

# 콩명나방(*Maruca vitrata*) (나비목: 포충나방과) 발육과 산란에 미치는 온도의 영향

안정준 · 김은영<sup>1</sup> · 서보윤<sup>2</sup> · 정진교<sup>1\*</sup> · 이시우<sup>3\*\*</sup>

국립원예특작과학원 온난화대응농업연구소, <sup>1</sup>국립식량과학원 재배환경과, <sup>2</sup>국립식량과학원 기초기반과, <sup>3</sup>국립한국농수산대학 산학협력단

## Effects of Temperature on the Development and Fecundity of *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae)

Jeong Joon Ahn, Eun Young Kim<sup>1</sup>, Bo Yoon Seo<sup>2</sup>, Jin Kyo Jung<sup>1\*</sup> and Si-Woo Lee<sup>3\*\*</sup>

Research Institute of Climate Change and Agriculture, National Institute of Horticultural & Herbal Science, Jeju 63240, Korea

<sup>1</sup>Crop Cultivation and Environment Research Division, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Suwon 16429, Korea

<sup>2</sup>Crop Foundation Division, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Korea

<sup>3</sup>R&DB Foundation, Korea National College of Agriculture and Fisheries, Jeonju 54874, Korea

**ABSTRACT:** *Maruca vitrata* is one of important pests in leguminous crops, especially red bean. We investigated the effects of temperature on development of each life stage, adult longevity and fecundity of *M. vitrata* for understanding the biological characteristics of the insect species at eight constant temperatures of 13, 16, 19, 22, 25, 28, 31, and 34°C. Eggs hatched successfully at all temperature subjected and larvae successfully developed to the adult stage from 16°C to 31°C. The developmental period of egg decreased up to 31°C and after then increased. The developmental period of larva and pupa, and adult longevity of *M. vitrata* decreased with increasing temperature. Lower and higher threshold temperature (*TL* and *TH*) were calculated by the Lobry-Rosso-Flandrois (LRF) and Sharpe-Schoolfield-Ikemoto (SSI) models. The lower developmental threshold (LDT) and thermal constant (K) from egg hatching to adult emergence of *M. vitrata* were estimated by linear regression as 12.8°C and 280.8DD, respectively. *TL* and *TH* from egg hatching to adult emergence using SSI model were 14.2°C and 31.9°C. Thermal windows, i.e., the range in temperature between the minimum and maximum rate of development, of *M. vitrata* was 17.7°C. In addition, we constructed the oviposition models of adult, using the investigated adult traits including survival, longevity, oviposition period and fecundity. Temperature-dependent development models and adult oviposition models will be helpful to understand the population dynamics of *M. vitrata* and to establish the strategy of integrated pest management in legume crops.

**Key words:** *Maruca vitrata*, Temperature, Development, Nonlinear function, Oviposition model

**조 록:** 콩명나방은 콩과작물 특히 팥을 가해하는 해충으로 알려져 있다. 본 연구는 콩명나방의 생물적 특성을 알아보기 위해 발육단계별 발육기간, 성충의 수명과 번식능력을 13, 16, 19, 22, 25, 28, 31, 34°C 항온조건에서 조사하였다. 알은 모든 항온조건에서 부화하였고 유충은 16~31°C 온도조건에서 성공적으로 성충까지 발육을 완료하였다. 알의 발육기간은 31°C까지 온도가 상승할수록 짧아지다가 이후 온도에서 길어지는 경향을 보였다. 유충, 번데기의 발육기간과 성충수명은 온도가 상승할수록 감소하였다. 콩명나방 발육단계별 발육 최저, 최고 한계는 LRF와 SSI모형을 이용하여 계산하였고 발육영점온도와 유효적산온일도는 선형회귀분석을 이용하였다. 1령 유충 부화부터 성충출현까지의 발육영점온도와 유효적산온일도는 12.8°C와 280.8DD였다. SSI모형을 이용하여 추정된 부화부터 성충출현까지 발육최저 및 최고온도는 14.2°C와 31.9°C였고 이들간의 차이 즉 발육적정온도범위는 17.7°C였다. 온도와 관련된 콩명나방 성충의 생존, 수명, 산란기간, 산란수 자료들을 이용하여 산란모형을 작성하였다. 본 연구에서 제시한 온도발육모형과 산란모형은 야외에서 콩명나방의 개체군동태를 이해하고 콩과작물의 종합적인 해충관리체계 확립에 기여할 것으로 보인다.

**검색어:** 콩명나방, 온도, 발육, 비선형함수, 산란모형

\*Corresponding author: jungjk@korea.kr

\*\*Corresponding author: swlee03@gmail.com

Received September 6 2022; Revised October 15 2022

Accepted October 18 2022

콩명나방(*Maruca vitrata*)(나비목: 포충나방과)은 주로 콩과(Fabaceae) 작물의 꽃과 꼬투리, 줄기에 피해를 주는 해충인데, 동부(*Vigna unguiculata* subsp. *unguiculata*)와 녹두(*V. radiata*), 팥(*V. angularis*) 등의 *Vigna*속 작물과 콩(*Glycine max*)이 주요 피해작물로 알려져 있다(Sharma, 1998; Jung et al., 2009; Margam et al., 2011; Grigolli et al., 2015; Srinivasan et al., 2021). 작물 피해는 아프리카와 동남아시아, 중남미아메리카를 포함하는 주로 열대와 아열대 지역에서 보고되었으나(Jackai and Daoust, 1986; Sharma, 1998; Grigolli et al., 2015), 온대지역인 우리나라에서도 팥의 생식생장기 중 같은 시기에 발생한 팥나방(*Matsumuraeses phaseoli*)(잎말이나방과)과 콩줄기명나방(*Ostrinia scapularis*)(포충나방과) 보다 우점하면서(조사식물체의 약 83%에 분포) 팥에 심한 피해를 준 사례가 보고되었다(Jung et al., 2009; 2012).

국내에서의 연중 발생 시기와 세대는 현재까지 뚜렷하게 밝혀져 있지 않다. 겨울철 온도가 영하 이하로 떨어지는 국내 수원 지방에서 콩명나방의 야외 월동이 불가능했던 결과를 근거로 하여 콩명나방은 적어도 국내 중부지역에서는 월동할 수 없을 것으로 추정되었다(Jung et al., 2016). 대신 남쪽 지역이나 해외로부터 비래하는 집단에 의해 매년 새로운 개체군이 형성된 것으로 보고있다. 콩명나방 성충의 이동성에 대해서는, 서아프리카에서 연중 성충 발생양상과 초위성체 유전자 분석으로 기주식물을 찾아 장거리 이동을 하는 것으로 보고되었으며(Bottenberg et al., 1997; Agunbiade et al., 2012), 일본 서남쪽 해상에서 6월 중 콩명나방 성충이 기후관측 선박에 설치된 유인등에 포획된 것으로 중국으로부터의 비행 발원지를 추정할 결과가 있으며(Kawazu et al., 2008), 중국 동쪽 Jiangpu 지역에서 공중에 설치된 트랩에 성충이 포획된 보고가 있어, 콩명나방 성충이 장거리 이동 능력이 있을 것으로 짐작되고 있다(Riley et al., 1995). 국내에서는 약 30년동안(1971-2000년) 채집된 성충 표본 기록(Bae, 2001) 분석을 통해 콩명나방은 연중 4월과 11월 사이에 발생한 것으로 확인되어(Jung et al., 2016), 첫 세대 발생 이후 다음 세대들이 진전할 것으로 짐작된다. 따라서 늦여름과 가을에 걸쳐 생식생장기를 겪는 팥 재배기간 중에는 적어도 그 해 1세대 이상을 거친 개체군이 팥 포장으로 이입되는 것으로 가정된다.

