

옥수수에서 기장테두리진딧물의 온도 의존적 발육과 산자 특성

박정훈 · 권순화 · 김태옥 · 오성오 · 김동순^{1*}

제주대학교 생명자원과학대학 식물자원환경전공, SARI, ¹제주대학교 아열대농업생명과학연구소

Temperature-dependent Development and Fecundity of *Rhopalosiphum padi*(L.) (Hemiptera: Aphididae) on Corns

Jeong Hoon Park, Soon Hwa Kwon, Tae Ok Kim, Sung Oh Oh and Dong-Soon Kim^{1*}

Major of Plant Resources Science and Environment, College of Agriculture & Life Sciences, SARI, Jeju National University, Jeju 63243, South Korea

¹The Research Institute for Subtropical Agriculture and Biotechnology, Jeju National University, Jeju 63243, South Korea

ABSTRACT: Temperature-dependent development and fecundity of apterious *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) were examined at six constant temperatures (10, 15, 20, 25, 30 and 35 ± 1.0°C, RH 50-70%, 16L:8D). Development time of nymphs decreased with increasing temperature and ranged from 42.9 days at 10°C to 4.7 days at 30°C. The nymphs did not develop until adult at 35°C because the nymphs died during the 2nd instar. The lower threshold temperature and thermal constant of nymph were estimated as 8.3°C and 101.6 degree days, respectively. The relationships between development rates of nymph and temperatures were well described by the nonlinear model of Lactin 2. The distribution of development times of each stage was successfully fitted to the Weibull function. The longevity of apterious adults decreased with increasing temperature ranging from 24.0 days at 15°C to 4.3 days at 30°C, with abnormally short longevity of 11.1 days at 10°C. *R. padi* showed the highest fecundity at 20°C (38.2) and the lowest fecundity at 10°C (3.9). In this study, we provided component sub-models for the oviposition model of *R. padi*: total fecundity, age-specific cumulative oviposition rate, and age-specific survival rate as well as adult aging rate based on the adult physiological age.

Key words: *Rhopalosiphum padi*, Oviposition rate, Physiological age, Longevity, Model, Parameter

조 록: 기장테두리진딧물의 온도의존적 발육과 산자(산란) 특성을 구명하기 위하여 6개의 항온조건(10, 15, 20, 25, 30, 35±1.0°C, RH 50~70%, 16L:8D)에서 실험을 실시하였다. 약충의 발육기간은 10°C에서 42.9일과 30°C에서 4.7일로 온도가 증가할수록 발육기간이 감소하였다. 약충은 35°C에서 2령기 이후 성충까지 발육하지 못하였다. 선형모형 결과 약충의 발육영점온도는 8.3°C, 발육 유효적산온도는 101.6DD이었다. 약충 발육율과 온도와의 관계는 비선형 Lactin 2으로 잘 설명되었다. 약충 발육기간의 분포는 Weibull 함수를 이용하여 분석하였다. 성충 수명은 온도가 증가함에 따라 감소하였는데, 15°C에서 24.0일, 30°C에서 4.3일의 범위에 있었고, 10°C에서 비정상적으로 수명이 짧았다(11.1일). 총산자수는 20°C에서 38.2마리로 최대값을 보였고, 10°C에서 3.4마리로 최소값을 나타냈다. 본 실험의 결과를 통하여 무시 성충의 산자모형을 작성할 수 있는 온도별 총산자수 모형, 연령별 누적생존율 모형, 연령별 누적 산자율 모형 및 생리적 연령 계산을 위한 성충 노화율 모형을 제시하였다.

검색어: 기장테두리진딧물, 산자율, 생리적 연령, 수명, 모형, 매개변수

기장테두리진딧물(*Rhopalosiphum padi* (Linne))은 노린재목(Hemiptera) 진딧물과(Sternorrhyncha)에 속한 곤충이다 (Blackman and Eastop, 1985). 기주식물로 귀리, 밀, 보리, 옥수

수 등의 농작물 기주와 귀룽나무, 벚나무, 왕벚나무 등의 기타 기주를 가지며, 한국, 일본, 뉴질랜드, 동남아시아, 인도, 유럽, 러시아, 북아메리카, 하와이 등 세계 각지에 분포하는 것으로 알려져 있다(Reviewed in Kim, 2008). 이 진딧물은 귀룽나무(장미과) 등을 겨울(월동) 또는 1차 기주로 이용하고 넓은 범위의 벼과식물 등 목초를 여름철 2차 기주로 하는 완전생활 이주형 진딧물에 속한다(MAFF, 1982).

*Corresponding author: dongsoonkim@jejunu.ac.kr

Received March 22 2016; Revised May 12 2016

Accepted May 13 2016

기장테두리진딧물은 식물의 체관부를 흡즙하여 직접적인 경제적 피해뿐만 아니라 감로의 배출로 인한 그늘음병 유발과 바이러스를 매개하는 등의 간접적인 피해로 식물의 성장과 결실에 많은 피해를 주는 것으로 알려져 있다(Eastop, 1983). 진딧물은 가루이류나 멸구류보다 더 많은 바이러스를 매개하는 것으로 알려져 있는데, 보고된 4700종 이상의 진딧물들 가운데 190종 이상이 식물 바이러스를 옮기는 것으로 보고되었다(Blackman and Eastop, 1985; Emden and Harrington, 2007).

기장테두리진딧물은 전 세계적으로 곡류의 중요한 해충으로 취급되고 있으며(Villanueva and Strong, 1964; Sengonca et al., 1994; Asin and Pons, 2001; Auad et al., 2009; Taheri et al., 2010; Descamps and Chopra, 2011) 우리나라에서는 전국적으로 분포하는 종(KBIS, N.D.)으로, 진딧물의 생물적 방제에 이용되는 콜레마나진디벌의 개체군 유지를 위한 기주로도 많이 활용되고 있다(Lee et al., 1996). 제주에서는 귀리에서 다 발생하여 경제적 피해를 입히는 것으로 조사되었고 기타 보리와 오차드 그라스의 해충으로 보고되었다(Song et al., 2000).

곤충을 포함한 절지동물은 변온동물로서 기후변화에 민감하게 반응하는 것으로 알려져 있다(Frazier et al., 2006). 우리나라 박과류 채소작물의 중요한 해충인 목화진딧물은 기후변화로 온도증가에 따라 환경 적합력(fitness)이 증가하는 반면 복숭아혹진딧물은 감소하는 것으로 분석되었다(Kim et al., 2009). 외국에서 곡류의 중요한 해충으로 알려진 기장테두리진딧물은 향후 기후변화에 따라 우리나라에서 어떻게 발생 및 피해가 변동 될 것인지 예상하기 힘들다. Macfadyen and Kriticos (2012)은 생활사가 복잡한 모델 해충으로 기장테두리진딧물을 선택하여 호주지역에서 기후변화에 따른 정착 적합도를 평가한 바 있다. 하지만, 지금까지 많은 연구자가 온도발육에 대한 실험 자료를 보고했음에도 불구하고 개체군 모형 작성에 필요한 기본적인 온도 발육모형은 제시한 바 없는 상태이다.

따라서 본 연구는 국내 기장테두리진딧물 개체군을 이용하여 옥수수를 기주식물로 10~35°C 온도 범위에서 약충 발육과 무시성충의 수명 및 산자 특성을 조사하였으며, 기존 보고 자료와 비교하고 종합하여 개체군 모형 작성에 필요한 기본 모형을 제공하였다.

