 그 수식으로부터 얻어진 곡선의 모양을 나타낸 것으로 발육완료 누적 분포모형의 적합성을 나타내는 r<sup>2</sup>값이 1령+2령 약



**Fig. 1.** Developmental rate (1/d) curve for each growth stage of *Aulacorthum solani* at various temperatures.

충, 3령+4령 약충 및 전체 약충 기간은 0.86~0.91로 누적 분포를 비교적 잘 설명해주고 있음을 알 수 있다. 이와

**Table 4.** Estimated parameters of biophysical developmental rate model for each growth stage of *Aulacorthum solani*

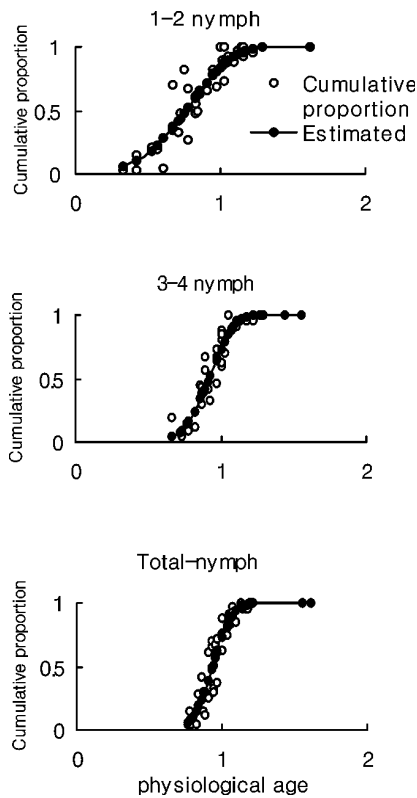
| Parameter      | 1-2 nymph | 3-4 nymph | Total   |
|----------------|-----------|-----------|---------|
| RHO25*         | 0.465     | 0.566     | 0.347   |
| HA             | 10993.7   | 10219.4   | 18640.7 |
| HL             | -87083.8  | -55943.5  | -111812 |
| TL             | 284.3     | 282.3     | 284.3   |
| HH             | 50128.2   | 4945.0    | 44930.7 |
| TH             | 299.8     | 292.7     | 296.3   |
| r <sup>2</sup> | 0.93      | 0.99      | 0.99    |

\*RHO25°C; development rate at 25°C assuming no enzyme inactivation; HA: enthalpy of activation of the reaction that is catalyzed by a rate-controlling enzyme; TL: Kelvin temperature at which the rate-controlling enzyme is half active and half low-temperature inactive; HL: change in enthalpy associated with low temperature in activation of the enzyme; TH: Kelvin temperature at which the rate-controlling enzyme is half active and half high-temperature inactive; HH: change in enthalpy associated with high-temperature inactivation of the enzyme.

**Table 5.** Estimated parameters of Weibull distribution model for development completion times of *Aulacorthum solani* nymphs

| Parameter      | 1-2 nymph | 3-4 nymph | Total |
|----------------|-----------|-----------|-------|
| η              | 0.475     | 0.842     | 0.542 |
| β              | 0.845     | 0.975     | 0.984 |
| γ              | 4.252     | 7.754     | 9.012 |
| r <sup>2</sup> | 0.86      | 0.91      | 0.89  |

β: starting value is calculated as  $\bar{Y}_i - 0.1^3$ ; γ: the expected normalized time just before complete development of the first insect; η: determined by transforming the Weibull distribution to the linear form.



**Fig. 2.** Cumulative proportions for the development completion time of *Aulacorthum solani* in nymphal and total immature stages as a function of physiological ages.

같은 결과는 Kim *et al.* (2004)이 목화진딧물에서, Kim and Kim (2004a)이 복숭아혹진딧물에서, Kim and Kim (2004b)이 진디혹파리에서 동일한 모형을 적용하였을 때 이들 곤충에서도 비교적 잘 적용되는 것으로 보고하였다. 이상과 같이 싸리수염진딧물 약충의 발육을 조사한 결과 저온에 비교적 잘 적응하지만 27.5°C 이상에서는 약충의 발육이 어려웠다. 따라서 시설재배 상추 등 엽채류 작물 재배시 월동기 싸리수염진딧물의 예찰이 중요할 것으로 생각되며, 특히 시설하우스의 온도상승이 서서히 증가하는 2월 하순 이후 싸리수염진딧물의 예찰이 중요할 것으로 생각된다.

### Literature Cited

Blackman, R.L. and V.F. Eastop. 1986. Aphids on the world's crops: An identification and information guide. John Wiley and Sons, city, country. 466p.  
 Choi, K.M., S.C. Han, M.H. Lee, W.S. Cho, S.B. Ann and S.H. Lee. 1990. Ecology and control of vegetable pest. NIAST. RDA. 224p.  
 Jandel. 1996. Table curve 2D. Automated curve fitting and equation discovery; version 4.0. Jandel Scientific, San Rafael, CA, USA.  
 Jeon, H.Y. and H.H. Kim. 2006. Damage and seasonal occurrence of major insect pests by cropping period in environmentally

- friendly lettuce greenhouse. Korean J. Appl. Entomol. 45: 275-282.
- Kim, D.H., H.H. Lee, J.H. Park and C.Y. Hwang. 1991. Occurrence aspects and ecological characteristics of foxglove aphid, *Aulacorthum solani*, Kaltentbach (Homoptera: Aphididae) in soybean. Res. Rept. RDA (C.P) 33: 28-32.
- Kim, J.S. and T.H. Kim. 2004a. Development time and development model of the green peach aphid, *Myzus persicae*. Korean J. Appl. Entomol. 43: 305-310.
- Kim, T.H. and J.S. Kim. 2004b. Development and adult life span of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecodomyiidae) fed on the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sülzer) (Homoptera: Aphididae). Korean J. Appl. Entomol. 43: 297-304.
- Kim, J.S., Y.H. Kim, T.H. Kim, J.H. Kim, Y.W. Byeon and K.H. Kim. 2004. Temperature-dependent development and its model of the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). Korean J. Appl. Entomol. 43: 111-116.
- Lee, J.H. and J.J. Ahn. 2000. Temperature effects on development, fecundity, and life table parameters of *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae). Environ. Entomol. 29: 265-271.
- Park, C.K. 2004. Development of sampling plan and population dynamics model of *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouse cucumbers. Seoul National Univ. ph. D. Thesis. 150 pp.
- SAS Institute. 1999. SAS version 8.1 Institute Cary, NC, USA.
- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe and C.E. Magnuson. 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction rate theory. J. Theor. Biol. 88: 719-731.
- Wagner, T.L., Wu, P.J.H. Sharpe, and R.N. Coulson. 1984a. Modeling distribution of insect development time: A literature review and application of Weibull function. Ann. Entomol. Soc. Am. 77: 475-487.
- Wagner, T.L., Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield and R.N. Coulson. 1984b. Modeling insect development rate: A literature review and application of a biophysical model. Ann. Entomol. Soc. Am. 77: 208-225.

(Received for publication September 17 2008;  
revised September 22 2008; accepted November 28 2008)