곤충은 변온동물로서 발육과 생존, 이동 등의 생명현상들이 온도에 크게 영향을 받는다(Hoffmann, 1985; Ratte, 1985). 온도를 매개변수로 하여 온도와 곤충 생명현상과의 관계를 설명할 수 있는 수리함수들이 개발되어 왔고, 이를 통해 곤충 개체군의 밀도 변동 과정을 이해하고 해충 방제에 응용하여 왔다(Campbell et al., 1974; Logan et al., 1976; Sharpe and DeMichele, 1977; Schoolfield et al., 1981; Lactin et al., 1995; Briere

et al., 1999; Kim and Lee, 2003; Ikemoto 2005; Kim et al., 2017; Ahn et al., 2019a, b; Jung et al., 2021). 콩명나방의 발육에 미치는 온도 영향의 결과는 대만(Huang and Peng, 2002), 나이지리아(Adati et al., 2004), 일본(Chi et al., 2006) 개체군에 대해서 일부 알려져 있다. 본 연구에서는 국내에서 채집한 콩명나방 개체군을 대상으로 인공사료를 이용하여 미성숙태 발육과 성충의 생식 특성에 대한 온도 영향을 조사하였고 이들 자료를 분석하여 발육 및 산란 시기 예측가능 모델 개발에 필요한 다양한 수리모형을 추정하였다. 조사 및 분석 결과는 향후 콩명나방의 개체군 밀도 변동 시기를 추정하는데 응용하여 콩명나방 피해에 대비하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 실험곤충

콩명나방은 2004년 경기도 수원시에 소재한 국립식량과학원 팥포장에서 팥 생식기관을 가해하는 유충 상태로 채집하여, Jung et al. (2016)의 보고와 동일한 방법으로 유충을 인공사료로 사육하면서 실험실 집단으로 유지하였다.

### 온도별 발육 및 생식 실험

실험실에서 유지한 콩명나방 집단에서 알, 유충, 성충을 각각 선택하여 13~34°C 온도범위에서 3°C 간격으로 8개 항온조건에서 발육실험을 진행하였다. 16°C 이하의 온도는 2연실 저온배양기(Dasol, Hwaseong, Korea)를, 19°C 이상의 온도는 4연실 배양기(Dasol, Hwaseong, Korea)를 이용하였다. 일일 광주기를 15:9(명:암) 시간으로, 습도를 60±5%로 설정하였다.

알 발육실험은 실내 집단의 성충 교미상자에서 낱개로 산란된 알이 부착된 키친타월을 산란 당일 수거하여 미리 온도를 설정해 놓은 배양기에 옮겨 실험을 실시하였다. 알이 30개 붙은 키친타월 조각을 플라스틱 페트리접시(50 mm in diameter, 10 mm in height)에 넣고 부화할 때까지 매일 관찰하면서 부화한 유충 수를 세고 제거하였다. 부화하지 않은 알은 온도별로 1주~2주 더 두어 부화 여부를 확인하였다. 각 온도별로 페트리접시 4개를 반복으로 처리하였다. 부화율은 페트리접시 수를 반복으로, 발육기간은 각 온도에서 부화한 모든 알 수를 반복으로 하여 평균값을 산출하였다.

유충과 번데기 기간 동안의 발육 특성은 실내 집단에서 부화 후 12시간이 경과하지 않은 유충을 채집하여 페트리접시(50 mm in diameter, 10 mm in height)에 한 마리씩 인공사료와 함께 넣어

사육하면서 조사하였다. 성충으로 우화할 때까지 매일 조사하면서 탈피와 사망 여부를 기록하였는데, 유충 영기와 번데기 시기는 허물을 벗은 날을 기준으로 구분하였다. 각 온도별로 100마리씩을 처리하였고, 발육태별로 발육기간과 생존율을 산출하였다.

성충 생식 특성은 실내 집단으로부터 성별이 구분된 번데기를 개체별로 놓고, 우화 당일 암수 1쌍을 플라스틱 상자[72(width) × 72(depth) × 100(height) mm](SPL Life Sciences, Pocheon, Korea)에 넣어 사육하면서 상자 안쪽 면에 산란하도록 하였다. 먹이로 증류수와 10% 설탕물을 유리바이알에 넣어 공급하였다. 암컷 성충이 사망할 때까지 매일 산란과 사망 여부를 관찰하면서 산란한 고미쌍은 새 상자에 옮겼다. 알이 부착된 상자는 25°C에 옮겨 부화한 유충 수를 조사하였다. 온도별로 30쌍을 처리하였다. 산란전 기간과 산란기간, 산란후 기간 및 성충 수명, 암컷당 총산란수를 산출하였다.

## 자료분석

콩명나방 각 발육단계별 발육기간, 생존율, 성충의 수명, 산란수는 SAS에 있는 일반선형모형(PROC GLM)을 이용하여 통계적 유의성을 분석하였다(SAS Institute, 2004). 실험에 이용된 온도별 각 발육단계의 발육기간, 성충의 수명, 산란수가 통계적 차이를 보이면 Tukey의 평균간 다중비교를 이용하여 처리온도간의 평균값을 비교하였다. 선형 및 비선형함수의 매개변수들은 TableCurve2D (Jandel Scientific, 1994) 혹은 R statistics (2015)를 이용하여 추정하였다.

## 발육모형 매개변수 추정

온도와 발육단계별 발육율(발육기간의 역수)과의 관계는 선형과 비선형함수를 이용하여 분석하였다. 선형함수는 Campbell et al. (1974)이 제시한 방법을 이용하여 각 발육단계별 선형함수( $y = aT + b$ ,  $y =$  발육율,  $T =$  실험온도)에서 얻어진 결과를 바탕으로 발육영점온도( $-\frac{b}{a}$ )와 유효적산온일도( $\frac{1}{a}$ )를 계산하였다. 비선형함수는 Ratkowsky and Reddy (2017)와 Shi et al. (2017)의 평가를 기초로 Lobry-Rosso-Flandrois (LRF)함수(식 1)과 Sharpe-Schoolfield-Ikemoto (SSI)함수(식 2)를 이용하였다.

$$r(T) = \mu_{opt} \frac{(T - T_{max})(T - T_{min})^2}{(T_{opt} - T_{min})[(T_{opt} - T_{min})(T - T_{opt}) - (T_{opt} - T_{max})(T_{opt} + T_{min} - 2T)]} \quad (1)$$

이 식에서  $r(T)$ 는 실험온도  $T$ (절대온도)에서 발육율,  $\mu_{opt}$

는  $T_{opt}$ 에서 발육율,  $T_{opt}$ 는 발육최적온도,  $T_{max}$ 는 발육이 진행되는 최고온도,  $T_{min}$ 는 발육이 진행되는 최저온도이다.

$$r(T) = \frac{\rho_0 \frac{T}{T_0} \exp\left[\frac{\Delta HA}{R} \left(\frac{1}{T_0} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta HA}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (2)$$

이 식에서  $r(T)$ 는 절대온도 °K에서 발육율,  $R$ 은 기체상수 (1.987 cal degree<sup>-1</sup> mole<sup>-1</sup>),  $\rho_0$ 는 효소 활성의 저해가 없다고 가정한 기준 온도,  $T_0$ 는 공동고유최적온도로서 활성화상태에서 속도조절효소의 활성이 최고조에 이른 온도,  $\Delta HA$ 는 발육에 관여하는 속도조절효소가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피,  $\Delta HL$ 은 속도조절효소의 활성이 저온영역에서 저해되는 것과 관련된 엔탈피의 변화( $HL$ ),  $TL$ 은 속도조절효소가 1/2 불활성화되어 1/2 활성화 되어 있는 저온 영역의 절대온도( $TL$ ),  $\Delta HH$ 는 속도조절효소의 활성이 고온영역에서 저해되는 것과 관련된 엔탈피의 변화( $HH$ ),  $TH$ 는 속도조절효소가 1/2 불활성화되어 1/2 활성화 되어 있는 고온 영역의 절대온도( $TH$ )이다(Sharpe and DeMichele, 1977; Schoolfield et al., 1981; Ikemoto, 2005). Shi et al. (2017)가 개발한 R 프로그램을 이용하여 SSI모형의 매개변수를 계산하였다.