재료 및 방법

기주식물 재배 및 실험용 진딧물 사육

기장테두리진딧물 사육 및 온도실험용 기주식물로 옥수수 품종 중 하나인 ‘연농1호’(*Zea mays* L.)를 이용하였다. 직사각

형 화분(2.5리터)에 피트머스, 버미큘라이트, 펄라이트를 1:1:1 비율로 섞어 만든 상토를 넣고 옥수수 묘종을 이식하여 곤충사육실에서의 진딧물 누대사육에 이용하였으며, 그 외에 개인 농장(제주시 아라동)에 옥수수 묘종을 20주씩 3회 정식하여(2015년 6월 5일, 6월 28일, 7월 26일) 무농약으로 재배하면서 실험에 필요한 옥수수 잎을 마련하였다.

본 실험에 이용한 기장테두리진딧물은 2015년 6월 20일 제주대학교 인근 포장의 옥수수에서 채집하였으며 곤충사육실(25±1°C, 55±5%RH, 16L:8D)에서 기주식물로 재배하고 있던 옥수수에 접종하여 4~5세대 누대사육 한 후 실험에 이용하였다.

채집한 진딧물은 Kim (2008)에 따라 동정하였다. 기장테두리진딧물 표본의 무시충의 몸길이는 1.2~2.4 mm이며 더듬이와 복부 등면의 털은 매우 짧은 편이고 복부 등면에는 점선으로 다각형 모양에 작은 점이 안쪽에 있는 그물무늬가 뚜렷하게 관찰된다. 주둥이 끝은 가운데다리 밑마디를 약간 넘어서고, 4+5마디의 길이는 뒷다리 제2발마디의 길이와 거의 비슷하다. 뿔관은 검은색이고 길이는 끝편의 약 2배 정도이고 끝부분의 테두리는 크고 매우 뚜렷하다. 뿔관의 아래쪽 1/2이 약간 부풀게 체도 있으나 대개는 평행한 것이 많다. 끝편은 검고 수축이 없으며 거의 삼각형 모양으로 6~10개의 털이 있다. 유시충의 더듬이 제 3, 4마디에는 각각 12~24, 3~9개의 이차감각기가 있다는 형태적 특징으로 확인하였으며, 대표 슬라이드 표본은 제주대학교(곤충생태학실험실)에 보관되어 있다.

온도발육실험

약충발육기간 조사

약충발육기간 조사를 위하여 곤충사육용기(직경 5.5 cm, 높이 1.5 cm)에 증류수를 적신 탈지면을 깔고, 그 위에 옥수수 잎을 잘라 올려놓아 진딧물을 사육할 수 있는 사육 장치를 마련하였다. 사육용기의 뚜껑은 통기가 가능하도록 얇은 면포로 처리한 직경 1.6 cm의 구멍이 나 있었다. 실험에 필요한 갓 출생한 1령 약충을 얻기 위하여 사육용기(총 36개)에 기장테두리진딧물 3령~성충 3~5마리를 접종하고 2일 후에 건전한 무시성충만을 남기고 모두 제거하였다. 그 다음 3시간 이내 태어난 어린 약충을 실험에 사용하였다.

사육용기에 4×4 cm 옥수수 잎 절편을 올려놓고, 가는 붓을 이용하여 1령 약충을 1마리씩 접종하였다. 옥수수 잎은 정식 후 30일 이상 된 옥수수에서 상위 엽을 이용하였다. 약충을 접종한 사육용기를 미리 10, 15, 20, 25, 30, 35±1°C로 설정해 놓은 항온기(DS-8CL, (주)다솔과학)에 옮겨놓았다(RH 50~70%, 16L:8D).

온도별 각 30마리의 개체를 처리하였다. 12시간 간격으로 가장 테두리진딧물 약층의 발육기간과 사망여부를 조사하였으며, 조사 때 마다 탈피각을 확인하여 영기를 구분하였다(해부현미경 10~50배, Nikon SMZ 745T).

무시형 성충 수명과 산자수 조사

약층발육 실험과 같은 조건에서 성충의 수명과 산자수를 조사하였다. 매일 12시간 간격으로 생사를 확인하고 산자는 기록과 동시에 제거하였다. 성충의 생사유무는 가는 붓으로 진딧물 몸을 여러 차례 접촉하는 경우 전혀 움직임이 없는 것을 죽은 것으로 판단하였다. 성충이 우발적으로 물에 빠져 죽거나 조기 사망한 개체는 분석에서 제외하였다.

통계분석

약층의 발육기간, 성충수명, 산자수 자료의 온도별 유의성 검정을 위하여 일반선형모형을 이용한 분산분석(GLM)을 실시하였으며, Tukey's Studentized Range Test (HSD)를 이용하여 평균간 비교($P = 0.05$)를 실시하였다(SAS Institute, 1999).

온도발육관련 모형의 매개 변수 추정

약층 온도발육모형

가장테두리진딧물 약층기간을 세분화해 전기약층(1령+2령)과 후기약층(3령+4령), 전체기간으로 구분하여 모형을 추정하였다.

선형 발육모형

가장테두리진딧물의 약층기간에 역수(1/약층기간)를 취하여 약층 발육율로 추정하고 약층의 발육영점온도 및 발육완료에 필요한 적산온도를 추정하기 위하여 온도와 발육률(1/발육기간) 간의 직선회귀식을 구하였다.

$$r(T) = aT + b \quad (1)$$

위 식에서 $r(T)$ 는 온도 T 에서 발육률이고, T 는 실험온도, a 는 직선회귀식의 기울기이며, b 는 y절편이다. 이 식을 이용하여 발육영점온도(-y절편/기울기)와 적산온도(1/기울기)를 계산하였다. 또한 기준에 보고된 자료를 종합하여 발육영점온도와 유효

적산온도를 추정하였다. 이 때 온도와 발육률 간 선형관계에서 벗어난 자료는 Ikemoto and Takai (2000)의 방식에 따라 D vs. DT 그래프를 작성하여 제거하였다(D = 발육기간, T = 처리온도).

비선형 발육모형

가장테두리진딧물 약층의 온도와 발육률(1/약층기간) 사이의 관계를 경험적인 비선형발육모형인 Lactin-2(Lactin et al., 1995) 모형을 사용해 추정했다.

$$r(T) = e^{\rho T} - e^{[\rho T_{max} - (T_{max} - T)/\Delta]} + \lambda \quad (2)$$

여기서 $r(T)$ 는 온도 T 에서 약층의 발육률이며, ρ 는 효소가 촉매하는 생화학적 반응의 합성치, T_{max} 는 추정된 상한치사온도, Δ 는 온도상한 부근에서 급격한 발육붕괴가 일어나는 온도 범위, λ 는 저온영역에서 발육율과 y축이 교차하게 유도하는 매개변수를 나타낸다.

발육완료 분포모형

가장테두리진딧물의 발육단계발육완료 분포모형을 설명하기 위하여 2개의 매개변수를 갖는 Weibull 함수(Weibull, 1951; Wagner et al., 1984)를 사용하였고 함수식은 다음과 같다.

$$F(x) = 1 - \exp(-(x/\alpha)^\beta) \quad (3)$$

$F(x)$ 는 표준화된 시간 x 에서 같은 연령집단의 개체들 중 발육이 완료된 누적 개체들의 비율을 나타내며, α , β 는 추정해야 할 매개변수이다.