발육단계별 다음 발육단계 출현 분포에 대한 누적비율과 정규화된 발육시간(발육단계별 발육기간/평균발육기간)의 관계(발육완료분포모형)는 3-매개변수 Weibull함수(식 3)를 이용하였다(Weibull, 1951; Wagner et al., 1984).

$$F(t) = 1 - \exp\left[-\left(\frac{t - \gamma}{\alpha}\right)^\beta\right] \quad (3)$$

$F(t)$ 는 정규화된 시간(각 개체의 발육기간/평균발육기간),  $\gamma$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$ 는 Weibull함수의 매개변수들이다. 정온조건에서 콩명나방 성충이 출현하는 빈도를 비선형함수와 발육완료분포모형을 이용하여 추정하였다(식 4).

$$F(x, T) = 1 - \exp\left[-\left(\frac{x r(T) - \gamma}{\alpha}\right)^\beta\right] \quad (4)$$

$F(x, T)$ 는 시간  $x$ 와 온도  $T$ 에서 콩명나방 성충이 출현하는 빈도로서  $r(T)$ 는 온도와 발육율간의 관계를 설명하는 비선형함수  $\gamma$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$ 는 발육완료분포모형에서 얻은 매개변수들이다.  $F(x, T)$ 의 결과는  $x_{t+1}$ 과  $x_t$  결과의 차이를 나타낸다.

## 산란모형 매개변수 추정

성충산란모형은 성충노화율함수, 연령별 생존율함수, 연령별 누적산란율함수, 온도별 총산란수함수로 구성되어 있다.

### 성충노화율함수

성충노화율(1/성충수명)과 온도와의 관계는 비선형함수(식 5)를 이용하였다.

$$r(T) = aT \exp\left(\frac{-b}{T}\right) \quad (5)$$

$r(T)$ 는 온도( $T$ )에서 성충의 노화율,  $a$ ,  $b$ 는 비선형함수의 매개변수이다.

### 연령별 생존율함수

콩명나방의 연령별 생존율은 2-매개변수 Weibull함수(식 6)를 이용하였다(Pinder III et al., 1978).

$$S(t) = \frac{1}{\exp\left[\left(\frac{t}{\alpha}\right)^\beta\right]} \quad (6)$$

$S(t)$ 는 동일 연령집단의 개체들에서 시간  $t$  (정규화한 시간 = 각 개체의 성충연령/평균연령)에 살아있는 개체수의 비율을 의미하며,  $\alpha$ ,  $\beta$ 는 함수식의 매개변수들이다.

### 연령별 누적산란율함수

성충의 연령변화에 따른 누적산란율은 2-매개변수 Weibull함수(식 7)를 이용하였다.

$$F(t) = 1 - \exp\left[-\left(\frac{t}{c}\right)^d\right] \quad (7)$$

$F(t)$ 는 정규화된 시간(각 성충암컷의 산란시기/평균성충수명),  $c$ ,  $d$ 는 Weibull함수의 매개변수들이다.

### 온도별 총산란수함수

온도에 따른 총산란수 함수는 gaussian 함수(식 8)를 이용하였다.

$$f(t) = f \exp\left[-0.5 \frac{(t-g)^2}{h^2}\right] \quad (8)$$

$f(t)$ 는 온도  $T$ 에서 암컷 성충의 총산란수,  $f$ ,  $g$ ,  $h$ 는 함수와 관련된 매개변수이다.

동일 연령집단의 암컷으로부터 생산될 수 있는 암컷당 일일 산란수(시간  $t_i$ 와  $t_{i+1}$ 의 차이)는 다음과 같이 추정하였다(식 9).

$$f(t) \cdot F(t_{i+1}-t_i) \cdot \left(\frac{S_{t+1}+S_t}{2}\right) \quad (9)$$

$f(t)$ ,  $F(t)$ ,  $s(t)$ 는 위 식에서 정의하였다.

## 결과

### 발육단계별 온도발육

콩명나방은 알 발육단계에서 온도조건 13~34°C에서 부화율은 23.3~100.0%였고 발육기간은 2.3~15.3일로 온도처리에 따라 유의한 차이를 나타내었다 (Table 1). 유충에서 성충으로 발육은 13°C, 34°C를 제외한 항온조건(16~31°C)에서 성충으로 발육이 가능하였다(Table 2). 유충부터 성충이 출현하는데 필요한 발육기간은 16.9일(31°C)~78.4일(16°C)로 실험 온도가 올라갈수록 짧아졌다 (Table 2). 유충과 번데기시기의 생존율은 41%~94%, 18%~92%로 고온조건 (31°C)에서 가장 낮은 생존율을 보였다. 콩명나방의 발육단계별 발육율과 온도와의 관계는 선형과 비선형함수를 이용하여 나타내었다(Fig. 1). 알, 유충, 번데기, 부화부터 성충출현까지 추정된 발육영점온도는

**Table 1.** Developmental periods (mean  $\pm$  SEM) and hatchability of *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae) eggs at constant different temperatures

Temperature (°C)	Development time (days)		Hatchability (%)
	Mean $\pm$ SEM		
13	15.3 $\pm$ 0.13 a		23.3 $\pm$ 6.8 b
16	9.0 $\pm$ 0.02 b		97.6 $\pm$ 1.6 a
19	5.1 $\pm$ 0.02 c		97.5 $\pm$ 2.5 a
22	4.0 $\pm$ 0.00 d		99.2 $\pm$ 0.8 a
25	3.0 $\pm$ 0.01 e		100.0 $\pm$ 0.0 a
28	3.0 $\pm$ 0.01 ef		100.0 $\pm$ 0.0 a
31	2.3 $\pm$ 0.04 g		91.7 $\pm$ 2.9 a
34	2.9 $\pm$ 0.03 f		94.6 $\pm$ 2.4 a