성충의 산자관련 모형

성충 노화율 모형(aging rate)

온도 (T)와 성충의 노화율(1/성충수명)을 설명하기 위하여 Eyring 모형(Eyring, 1935; modified by Curry and Feldman, 1987)을 사용하였다.

$$r(T) = aT \exp(-b/T) \quad (4)$$

위 함수식에서 a 와 b 는 추정해야 할 매개변수이며, 이 식을 이용하여 성충의 생리적 연령(P_x)을 추정하였다.

온도별 총산자수 모형

본 연구에서는 온도에 따라 성충이 수명기간 동안 낳을 수 있는 총 산자수의 분포를 나타내주는 모형으로 총산란수 모형으로 많이 이용되고 있는 다음 식을 이용하여 계산했다.

$$f(T) = \omega \cdot \exp\left[1 + \frac{\epsilon - T}{\kappa} - \exp\left(\frac{\epsilon - T}{\kappa}\right)\right] \quad (5)$$

위 식에서 온도 T 및 총 산자수 $f(T)$ 에서 ω = 경험적으로 추정된 상수, ϵ = 최대 산자수가 나타나는 온도가 되고, κ = 총산자수 곡선의 분포를 조정하는 매개변수를 의미한다.

연령별 누적산자율 모형

연령별 누적산란율은 수명기간 동안 총 산자능력 중에 어느 특정 연령시기까지 산자하는 산자 수의 누적된 비율을 의미하며 2개의 매개변수를 갖는 Weibull 함수(식 3)를 사용하였다 (단, x 는 px 를 나타냄). 성충의 수명을 평균수명으로 나누어 표준화하였고(즉, 생리적 연령의 한 형태로 취급), 이에 대응하는 연령별 누적산자율을 계산해 수식의 매개변수 값을 추정하였다. 각 온도에서 생리적 연령에 대응하는 누적산자율은 일별 산란수를 누적하여 각각 총 산자수로 나누어 구한 것으로 온도에 따른 산자곡선의 변이를 표준화해 온도와 독립적인 누적산란율 곡선을 얻을 수 있었다.

연령별 생존율 모형

연령별 누적생존율(Age-specific survival rate)은 성충이 된

집단이 시간이 경과함에 따라 특정 생리적 연령에 도달했을 때 생존한 개체수의 비율이다. 본 연구에서는 일반적으로 곤충의 생존율 모형으로 많이 활용되고 있는 시그모이드 함수를 이용하였다(Kim and Lee, 2003).

$$s(Px) = \frac{1}{1 + \exp[(\gamma - Px)/\delta]} \quad (6)$$

여기서 $s(Px)$ 는 생리적 연령 Px 에서 생존율이고, γ 은 50% 생존율에 대응하는 생리적 연령, δ 는 매개변수를 의미하며, 성충의 수명을 생리적 연령으로 전환시키고 이에 대응하는 연령별 생존율 값을 이용해 수식의 매개변수 값을 추정하였다.

모든 수식의 매개변수는 Table curve (Jandel Scientific, 2002) 프로그램을 이용하여 추정하였다.

결과

약충발육, 성충 수명 및 산자수

온도는 기장테두리진딧물 약충의 각 영기 발육에 통계적으로 유의하게 영향을 주었다(Table 1: 1 instar $df = 5, 154, F = 309.05, P < 0.0001$; 2 instar $df = 4, 128, F = 596.31, P < 0.0001$; 3 instar $df = 4, 118, F = 273.67, P < 0.0001$; 4 instar $df = 4, 96, F = 140.20, P < 0.0001$; Total nymph $df = 4, 96, F = 493.26, P < 0.0001$). 약충 발육기간은 10°C에서 42.9일로 길었고 30°C에서 4.7일로 온도가 증가함에 따라 감소하였다. 처리온도 35°C의 경우 1령 이후 모두 사망하여 2령부터는 확인할 수 없었으며, 1령 기간을 이용하여 25°C, 30°C와 비교하였을 때 통계적 유의성은 없었지만 30°C 보다 발육기간이 길었다.

Table 1. Developmental period (Mean \pm SE) for nymphal stages of *Rhopalosiphum padi* at constant temperatures in the laboratory

Temperature (°C)	Developmental stage									
	n ¹	1st instar	n	2nd instar	n	3th instar	n	4th instar	n	Total
10	21	10.24 \pm 0.48a ²	17	9.59 \pm 0.32a	14	10.79 \pm 0.55a	8	11.75 \pm 20.6a	8	42.94 \pm 2.06a
15	29	3.88 \pm 0.16b	28	3.79 \pm 0.13b	26	4.19 \pm 0.17b	24	5.40 \pm 0.64b	24	17.25 \pm 0.64b
20	28	2.13 \pm 0.06c	24	2.13 \pm 0.09c	21	2.50 \pm 0.11c	16	2.60 \pm 0.22c	16	9.03 \pm 0.22c
25	30	1.17 \pm 0.04d	30	1.48 \pm 0.05c	28	1.52 \pm 0.12d	24	1.79 \pm 0.16c	24	5.94 \pm 0.16d
30	30	1.03 \pm 0.02d	30	1.03 \pm 0.04d	30	1.17 \pm 0.05d	25	1.44 \pm 0.09c	25	4.68 \pm 0.09d
35	17	1.59 \pm 1.59cd		- ³		-		-		-

¹Number of aphids examined.

²Means followed by same letters in a column are not significantly different by Tukey's HSD test(GLM) at $P=0.05$: 1th instar ($df = 5, 154, F = 309.05, P < 0.0001$); 2nd instar ($df = 4, 128, F = 596.31, P < 0.0001$); 3rd instar ($df = 4, 118, F = 273.67, P < 0.0001$); 4th instar ($df = 4, 96, F = 140.20, P < 0.0001$); Total nymph ($df = 4, 96, F = 493.26, P < 0.0001$).

³No survived instars.

Table 2. Adult longevity in days and fecundity of *Rhopalosiphum padi* at constant temperatures (Mean \pm SE)

Temperature (°C)	n ¹	Aperious Adult			
		Pre-reproductive	Longevity	Fecundity(nymphs per female?)	Nymphs/Female/Day
10	7	6.50 \pm 0.91a ²	11.07 \pm 2.83b	3.86 \pm 1.58c	0.35 \pm 0.05c
15	23	1.46 \pm 0.13b	24.04 \pm 3.46a	24.26 \pm 2.22b	1.01 \pm 0.10c
20	13	0.62 \pm 0.08c	15.58 \pm 2.56ab	38.23 \pm 5.63a	2.45 \pm 0.28b
25	17	0.44 \pm 0.10c	9.32 \pm 1.07bc	31.71 \pm 3.85ab	3.40 \pm 0.39a
30	15	0.83 \pm 0.12bc	4.30 \pm 0.38c	11.33 \pm 1.40b	2.64 \pm 0.27ab

¹Number of aphids examined.

²Means followed by same letters in a column are not significantly different by Tukey's HSD test (GLM) at p=0.05: Pre-reproductive (df = 4, 74, F = 73.97, P < 0.0001), Longevity (df = 4, 74, F = 9.46, P < 0.0001), Fecundity (df = 4, 74, F = 13.00, P < 0.0001), Nymphs/Female/Day (df = 4, 74, F = 20.88, P < 0.0001).

Table 3. Estimated parameters of a linear regression model for nymphal and total immature stages of *Rhopalosiphum padi*

Stage	Regression		Lower developmental threshold (°C)	Thermal constant (DD)
	Equation (y = ax + b; y = development rate, x = Temperature)	df R ²		
Small nymph ¹	y = 0.02256x - 0.18952	4 0.99	8.4	44.3
Large nymph ²	y = 0.01749x - 0.14266	4 0.99	8.2	57.2
Total ³	y = 0.00984x - 0.08200	4 0.99	8.3	101.6
Nymph based on previous reports ⁴	y = 0.01061x - 0.07483	25 0.88	7.1	94.3

¹1st to 2nd instar (df = 1, 3; F = 328.43; P = 0.00037)

²3rd to 4th instar (df = 1, 3; F = 533.06; P = 0.00018)

³Total nymph (df = 1, 3; F = 548.48; P = 0.00017)

⁴Nymph based on previous reports (df = 1, 25; F = 154.67; P < 0.00001).

기장테두리진딧물 무시성충 수명(Table 2)은 온도에 따라 통계적으로 유의하게 영향을 받았는데(df = 4, 74, F = 9.46, P < 0.0001), 15°C 부터 감소하여 30°C 에서는 4.3일로 가장 짧았다. 처리온도 10°C 에서 비정상적으로 수명이 짧았는데, 산자전기 간은 다른 온도보다 유의하게 길었다(df = 4, 74, F = 73.97, P < 0.0001). 이상치를 보이는 10°C 의 수명은 성충 노화율 추정에서 제외하였다.

총산자수(Table 2)도 온도에 따라 통계적으로 유의하게 영향을 받았는데(df = 4, 74, F = 13.00, P < 0.0001), 실험온도 중 20°C 에서 38.2 마리로 최대 산자수를 나타냈다. 일일 평균 산자수는 25°C 에서 3.4 마리로 최대값을 보였다(df = 4, 74, F = 20.88, P < 0.0001).

약충 온도발육 모형

기장테두리진딧물의 발육영점온도와 발육완료에 필요한 적산온도(선형모형)를 추정한 결과 전기약충 8.4°C 와 44.3DD, 후기약충 8.2°C 와 57.2DD이었으며, 약충 전체기간은 8.3°C,

101.6DD로 나타났다. 결정계수(R²)는 모두 0.99로 직선회귀식에 의하여 잘 설명되었다(Table 3). 기존 보고자료의 약충발육기간을 종합하여 추정한 결과 발육영점온도는 7.1°C, 유효적산온도는 94.3DD이었다.

기장테두리진딧물의 전기약충, 후기약충, 약충 전체기간의 온도별 발육모형(Lactin 2 model)의 추정된 매개변수 값은 Table 4와 같았다. 고온 임계(치사)온도를 나타내는 매개변수(T_{max}) 값은 36~38°C 범위에 있었다. 약충의 발육률은 15°C 부터 30°C 까지 거의 선형적으로 증가하였으며, 그 이상에서는 고온 저해가 반영되어 비선형적으로 급격히 감소하였다(Fig. 1). 결정계수가 모두 0.99로 기장테두리진딧물 약충 발육률은 선택된 비선형 모형식으로 잘 설명되었으며 통계적으로 유의하였다(전기약충 df = 3, 2; F = 1,461.37; P = 0.00068; R² = 0.99, 후기약충 df = 3, 2; F = 498.95; P = 0.00200; R² = 0.99, 전체약충 df = 3, 2; F = 575.45; P = 0.00174; R² = 0.99). 기존보고 자료를 종합하여 제시한 발육모형은 본 연구결과와 경향성은 유사하였으나 다소 차이가 있었다(Fig. 1D).

약충발육기간의 분포모형의 매개변수 추정값과 형태는

Table 4. Estimated parameter values(\pm SEM) for nymphal development model of *Rhopalosiphum padi*

Stage	ρ	T_{max}	Δ	λ	R^2
Small nymphs ¹	0.1515 \pm 0.02200	37.1151 \pm 1.83484	6.5675 \pm 0.93288	-0.0416 \pm 0.03579	0.99
Large nymphs ²	0.1418 \pm 0.03522	37.2492 \pm 3.03780	7.0091 \pm 1.69791	-0.0497 \pm 0.05655	0.99
Total ³	0.1551 \pm 0.02906	36.4219 \pm 2.12118	6.4342 \pm 1.19414	-0.0175 \pm 0.02149	0.99
Nymph based on previous reports ⁴	0.1526 \pm 0.03273	33.7778 \pm 1.48353	6.5298 \pm 1.37861	-0.0109 \pm 0.03329	0.88

¹1st to 2nd instars (df = 3, 2; $F = 1,461.37$; $P = 0.00068$)

²3rd to 4th instars (df = 3, 2; $F = 498.95$; $P = 0.00200$)

³Total nymphs (df = 3, 2; $F = 575.45$; $P = 0.00174$)

⁴Nymph based on previous reports (df = 3, 27; $F = 67.64$; $P < 0.00001$).

Four-parameter model (Lactin-2) suggested by Lactin et al. (1995) was applied (Equation 2): T_{max} is a thermal maximum (i.e. the "lethal" temperature at which life processes can no longer be maintained for a prolonged period), Δ is the temperature range over which 'thermal breakdown' becomes the overriding influence, and ρ can be interpreted as a composite value for critical enzyme-catalysed biochemical reactions and λ allows the curve to intersect the abscissa at suboptimal temperatures.

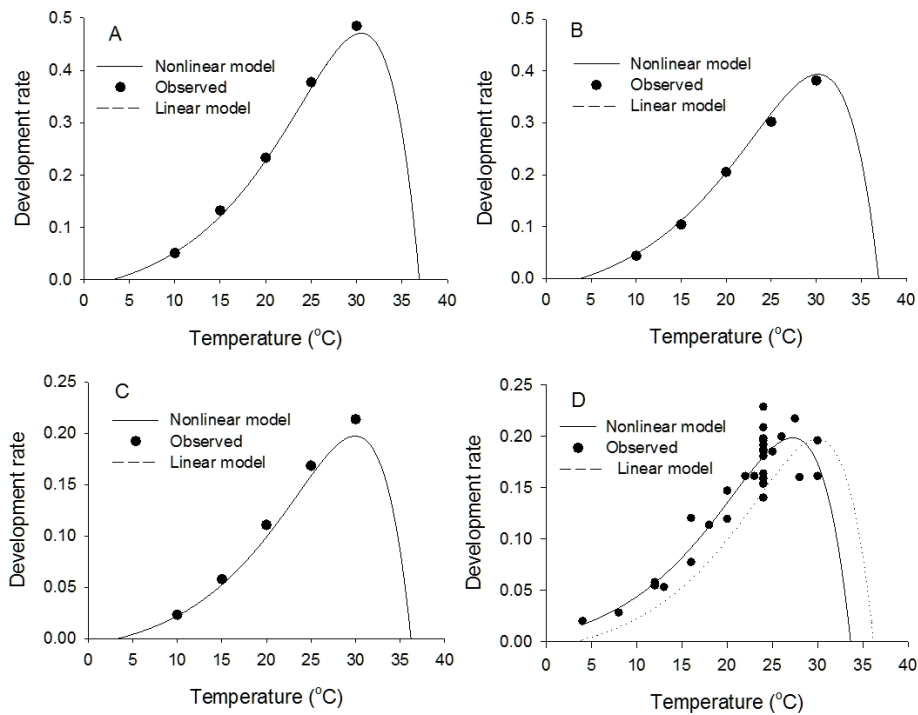


Fig. 1. Developmental rate (1/days) curve for each developmental stage of *Rhopalosiphum padi* at constant temperatures. A = small nymph (1+2 instar), B = large nymph (3+4 instar), C = nymph (all instar), and D = nymph (previous reports combined, see Table 4 for details). The dotted line on D is same with the estimated line on C, and was provided for the purpose of comparison with estimated lines using previously published data.