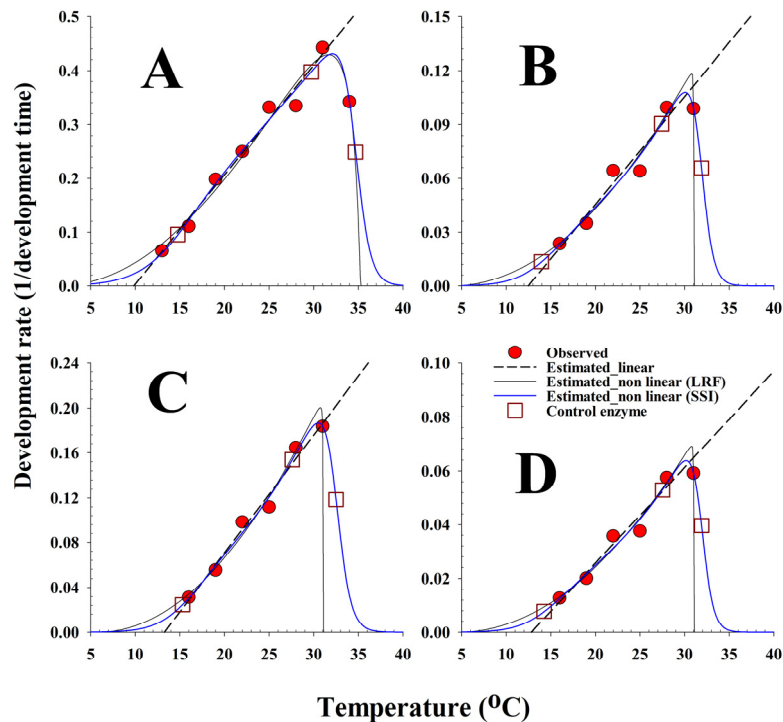
Means followed by the same letter within a row are not significantly different (Tukey studentized range test at  $\alpha = 0.05$ ).  $F_{7, 851} = 14098.2$ ,  $P < 0.0001$ , hatchability  $F_{7, 24} = 79.1$ ,  $P < 0.0001$ .

**Table 2.** Developmental periods (days) (mean  $\pm$  SEM) and survival rates (S) (%) for each life stage of *Maruca vitrata* at constant different temperatures

Tem- perature (°C)	Life stage														Larva to adult emergence
	1st larva	S	2nd larva	S	3rd larva	S	4th larva	S	5th larva	S	Total larva	S	Pupa	S	
13	- <sup>1</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	7.7 $\pm$ 0.14 a <sup>2</sup>	88.8	6.4 $\pm$ 0.14 a	80.6	7.2 $\pm$ 0.13 a	75.5	7.4 $\pm$ 0.23 a	72.4	13.8 $\pm$ 0.20 a	70.4	42.3 $\pm$ 0.35 a	70.4	31.9 $\pm$ 0.17 a	48.0	78.4 $\pm$ 0.37 a
19	5.0 $\pm$ 0.08 b	89.5	3.6 $\pm$ 0.06 b	88.4	4.4 $\pm$ 0.14 b	85.3	6.0 $\pm$ 0.25 b	64.2	9.9 $\pm$ 0.33 b	51.6	28.7 $\pm$ 0.46 b	51.6	18.1 $\pm$ 0.15 b	37.9	49.8 $\pm$ 0.29 b
22	3.4 $\pm$ 0.05 c	98.0	2.3 $\pm$ 0.05 c	98.0	2.7 $\pm$ 0.07 c	94.9	3.0 $\pm$ 0.07 c	94.9	4.2 $\pm$ 0.06 c	77.8	15.6 $\pm$ 0.08 c	77.8	10.2 $\pm$ 0.11 c	64.6	28.0 $\pm$ 0.20 c
25	2.9 $\pm$ 0.03 d	98.0	2.4 $\pm$ 0.05 c	94.0	2.8 $\pm$ 0.07 c	94.0	2.9 $\pm$ 0.07 c	94.0	4.7 $\pm$ 0.08 c	90.0	15.6 $\pm$ 0.12 c	90.0	8.9 $\pm$ 0.08 d	85.0	26.6 $\pm$ 0.18 d
28	2.0 $\pm$ 0.00 e	99.0	1.5 $\pm$ 0.05 d	98.0	1.5 $\pm$ 0.05de	98.0	2.1 $\pm$ 0.03 d	98.0	2.9 $\pm$ 0.03 d	94.0	10.1 $\pm$ 0.03 d	94.0	6.1 $\pm$ 0.04 e	92.0	17.4 $\pm$ 0.07 e
31	1.7 $\pm$ 0.05 f	97.0	1.5 $\pm$ 0.06 d	95.0	1.4 $\pm$ 0.05 e	92.0	2.2 $\pm$ 0.05 d	89.0	3.4 $\pm$ 0.11 d	41.0	10.1 $\pm$ 0.10 d	41.0	5.4 $\pm$ 0.08 f	18.0	16.9 $\pm$ 0.11 e
34	2.1 $\pm$ 0.03 e	100	1.3 $\pm$ 0.05 e	94.7	1.8 $\pm$ 0.09 d	72.6	2.0 $\pm$ 0.08 d	29.5	-	-	-	-	-	-	-

<sup>1</sup>1st larva could not develop to next larva stage at temperature tested.

<sup>2</sup>Means followed by the same letter within a row are not significantly different (Tukey studentized range test at  $\alpha = 0.05$ ). 1st larva  $F_{6, 651} = 1062.07$ ,  $P < 0.0001$ , 2nd larva  $F_{6, 630} = 617.62$ ,  $P < 0.0001$ , 3rd larva  $F_{6, 595} = 475.91$ ,  $P < 0.0001$ , 4th larva  $F_{6, 528} = 216.26$ ,  $P < 0.0001$ , 5th larva  $F_{5, 414} = 662.78$ ,  $P < 0.0001$ , Total larva  $F_{5, 413} = 2499.06$ ,  $P < 0.0001$ , Pupa  $F_{5, 336} = 5127.70$ ,  $P < 0.0001$ , and larva to adult emergence  $F_{5, 336} = 6932.33$ ,  $P < 0.0001$ .



**Fig. 1.** Linear and two nonlinear functions fitted to the data of developmental rates ( $\text{day}^{-1}$ ) for each life stage of *Maruca vitrata*. The closed three squares from left to right represent the development rates at  $T_L$ ,  $T_\phi$  and  $T_H$  in the equation 2.  $T_L$  and  $T_H$  which are temperatures at which the control enzyme has equal probability to be active or inactive by low or high temperature inactivation, and  $T_\phi$  is the intrinsic optimum temperature. A: egg stage, B: total larva, C: pupa and D: larva to adult emergence.

9.8°C, 12.5°C, 13.3°C, 12.8°C였다(Table 3). 알, 유충, 번데기, 유충부터 성충출현까지 유효적산온일도는 49.14, 166.09, 95.16, 280.834DD였다.

SSI함수를 이용하여 분석한 콩명나방 알 발육기간과 부화부터 성충출현까지 TL은 14.8°C, 14.3°C,  $T_{\phi}$ 는 29.7°C, 27.5°C, TH는 34.7°C, 31.9°C였다. 1령부터 5령유충까지 최적공통온

도는 25.5°C, 26.2°C, 25.9°C, 35.7°C, 27.1°C였다. 콩명나방의 알 발육단계 및 유충에서 성충출현까지 발육적정온도 즉 TL과 TH의 차이는 19.9°C, 17.7°C로 알의 발육적정온도범위가 넓었다(Table 4).