Table 5. Estimated parameter values(\pm SEM) for nymphal distribution model of development time of *Rhopalosiphum padi* (Linne)

Parameter	Small nymphs ¹	Large nymphs ²	Total ³
α	1.0429 \pm 0.01012	1.0622 \pm 0.01317	1.0165 \pm 0.00667
β	7.0723 \pm 0.66347	5.1969 \pm 0.49997	7.7416 \pm 0.64653
R^2	0.92	0.92	0.93

¹1st to 2nd instars (df = 1, 32; $F = 667.89$; $P < 0.01$)

²3rd to 4th instars (df = 1, 34; $F = 407.03$; $P < 0.01$)

³Total nymphs (df = 1, 36; $F = 503.26$; $P < 0.01$).

Two-parameter Weibull function (Weibull 1951; Wagner et al., 1984) was applied (Equation 3): α and β are parameters to be estimated.

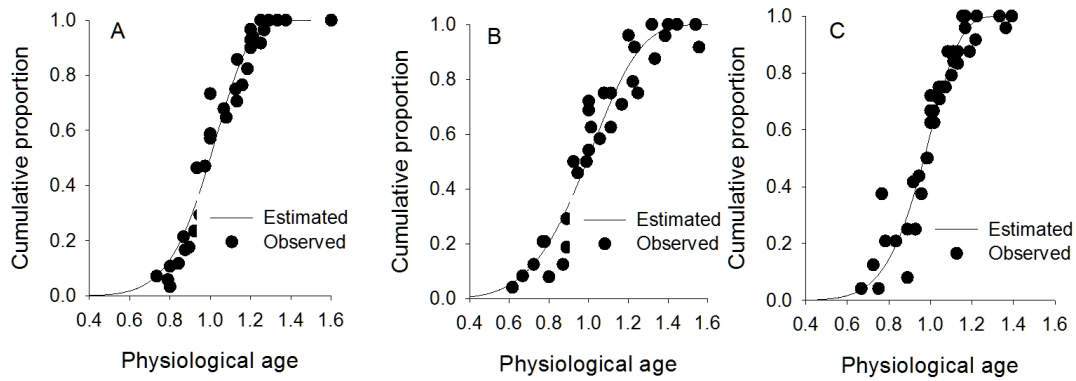


Fig. 2. Cumulative proportions for the development completion time of *Rhopalosiphum padi* nymphs as a function of the physiological ages. A = small nymph (1+2 instar), B = large nymph (3+4 instar), and C = nymph (all instar).

Table 6. Estimated parameter values for the adult aging rate, temperature-dependent total fecundity, age-specific oviposition rate, and age-specific survival rate of *Rhopalosiphum padi*

Models	Parameters	Estimated	SEM	R ²
Adult aging rate ¹ (1/longevity)	<i>a</i>	0.0463	0.03152	0.95
	<i>b</i>	54.8705	18.78855	
	ω	39.3439	3.33071	
Temperature-dependent total fecundity ²	ϵ	19.7455	0.55146	0.97
	κ	5.6453	0.66352	
Age-specific cumulative oviposition rate ³	<i>a</i>	1.3087	0.03563	0.85
	β	2.3911	0.21186	
Age-specific survival rate ⁴	γ	0.9496	0.01904	0.93
	δ	-0.2841	0.02139	

¹Adult aging rate (df = 1, 2, $F = 36.175$, $P = 0.02655$), E(Equation 4): *a* and *b* are parameters to be estimated

²Temperature-dependent total fecundity (df = 2, 2, $F = 29.2535$, $P = 0.03305$), (Equation 5): ω is the maximum reproductive capacity, ϵ is the temperature (°C) at which the maximum reproduction occurs and κ is the parameter that controls the width of the curve

³Age-specific cumulative oviposition rate (df = 1, 65, $F = 391.545$, $P < 0.0001$), (Equation 3), *a* and β are parameters to be estimated

⁴Age-specific survival rate (df = 1, 56, $F = 717.374$, $P < 0.0001$), (Equation 6): γ is physiological age at 50% survival and δ is parameter to be estimated.

Table 5과 Fig. 2와 같았다. 약충의 발육이 완료되는 누적빈도 분포가 Weibull 함수에 잘 적합되었다. 즉, 결정계수(R²)가 0.92~0.93로 변이의 90% 이상을 설명하였다.

성충 산자모형

무시성충노화율, 온도의존적 총 산자수, 연령별 누적산자율, 연령별 생존율 모형의 매개변수는 Table 6, 추정된 곡선은 Fig. 3에 제시되었다. 성충 노화율은 온도에 따라서 지수함적으로 증가하였는데 Eyring 모형에 잘 적합되었다(df = 1, 2, $F = 36.175$, $P = 0.02655$; R² = 0.95). 온도별 총산자수 모형에서 최대 산자수는 39.3 (ω)이었는데, 온도 19.7°C (ϵ)에서 나타났으며 통계적으로 유의하였다(df = 2, 2, $F = 29.2535$, $P = 0.03305$,

R² = 0.97). 연령별 누적산자율은 Weibull 모형에 적합되었으며 통계적으로 유의하였다(df = 1, 65, $F = 391.545$, $P < 0.0001$). 온도별 변이가 표준화된 생리적 연령을 적용함으로써 효과적으로 수렴되었다(R² = 0.85). 생리적 연령에 따른 생존율 곡선(연령별 생존율)은 사망율이 처음에는 낮다가 급격히 증가하여 후기 연령에서는 다시 감소하는 양상을 보였다. 실측 생존율 자료는 시그모이드 모형에 잘 적합되었으며 통계적으로 유의하였다(df = 1, 56, $F = 717.374$, $P < 0.0001$, R² = 0.93).