3-매개변수 Weibull함수는 콩명나방 발육단계별 발육완료 분포와 정규화된 시간과의 관계를 잘 설명해주었다(Fig. 2)(알:

**Table 3.** Linear regression analysis for *Maruca vitrata* immature stages

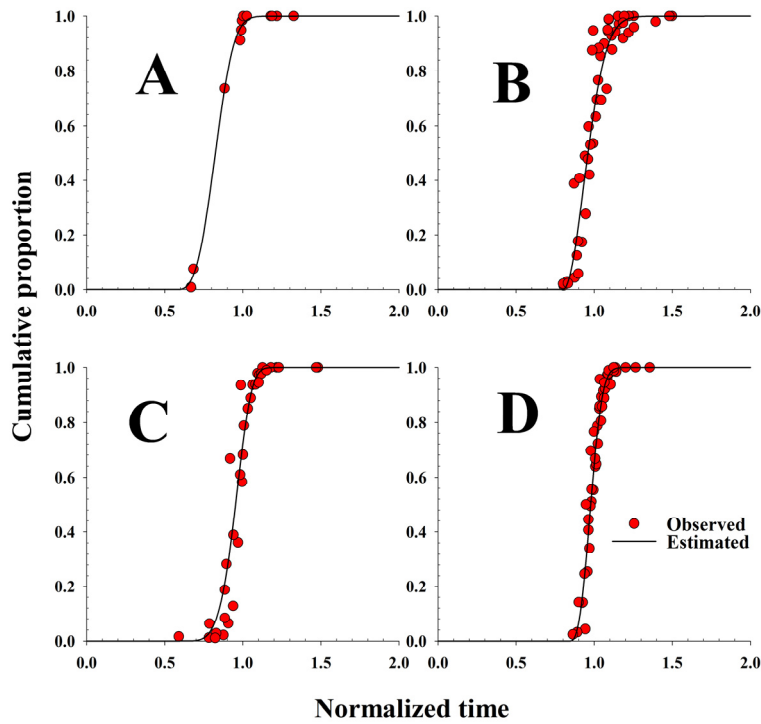
Life stage	Linear regression	P	LDT (°C)	K (DD)
Egg	0.0204 T - 0.2003	< 0.0001	9.84	49.14
1st larva	0.0318 T - 0.4022	0.0002	12.65	31.46
2nd larva	0.0393 T - 0.4703	< 0.0001	11.95	25.42
3rd larva	0.0387 T - 0.5014	0.0019	12.94	25.82
4th larva	0.0285 T - 0.3366	0.0056	11.81	35.10
5th larva	0.0216 T - 0.2814	0.0156	13.04	46.33
Total larva	0.0060 T - 0.0752	0.0077	12.49	166.09
Pupa	0.0105 T - 0.1395	0.0001	13.27	95.16
Total immature	0.0035 T - 0.0458	0.0048	12.83	280.83

LDT and K mean lower developmental threshold and thermal constant. Egg  $F_{1,5} = 231.43$ ,  $r^2 = 0.98$ , 1st larva  $F_{1,4} = 170.96$ ,  $r^2 = 0.98$ , 2nd larva  $F_{1,3} = 34.85$ ,  $r^2 = 0.92$ , 3rd larva  $F_{1,4} = 51.63$ ,  $r^2 = 0.93$ , 4th larva  $F_{1,3} = 51.13$ ,  $r^2 = 0.95$ , 5th larva  $F_{1,3} = 24.77$ ,  $r^2 = 0.89$ , total larva  $F_{1,3} = 41.15$ ,  $r^2 = 0.93$ , pupa  $F_{1,4} = 226.40$ ,  $r^2 = 0.98$ , and total immature  $F_{1,3} = 56.55$ ,  $r^2 = 0.95$ . Total immature means from 1st larva to adult emergence.

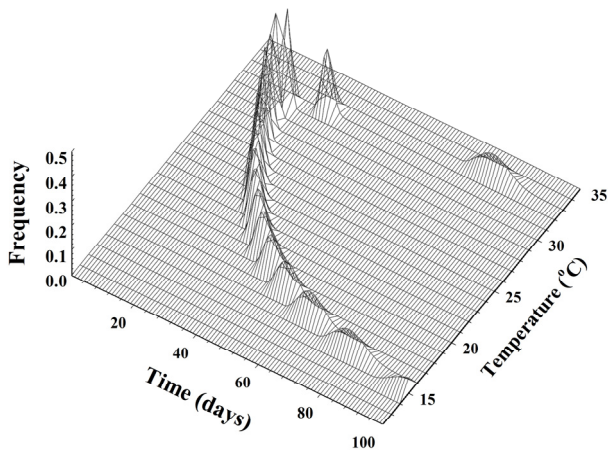
**Table 4.** Parameter estimates of two nonlinear developmental rate models in the temperature-dependent development of *Maruca vitrata* immature stages

Function	Parameters	Life stage								Larva to adult emergence
		Egg	1st larva	2nd larva	3rd larva	4th larva	5th larva	Total larva	Pupa	
LRF	$\mu_{opt}$	0.4291	0.7125	1.2190	0.7312	0.4998	0.4076	0.1182	0.2005	0.0691
	$T_{max}$	308.3831	307.1656	393.40	307.9035	323.7745	304.1639	304.1648	304.2058	304.1670
	$T_{min}$	274.5568	276.3608	285.40	278.5429	282.1130	278.0228	277.0922	278.9961	277.8115
	$T_{opt}$	304.7890	306.7953	339.40	305.3325	307.5438	303.8853	303.9503	303.8952	303.9558
	$r^2$	0.97	0.99	0.95	0.94	0.95	0.91	0.96	0.99	0.97
SSI	$\rho_{\phi}$	0.4016	0.3801	0.5385	0.4829	0.5872	0.3039	0.0910	0.1546	0.0534
	$T_{\phi}$	302.8553	298.6226	299.3046	299.0644	308.8993	300.2437	300.5756	300.7382	300.6861
	$\Delta HA$	8113.128	15833.58	10334.18	16114.77	-1136.04	13798.59	14970.24	15455.15	15555.8
	$\Delta HL$	-55844.61	-116768	-86165.76	-84746.72	-36979.98	-67354.91	-72337.78	-76247	-75615.54
	$\Delta HH$	233071.8	173791.1	57626.83	141517.3	21060.94	226010.8	288751	246097.6	301137.7
	TL	287.9083	286.913	288.7703	286.9834	295.5774	288.575	287.1113	288.4426	287.4066
	TH	307.8198	302.5232	315.1883	307.4777	329.574	304.892	305.0325	305.6445	305.0618
	$\chi^2$	0.0035	0.0014	0.0097	0.0124	0.0091	0.0149	0.0034	0.0017	0.0018
	$r^2$	0.99	0.99	0.96	0.95	0.96	0.92	0.96	0.99	0.98

LRF function Egg  $F_{3,4} = 43.53$ ,  $P < 0.0016$ , 1st larva  $F_{3,3} = 122.66$ ,  $P < 0.0012$ , 2nd larva  $F_{3,3} = 20.16$ ,  $P < 0.0172$ , 3rd larva  $F_{3,3} = 16.35$ ,  $P < 0.0231$ , 4th larva  $F_{3,3} = 20.93$ ,  $P < 0.0163$ , 5th larva  $F_{3,2} = 6.47$ ,  $P < 0.1368$ , Total larva  $F_{3,2} = 14.70$ ,  $P < 0.0643$ , Pupa  $F_{3,2} = 46.27$ ,  $P < 0.0212$ , and larva to adult emergence  $F_{3,2} = 22.60$ ,  $P < 0.0427$ .



**Fig. 2.** Cumulative proportions of development completion for egg (A), larva (B), pupa (C) and egg hatching to adult emergence (D) of *Maruca vitrata* as a function of normalized time (developmental time/mean developmental time). The observed data was fitted by using the two-parameter Weibull function (solid line). Solid dots are observed data.