고찰

기장테두리진딧물은 저온성 진딧물로 알려져 있는데 본 연구의 실험 온도범위 중 하한인 10°C에서 약충이 성공적으로 발

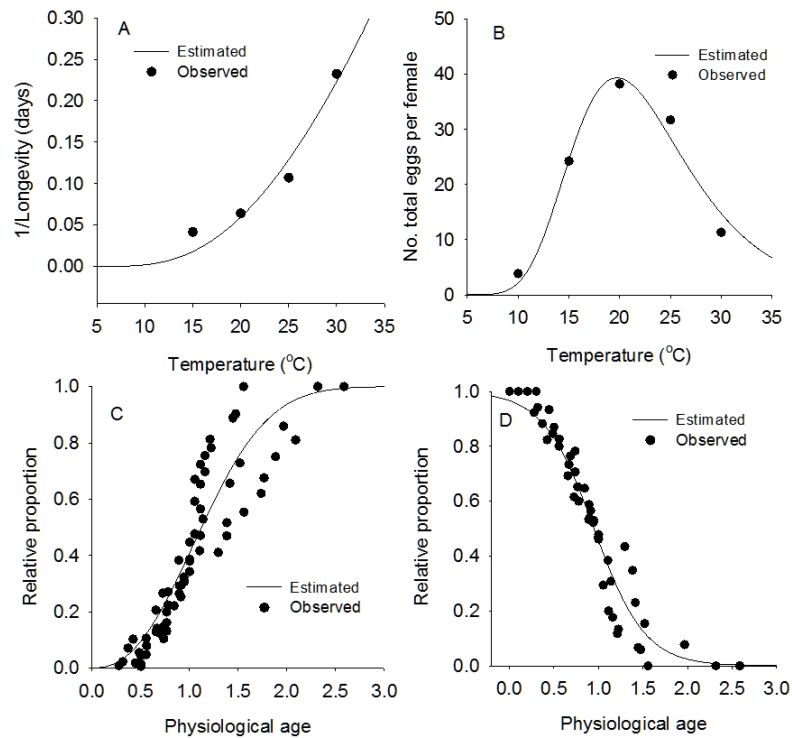


Fig. 3. Component models for oviposition model of *Rhopalosiphum padi*, A = adult aging rate, B = temperature-dependent total fecundity, C = age-specific cumulative oviposition rate, and D = age-specific survival rate.

Table 7. Temperature-dependent development data of *Rhopalosiphum padi* and source references in previous studies

Temperature(°C)	Developmental period of nymphs	Adult longevity	Adult fecundity	Host plant	Country	Reference
4	49.9	- ¹	-	Barley	Germany	Sengonca et al. (1994)
8	35.4	23.8	7.8	Barley	Germany	Sengonca et al. (1994)
12	17.3	13.6	13.0	Signal grass	Brazil	Auad et al. (2009)
12	18.3	24.1	18.6	Barley	Germany	Sengonca et al. (1994)
13	18.8	30.3	30.5	Barley	United States	Villanueva and Strong (1964)
16	12.9	15.6	21.2	Signal grass	Brazil	Auad et al. (2009)
16	8.3	18.3	46.9	Barley	Germany	Sengonca et al. (1994)
18	8.8	26.1	39.5	Corn	Spain	Asin and Pons (2001)
20	8.4	7.7	12.9	Signal grass	Brazil	Auad et al. (2009)
20	6.8	13.9	37.7	Barley	Germany	Sengonca et al. (1994)
22	6.2	15.4	35.2	Corn	Spain	Asin and Pons (2001)
23	6.2	15.9	42.0	Barley	United States	Villanueva and Strong (1964)
24	7.1	10.0	20.0	Signal grass	Brazil	Auad et al. (2009)
24	6.3	20.9	41.0	Barley	Chile	Descamps and Chopa (2011)
24	6.1	16.5	31.8	Barley	Chile	Descamps and Chopa (2011)

Table 7. Continued

Temperature(°C)	Developmental period of nymphs	Adult longevity	Adult fecundity	Host plant	Country	Reference
24	5.1	16.6	39.6	Wheat	Chile	Descamps and Chopa (2011)
24	6.3	21.3	30.0	Wheat rye	Chile	Descamps and Chopa (2011)
24	5.4	18.3	31.9	Oat	Chile	Descamps and Chopa (2011)
24	6.5	18.7	34.6	Rye	Chile	Descamps and Chopa (2011)
24	4.4	27.3	62.1	Wheat ('Niknezhad')	Iran	Taheri et al. (2010)
24	5.1	23.4	49.9	Wheat ('Ghods')	Iran	Taheri et al. (2010)
24	5.4	17.5	42.8	Wheat ('Chamran')	Iran	Taheri et al. (2010)
24	4.8	24.2	55.8	Wheat ('Shiraz')	Iran	Taheri et al. (2010)
24	5.2	19.9	47.6	Wheat ('Marvdasht')	Iran	Taheri et al. (2010)
24	5.5	16.1	40.7	Wheat ('Darab 2')	Iran	Taheri et al. (2010)
25	5.4	14.4	42.4	Corn	Spain	Asin and Pons (2001)
26	5.0	14.6	50.4	Barley	United States	Villanueva and Strong (1964)
27.5	4.6	12.7	45.0	Corn	Spain	Asin and Pons (2001)
28	6.2	7.3	7.8	Signal grass	Brazil	Auad et al. (2009)
30	5.1	3.7	10.9	Barley	United States	Villanueva and Strong (1964)
30	6.2	12.3	1.6	Corn	Spain	Asin and Pons (2001)
32	-	-	-	Signal grass	Brazil	Auad et al. (2009)

¹No survived

육하고 산자도 가능하였다. Villanueva and Strong (1964)은 발육하한과 상한을 각각 8.0°C와 27.0°C, Elliotta and Kieckhefer (1989)는 각각 5.78°C와 25.09°C로 보고한 바 있다. 본 연구에서 발육영점온도가 8.3°C로 추정되었는데 전자의 보고와 유사하였다. 하지만, Sengonca et al. (1994)는 저온인 4°C에서 약충의 발육(약충발육기간 49.9일)이 완료될 수 있음을 보여주고 있어(Table 7) 실제 생리적인 발육영점온도는 더 낮을 수도 있을 것으로 보이며, 연구자에 따라 기장테두리진딧물의 발육기간의 변이가 심한 것으로 볼 때 지역 개체군의 특성에 따라 차이가 발생할 수 있다는 것을 완전히 배제하기 어려워 보인다.

기장테두리진딧물의 발육상한온도는 25.09°C 또는 27.0°C로 제시되었는데, Table 7의 자료를 통하여 볼 때 이 보다는 훨씬 높을 것으로 판단된다. 본 연구에서 고온인 35°C에서 1령까지만 생존하였으며, Auad et al. (2009) 실험의 32°C 처리구에서 2령기에 모두 사망하고 30°C에서 산자수가 급격히 감소하

는 것으로 보아 기장테두리진딧물은 30°C 이상 고온에서는 적응력이 많이 떨어지는 것으로 추정된다. 본 연구에서 1령 기간은 35°C에서 30°C보다 길게 나타났는데, 고온에 따른 발육의 저해로 보이고, 따라서 고온영역에서 발육률이 감소되는 부분을 반영할 수 있는 발육 모형을 선택하였다. 선택한 모형(Logan-2)을 통하여 장기간 생존을 지속할 수 없는 온도로 정의(Lactin et al., 1995)되는 약충의 고온치사온도는 36.4°C (T_{max})로 추정되었다.