**Fig. 3.** Simulated temperature-dependent adult emergence of *Maruca vitrata* using SSI model.

$F_{2, 11} = 1753.59, P < 0.0001, r^2 = 0.99$ , 전체유충기간:  $F_{2, 42} = 437.62, P < 0.0001, r^2 = 0.95$ , 번데기:  $F_{2, 29} = 281.70, P < 0.0001, r^2 = 0.95$ , 부화부터 성충출현:  $F_{2, 43} = 685.69, P < 0.0001, r^2 = 0.97$ . 12~36°C의 항온조건에서 콩명나방 알 부화부터 성충출현기간의 온도발육함수와 발육완료분포함수의 매개변수들을 이용하여 콩명나방 성충출현빈도를 추정할 결과

30°C (16일)에서 성충 출현빈도가 가장 높았다(Fig. 3).

### 온도별 성충의 수명, 산란수 및 산란모형

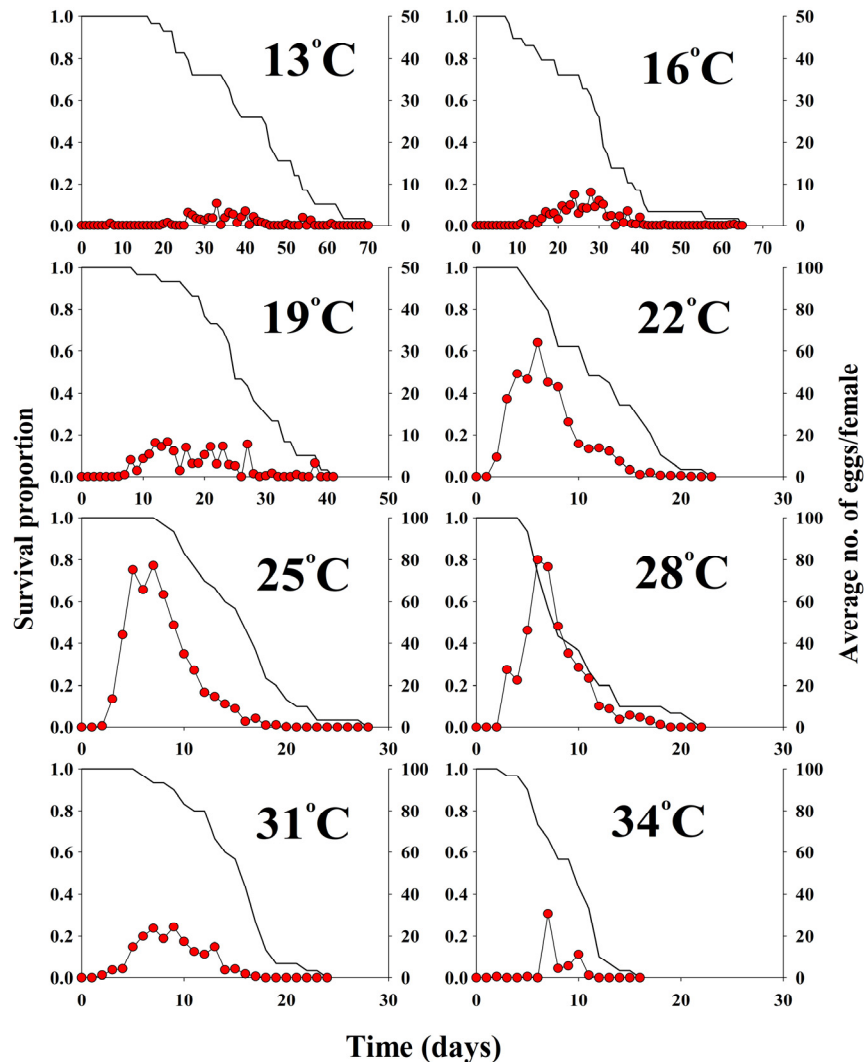
콩명나방 성충은 13~34°C 범위에서 생존과 산란이 가능하였다(Table 5). 암, 수컷의 평균수명은 저온에서 온도가 올라갈수록 줄어드는 경향이었고 산란수는 25°C (511개)에서 가장 많았다. 콩명나방 성충의 산란전기간, 산란기간, 산란후기간, 수명, 산란수는 온도의 영향을 많이 받았다. Fig. 4는 온도별 콩명나방 성충의 일별 생존율 및 산란수의 변화를 보여주고 있다. 생존율은 13°C에서 34일 이후, 16°C에서 26일 이후, 19°C에서 18일 이후, 22°C에서 7일 이후, 25°C에서 9일 이후, 28°C에서 6일 이후, 31°C에서 12일 이후, 34°C에서 6일 이후에 급속히 감소하였다.

콩명나방 산란모형과 관련된 여러 함수들의 매개변수는 Table 6에 제시하였다. 산란이 가능한 추정온도범위는 11~37°C이며 최대산란수를 생산하는 추정온도는 24.5°C이다(Fig. 5). 암컷 성충의 연령과 항온 조건을 고려하여 추정한 일별 산란수는 Fig. 6에 나타내었다.

**Table 5.** Preoviposition, oviposition, postoviposition, longevity (female and male) and total fecundity (eggs/female) (mean±SE) of *Maruca vitrata* at constant different temperatures

Temperature (°C)	Pre-oviposition	Oviposition	Post-oviposition	Longevity		Fecundity
				Female	Male	
13	23.8±3.38 a	16.1±3.49 a	4.5±3.59 a	40.7±2.77 a	43.7±3.64 a	47.8±14.17 c (12)
16	17.4±1.25 b	13.4±2.43 ab	3.5±1.78 b	28.6±2.53 b	29.6±3.35 b	86.2±23.85 c (19)
19	11.7±2.03 c	10.0±1.86 bc	3.5±0.82 b	25.5±1.47 b	26.4±1.58 b	100.8±18.33 c (17)
22	1.8±0.15 d	8.2±0.87 c	1.3±0.21 b	11.3±0.99 cd	11.7±0.95 c	390.0±50.46 ab (30)
25	3.3±0.26 d	9.6±0.66 b	2.2±0.61 b	14.8±0.89 c	13.1±1.46 c	511.1±52.10 a (30)
28	2.4±0.16 d	7.7±1.01 c	2.3±1.11 b	9.1±0.90 d	7.7±0.75 c	424.9±77.95 a (15)
31	5.1±0.58 d	6.9±0.72 c	2.8±0.55 b	14.1±0.77 c	8.1±0.70 c	176.8±33.78 bc (30)
34	5.3±1.09 d	2.0±0.63 d	2.2±1.28 b	8.4±0.60 d	7.6±0.57 c	54.0±25.60 c (6)

Means followed by the same letter within a row are not significantly different (Tukey studentized range test at  $\alpha = 0.05$ ). The number of parentheses means that females could oviposit during experimental periods. Pre-oviposition:  $F_{7,143} = 45.31, P < 0.0001$ , Oviposition:  $F_{7,143} = 4.58, P < 0.0001$ , Post-oviposition:  $F_{7,143} = 2.17, P < 0.0403$ , Female longevity:  $F_{7,229} = 58.02, P < 0.0001$ , Male longevity:  $F_{7,228} = 50.45, P < 0.0001$ , Fecundity:  $F_{7,143} = 14.90, P < 0.0001$ .



**Fig. 4.** The daily fecundity (mean eggs/female/day) of *Maruca vitrata* and survival proportion at different constant temperatures.



## 고찰

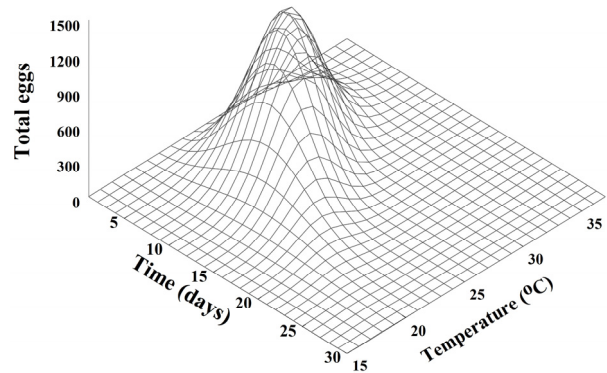
콩명나방은 주로 열대지방에 서식하며 개체군 변동 및 작물 피해에 대한 연구들이 이들 지역을 중심으로 많이 이루어져 왔다

**Table 6.** Parameter estimates for temperature-dependent adult traits models of *Maruca vitrata*

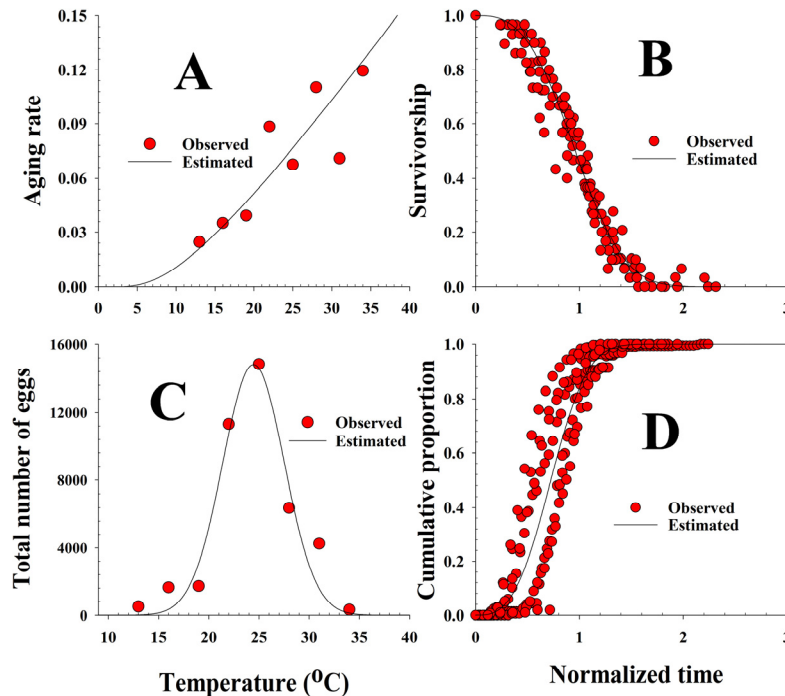
Models	Parameters	Estimated values	$r^2$
Adult aging rate model	$a$	0.0061±0.0015	0.94
	$b$	17.2515±6.5995	
Age-specific survival rate model	$a$	1.0869±0.0073	0.97
	$\beta$	2.9629±0.0914	
Age-specific cumulative oviposition rate model	$c$	0.8186±0.0111	0.91
	$d$	3.0159±0.1672	
Temperature dependent fecundity model	$f$	14799.3529±1463.23	0.94
	$g$	24.4584±0.3525	
	$h$	3.0849±0.3517	

Adult aging rate model:  $F_{1,4} = 60.91$ ,  $P < 0.0015$ , Age-specific survival rate model:  $F_{1,127} = 4546.79$ ,  $P < 0.0001$ , Age-specific cumulative oviposition rate model:  $F_{2,259} = 2749.55$ ,  $P < 0.0001$ , Temperature dependent fecundity model:  $F_{2,5} = 36.42$ ,  $P < 0.0011$ .

(Agunbiade et al., 2014, Sreekanth et al., 2015, Taggar et al., 2019, Shejulpatil et al., 2020). 본 연구는 수원지역에서 채집하여 인공사료를 이용하여 누대사육하고 있던 콩명나방을 이용하여 발육단계별 발육기간, 생존율, 성충수명과 산란을 13~34°C 범위 8개 항온조건에서 조사하였다. 콩명나방 알 발육단계는 13~34°C 범위에서 부화할 수 있었고 유충은 16~31°C 범위에서 성충으로 발육할 수 있었다(Table 1 and 2). Jung et al. (2007)은 13°C에서 알이 부화하지 못하였다고 기술하였는데 본 연구에서는 23.3% 부화하여 실험에 이용된 개체에 차이가 있는 것으로 사료



**Fig. 6.** Simulated oviposition density curves of *Maruca vitrata* related to temperature (°C) and cohort age.



**Fig. 5.** Important components of oviposition model on *Maruca vitrata*. A: adult aging rate curve (1/mean longevity), B: temperature-dependent total fecundity curve, C: age-specific cumulative survival rate curve and D: age-specific cumulative oviposition rate curve.

된다. 알, 유충, 번데기의 발육기간과 성충의 수명은 온도가 증가할수록 짧아지는 경향을 보였다. Jung et al. (2007)이 25°C에서 조사한 발육단계별 발육기간은 본 연구와 유사하였다.

Adati et al. (2004)는 나이지리아 Ibadan (12°09'N, 8°40'E)에 위치한 열대농업국제연구소(International Institute of Tropical Agriculture)에서 얻은 콩명나방을 이용하여 인공사료를 이용하여 실험을 진행하였다. 본 연구에서 얻은 알의 부화율(23.3~100%)이 Adati et al. (2004)의 결과보다 높았고(7.0~97.2%), 발육기간은 유사하였다. Chi et al. (2006)은 10°C에서 알이 부화하지 못하였다고 보고하였다. 유충생존율은 19°C를 제외한 온도범위에서 본 연구의 결과가 Adati et al. (2004)의 결과보다 높았고 발육기간은 28°C이상 조건에서 본 연구의 결과가 짧았다(Table 7). Chi et al. (2006)은 20, 25, 30°C(21.3, 12.0, 10.0일)에서 본 연구보다 짧은 발육기간을 보여주었다. 본 연구와 Adati et al. (2004)은 34°C조건에서 콩명나방 유충이 번데기가 되지 못하였다. 번데기 생존율은 Adati et al. (2004)의 결과가 모든 온도범위에서 본 연구의 결과보다 높았고 발육기간은 31°C 조건에서만 본 연구의 결과가 짧았다. Chi et al. (2006)은 20, 25°C(13.7, 6.7일)에서 본 연구보다 짧은 발육기간을 보여주었

다. Adati et al. (2004)는 발육영점온도와 유효적산온일도를 계산하는 방법에 대해 기술하지 않고 제시한 알, 유충, 번데기의 발육영점온도는 10.5°C, 9.8°C, 10.9°C였으며, Chi et al. (2006)의 경우는 11.03°C, 10.50°C, 11.05°C로 보고하였다. 그들의 결과를 본 연구의 결과 9.8°C, 12.5°C, 13.3°C와 비교할 때 알 발육단계의 발육영점온도는 그들의 연구 결과가 높았고 유충과 번데기의 발육영점온도는 본 연구 결과가 상대적으로 높게 나타났다. Huang and Peng (2002)의 경우는 7.1°C, 8.2°C, 9.1°C로 본 연구의 결과보다 모든 발육단계에서 낮은 발육영점온도를 나타내었다. SSI함수를 이용하여 얻은 본 연구의 알, 유충 번데기 발육단계의  $TL$ 은 14.8°C, 14.0°C, 15.3°C,  $T_{\phi}$ 는 29.7°C, 27.4°C, 27.6°C,  $TH$ 는 34.7°C, 31.9°C, 32.5°C였고 Adati et al. (2004)의 결과를 재분석한 결과 알, 유충 번데기 발육단계의  $TL$ 은 11.2°C, 16.8°C, 8.0°C,  $T_{\phi}$ 는 24.5°C, 28.8°C, 17.6°C,  $TH$ 는 33.4°C, 35.2°C, 31.8°C였다. 콩명나방의 알 발육단계 및 유충에서 성충출현까지 발육적정온도 즉  $TL$ 과  $TH$ 의 차이는 본 연구에서 19.9°C, 17.7°C, Adati et al. (2004)은 22.3°C, 20.7°C였다. 본 연구에 이용된 콩명나방보다 나이지리아 계통 개체군이 넓은 온도범위에 적응된 것으로 추정되었다.