약충 발육기간 중 20°C 이하에서는 기존 다른 연구자의 결과보다 본 실험의 결과가 다소 길게 나타났으며, 그 이상 고온에서는 크게 다르지 않았다. 전체적으로 온도에 따른 약충발육기간의 경향성은 뚜렷하였고(Fig. 1A~D), 전체 약충기간의 발육율 곡선은 기존 보고자료와 비교하여 다소 우측(고온영역)으로 치우치는 경향을 보였다(Fig. 1D). 이 형태로만 판단하면 제주 개체군은 저온보다는 고온에 좀 더 적응력을 보이는 것으로

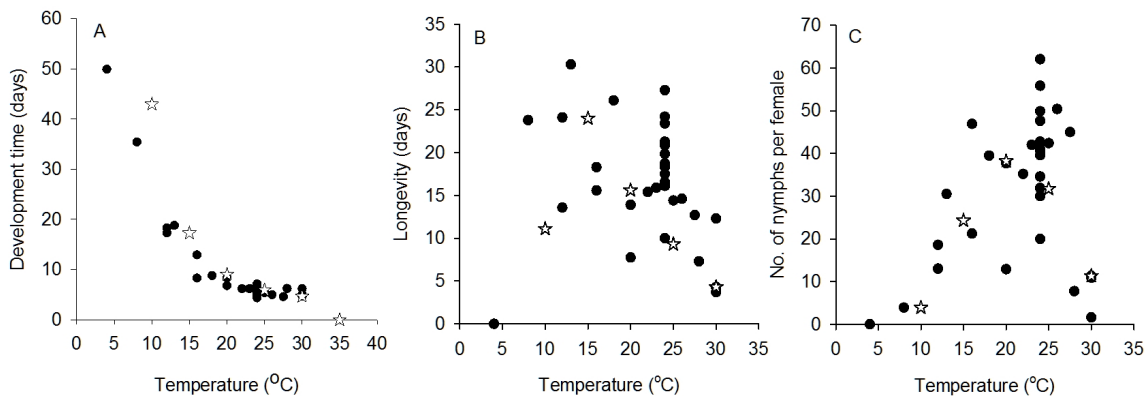


Fig. 4. A = Immature development time, B = apterous longevity, C = fecundity of *Rhopalosiphum padi* in the previous reports comparing with present study. The symbols of star and solid circle indicate the results based on present study and previous reports, respectively.

보인다.

무시성충의 수명은 본 연구결과를 비롯하여 기존연구의 지역(연구자)과 기주식물에 따라 매우 변이가 심하였다. 특히, 밀의 품종별 발육평가를 위하여 24°C에서 실시한 Taheri et al. (2010)의 결과는 다른 결과보다 훨씬 더 수명이 길었고 품종별(감수성과 저항성 품종) 차이도 컸다. 고온에서 발육평가를 실시한 Asin and Pons (2001)의 결과는 대체적으로 평균 경향치보다 위쪽에 분포하였고, 반면 저온에서 발육평가를 실시하고자 수행한 Sengonca et al. (1994)의 결과는 아래쪽에 위치하였다(Fig. 4B). 본 연구결과와 기장테두리진딧물 수명은 Sengonca et al. (1994)와 Asin and Pons (2001) 결과의 사이에 위치하였다. 다만, 10°C에서 비정상적으로 짧은 수명을 나타냈다.

곤충의 수명은 저온에서 증가하는 것이 일반적이므로(Kim and Lee, 2003; Kang et al., 2015; Choi and Kim, 2016) 본 결과를 논리적으로 이해하는 데는 무리가 있다. 다만, 기존보고에서도 기장테두리진딧물 무시성충 수명이 저온에서 상대적으로 감소하는 경향을 보여주고 있고(see Table 7; Sengonca et al., 1994; Auad et al., 2009), 모든 온도에서 동일한 사망기준을 적용했으므로(재료 및 방법 참조) 실험상 오류가 크게 작용한 것으로는 보이지 않는다. 진딧물류는 고온에 직면했을 때 이에 저항하기 위하여 섭취한 에너지를 과도하게 소모하기 때문에 발육과 생식과 같은 생명현상이 저해를 받을 수 있는 것으로 보고되었는데(Reviewed in Ma et al., 2015), 저온에 직면되었을 때 비슷한 기작이 일어나고 있는 것으로 보인다. 지금까지 보고된 자료에 의하면, 진딧물류는 저온에 직면했을 때 빠르게 저온 순화(cold acclimation) 반응(Powell and Bale, 2005)을 보이는 동시에 저온은 진딧물에 아치사효과(sub-lethal)를 유발하여 수명을 감소시킬 수 있는 것으로 알려져 있다(Reviewed in Bale et al. 2007). 또한 곤충은 온도가 하강함에 따라 비행(fly)

→ 보행(walk) → 저온혼수(chill coma) → 냉각수축(cold shock) → 결빙회피(freeze avoidance(supercool, 과냉각)) → 결빙방어(freeze tolerance) 등 단계적으로 반응하는데(Lee, 1991), 저온혼수 또는 냉각수축 상태에 있을 때 붓으로 접촉해도 움직이지 않아 사망한 것으로 판단하여 수명이 과소평가 되었을 수도 있다. 곤충의 발육은 기주식물, 실험환경과 방법, 지역개체군의 유전적 특성 등 다양한 요인에 따라 다른 반응이 나타날 수 있으므로 본 실험의 결과를 정확하게 해석하기는 어려워 보인다. 아직 저온에 대한 기장테두리진딧물의 반응이 정확히 구명되지 않았기 때문에 본 연구에서는 이상치를 보이는 10°C 자료를 성충 노화율 곡선 추정시 제외시켰다.

온도별 무시성충의 산자수 비교자료는 Table 7과 Fig. 4C와 같았다. 성충수명 결과에서 나타난 것처럼 Taheri et al. (2010)의 결과는 타 연구와 비교하여 경향성에서 벗어난 높은 산자수를 나타냈다. 반면, Auad et al. (2009)의 결과는 산자수가 훨씬 낮은 경향을 보였다. 본 연구의 결과는 기존연구결과들과 비교했을 때 전체적으로 중간 부분의 범위에 위치하였다(Fig. 4C).

기장테두리진딧물의 온도발육 특성에 대한 연구는 여러 나라에서 다양한 연구자가 수행하여 활용 가능한 자료가 존재하지만(Table 7), 본 연구는 10~35°C까지 동시에 넓은 온도범위에서 실시하였기 때문에 비교 자료로서 가치가 있다고 생각된다. 따라서 본 연구결과를 바탕으로 기존연구결과를 반영하여 개체군 모형 작성에 필요한 기본적인 온도발육모형의 제시는 이 분야에서 진전된 결과로 판단된다. 본 연구에서 기장테두리진딧물 무시성충에 대한 개체군 모형에 필요한 기본적인 단위모형들을 모두 제공하였다.

본 연구에서는 전체 약충 발육모형뿐만 아니라 전기약충(1~2령)과 후기약충(3~4령)을 구분하여 제시하였으며, 기존 발표된 자료를 종합한 전체 약충 발육모형을 제공하였다. 향후

사용자에 따라 적당한 모형을 선택하여 발육단계전이 모형 (Kim et al., 2001)에 사용할 수 있을 것이다. 성충의 수명과 산 자자료는 무시성충 산자모형 작성에 필요한 온도별 총산자수, 연령별 산자율, 연령별 생존율 모형을 개발하였으며, 성충의 생리적 연령 계산에 필요한 성충 노화율(aging rate; 1/수명) 모형도 제시하였다. 본 연구 자료가 기존연구 자료와 비교하여 전체적인 경향성(이상치를 제외한)으로 보았을 때 중앙의 범위에 있었기 때문에 각 추정된 단위모형들은 기장테두리진딧물의 생물적 특성을 대표할 수 있을 것으로 기대된다.

국내에서는 귀리에 대한(Song et al., 2000) 기장테두리진딧물의 피해 보고만이 있었으나, 보리, 옥수수 등 주요 식량작물을 가해하고, 바이러스를 매개할 수 있는 해충으로 본 연구에서 제시한 여러 발육모형과 추정된 매개변수 등을 통하여 기후 변화에 따른 발생동태 및 생태적 변화의 예측과 대응방안 마련 등 다양한 방법으로 이용 가능할 것으로 생각된다.

Acknowledgment

This study was carried out with the partial support of the Agenda Project (PJ00996202), RDA, Republic of Korea. We are grateful to Sustainable Agriculture Research Institute (SARI) in Jeju National University for providing the experimental facilities.

Literature Cited

- Asin, L., Pons, X., 2001. Effect of high temperature on the growth and reproduction of corn aphids (Homoptera: Aphididae) and implications for their population dynamics on the northeastern Iberian peninsula. *Environ. Entomol.* 30, 1127-1134.
- Auad, A.M., Alves, S.O., Carvalho, C.A., Silva, D.M., Resende, T.T., Veríssimo, B.A., 2009. The impact of temperature on biological aspects and life table of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) fed with signal grass. *Fla. Entomol.* 92, 568-576.
- Bale, J.S., Ponder, K.L., Pritchard, J., 2007. Coping with stress, pp. 287-309. In: H.F. Van Emden, R. Harrington (Eds.), *Aphids as crop pests*. CAB International, Wallingford, UK.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F., 1985. *Aphids on the world's crops: An identification guide*, John Wiley & Sons, England, pp. 341-342.
- Choi, K.S., Kim, D.-S., 2016. Effect of temperature on the fecundity and longevity of *Ascotis selenaria* (Lepidoptera: Geometridae): developing an oviposition model. *J. Econ. Entomol.* 2016. 1-6 doi: 10.1093/jee/tow029.
- Curry, G.L., Feldman, R.M., 1987. *Mathematical foundations of population dynamics*. The Texas A&M University Press.
- Descamps, L.R., Chopa, C.S., 2011. Population growth of *Rhopalosiphum padi* L. (Homoptera: Aphididae) on different cereal crops from the semiarid pampas of Argentina under laboratory conditions. *Chil. J. Agr. Res.* 71, 390-394.
- Eastop, V.F., 1983. The biology of the principle virus vectors, in: Plumb, R.T., Thresh, J.M. (Eds.), *Plant virus epidemiology*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp. 115-132.
- Emden van H.F., Harrington, R., 2007. *Aphids as Crop Pests*. CABI, USA.
- Eyring, H., 1935. The activated complex in chemical reactions. *J. Chem. Physics* 3, 107-115.
- Frazier, M.R., Huey, R.B., Berrigan, D., 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "Warmer is better". *Am. Nat.* 168, 512-520.
- Ikemoto, T., Takai, K., 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. *Environ. Entomol.* 29, 671-682.
- Jandel Scientific, 2002. *Tabel curve 2D. Automated curve fitting and equation discovery; version 4.0*. Dandel Scientific, San Rafael, CA.
- Kim, H.-J., 2008. *A Systematic study of the tribe Aphidini (Homoptera: Aphididae) in the Korean peninsula, with discussion of their phylogenetic relationships based on molecular markers and morphology*. Seoul National University, Doctor Thesis.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., Yi, M.S., 2001. Temperature-dependent development of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae), and its stage emergence models. *Environ. Entomol.* 30, 298-305.
- Kim D.-S., Lee J.-H., 2003. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Eco. Model.* 162, 145-153.
- Kim, D.-S., Choi, K.S., Jang, Y.S., Song, J.H., 2009. The effects of elevated temperatures on the population phenology and abundance of citrus pests in Jeju, Korea. *International Symposium on Climate Change and Insect Pest*, Ramada Plaza Jeju Hotel, Jeju, Republic of Korea. pp. 28-30.
- Korea Biodiversity Information System (KBIS), N.D. *Distribution map of Rhopalosiphum padi in Korea*. <http://www.nature.go.kr/kbi/insect/pilbk/selectInsectDistrList.do> (accessed on 5 March, 2016).
- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L., Craigen R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24, 68-75.
- Lee, K.H., Shin, W.H., Kim, J.H., Lee, J.W., 1996. Mass rearing technology of *Aphidus colemani viereck* (Hymenoptera: Aphididae) using *Rhopalosiphum padi* as a host aphid. *Proceeding of KSAE (Korean Society of Applied Entomology) in 1996 (Autumn)*, pp. 65 (in Korean with title translated into English by the authors).
- Lee, R.E. Jr., 1991. Principle of insect low temperature tolerance, In: Lee, R.E. Jr., Denlinger, D.L. (Eds.), *Insects at low temperature*.

-
- Chapman and Hall, New York and London, pp. 17-46.
- Ma, G., Hoffmann, A.A., Ma, C.-S. 2015. Daily temperature extremes play an important role in predicting thermal effects. *J. Exp. Bio.* 218, 2289-2296.
- Macfadyen, S., Kriticos, D.J., 2012. Modelling the geographical range of a species with variable life-history. *PLoS One* 7(7), e40313. doi:10.1371/journal.pone.0040313.
- MAFF., 1982. Reference Book 186. Cereal pests. HMSO, London. 124 pp.
- Powell, S.J., Bale, J.S., 2005. Low temperature acclimated population of the grain aphid *Sitobion avenae* retain ability to rapidly cold harden with enhanced fitness. *J. Exp. Bio.* 208, 2615-2620.
- SAS Institute, 1999 SAS OnlinDoc[®]. Versin 8, SAS Institute Inc., Cary, NC. USA.
- Sengonca, V.C., Hoffmann, A., Kleinhenz, B., 1994. Laboruntersuchungen zur entwicklung, lebensdauer und fruchtbarkeit der getreideblattlausarten *Sitobion avenae* (F.) und *Rhopalosiphum padi* (L.) (Horn., Aphididae) bei verschiedenen tieferen temperaturen. *J. Appl. Ent.* 117, 224-233.
- Song, J.H., Kang, S.H., Lee, K.S., Yiem, S.O., Han, W.T., 2000. Survey for the pest of major crops on Jeju Island. Final research report of Cheju Provincial Institute for Agricultural Research (in Korean with title translated into English by the authors).
- Taheri, S., Razmjou, J., Rastegari, N., 2010. Fecundity and development rate of the bird cherry-oat Aphid, *Rhopalosiphum padi* (L) (Hom.: Aphididae) on six wheat cultivars. *Plant Protect. Sci.* 46, 72-78.
- Villanueva, B., J.R., Strong, F.E., 1964. Laboratory Studies on the Biology of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57, 609-613.
- Wagner, T.L., WU, H.-I., Sharpe, P.J.H., Coulson, R.N., 1984. Modeling Distributions of Insect Development Time: A Literature Review and Application of the Weibull Function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77, 475-487.
- Weibull, W.A., 1951. Statistical distribution function of wide applicability. *J. Appl. Mech.* 18, 293-196.