**Table 7.** Temperature dependent development data of *Maruca vitrata* and source references in previous studies

Temperature (°C)	Life Stage			References
	Egg	Larva	Pupa	
10	- <sup>1</sup>	-	-	Chi et al. (2006)
13	15.3	-	-	This study
14.4	9.5	52.2	27.2	Adati et al. (2004)
15	10.4	46.2	23.5	Chi et al. (2006)
16	9.0	42.3	31.9	This study
19	5.1	28.7	18.1	This study
19.5	4.8	22.2	13.1	Adati et al. (2004)
20	4.0	21.3	13.7	Chi et al. (2006)
22	4.0	15.6	10.2	This study
24.3	3.0	13.2	8.0	Adati et al. (2004)
25	3.0	12.0	6.7	Chi et al. (2006)
25	4.0	15.6	8.9	This study
28	3.0	10.1	6.1	This study
29.3	2.1	11.1	5.7	Adati et al. (2004)
30	2.0	10.0	5.7	Chi et al. (2006)
31	2.3	10.1	5.4	This study
31.9	2.2	12.2	5.7	Adati et al. (2004)
34	2.9	-	-	This study
34.3	3.4	14.5	6.3	Adati et al. (2004)

<sup>1</sup>Egg, larva or pupa could not develop next life stage at temperature tested.

Chi et al. (2005)가 조사한 성충의 산란전기(20~27°C, 2.9~5.2일)은 20°C를 제외하고 본 연구결과보다 길었다. 암컷당 산란수는 20~27°C 범위에서 Chi et al. (2005)의 결과(644~856개)가 본 연구보다 많았고 성충수명(20.7~26.5일)도 길었다.

Jung et al. (2009)은 2005년 수원지역 팥 포장에서 나비목 해충의 발생과 피해양상 조사를 통해 콩명나방 1령 유충이 전체 기간 중 8월 29일 조사된 것이 가장 높은 비율을 차지하는 것을 이용하여 Adati et al. (2004)이 발표한 알 발육영점온도(10.5°C)와 유효적산온일도(51.1DD), 성충 우화 후 최대산란일(20~27°C에서 약 7~9일)을 고려하여 (Chi et al., 2005) 콩명나방 성충의 우화시점을 유충발견 11~13일 이전인 8월 17일로 추정하였다. 본 연구를 통해 얻어진 알 발육영점온도(9.8°C)와 유효적산온일도(49.1DD), 산란전기(22~25°C에서 약 2~4일), 성충 우화 후 최대산란일(22~25°C에서 약 6~7일)과 실제 2005년 수원지역 평균기온값을 이용하여 계산을 한 결과 콩명나방 성충의 우화시점은 유충발견 12~14일 이전인 8월 16일로 추정되어 Jung et al. (2009)이 추정된 결과와 유사한 결과를 얻을 수 있었다. 현재 콩과 팥에 발생하는 콩명나방을 방제하기 위해 등록되어있는 약제는 65개이며 (<http://www.nonsaro.go.kr>)(Accessed on 15 Oct. 2022) 성충 발생 최성기 3~7일 이후에 약제를 살포하는 것이 방제적으로 사료된다.

본 연구에서는 인공사료를 이용하여 콩명나방 알, 유충의 온도발육과 생존율, 성충의 수명과 산란을 조사하였으며 이를 바탕으로 온도발육모형, 발육완료모형, 산란모형을 작성하였다. 본 연구에서 제시한 생물적 자료들과 수학적 모델들은 콩과작물에 피해를 주는 콩명나방의 생물계절학을 이해하고 콩명나방을 포함한 해충들의 종합적인 개체군관리를 수행하기 위한 기본적인 자료로 이용될 수 있을 것이라 사료된다.

## 사사

본 연구는 농촌진흥청 어젠다 연구과제(PJ01182001)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

## Statements for Authorship Position & Contribution

Ahn, J.J.: Natl. Inst. of Hortic. & Herbal Sci., Researcher; Analyzed the data, and wrote and edit the manuscript.

Kim, E.Y.: Natl. Inst. of Crop Sci., Researcher; Edited the manuscript.

Seo, B.Y.: Natl. Inst. of Crop Sci., Researcher; Conducted the experiments.

Jung, J.K.: Natl. Inst. of Crop Sci., Researcher; Designed the research, conducted the experiments, and wrote and edited the manuscript.

Lee, S.-W.: R&DB Found., Korea Natl. Coll. of Agric. and Fish., Researcher; Analyzed the data, and wrote the manuscript.

All authors have read and approved the manuscript.

## Literature Cited

- Adati, T., Nakamura, S., Tamò, M., Kawazu, K., 2004. Effect of temperature on development and survival of the legume pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyralidae) reared on a semi-synthetic diet. *Appl. Entomol. Zool.* 39, 139-145.
- Agunbiade, T.A., Coates, B.S., Kim, K.S., Forgacs, D., Margam, V.M., Murdock, L.L., Ba, M.N., Binso-Dabire, C.L., Baoua, I., Ishiyaku, M.F., Tamò, M., Pittendrigh, B.R., 2012. The spatial genetic differentiation of the legume pod borer, *Maruca vitrata* F. (Lepidoptera: Crambidae) populations in West Africa. *B. Entomol. Res.* 102, 589-599.
- Agunbiade, T.A., Coates, B.S., Datinon, B., Djouaka, R., Sun, W., Tamò, M., Pittendrigh, B.R., 2014. Genetic differentiation among *Maruca vitrata* F. (Lepidoptera: Crambidae) populations on cultivated cowpea and wild host plants: implications for insect resistance management and biological control strategies. *PLoS ONE* 9, e92072.
- Ahn, J.J., Choi, K.S., Koh, S., 2019a. Effects of temperature on the development, fecundity, and life table parameters of *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae). *Appl. Entomol. Zool.* 54, 63-74.
- Ahn, J.J., Choi, K.S., Koh, S., 2019b. Using viable eggs to determine oviposition models and life table analysis of *Riptortus pedestris* (Fabricius) (Hemiptera: Alydidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 58, 111-120.
- Bae, Y.S., 2001. Family Pyraloidea: Pyraustinae & Pyraliae. *Economic insects of Korea. Ins. Koreana* 9, Suppl. 16, Junghaeng-Sa, Seoul.
- Bottenberg, H., Tamò, M., Arodokoun, D., Jackai, L.E.N., Singh, B.B., Youm, O., 1997. Population dynamics and migration of cowpea pests in northern Nigeria: implications for integrated pest management, in: Singh, B.B., Mohan Raj, D.R., Dashiell, K.E., Jackai, L.E.N. (Eds.), *Advances in cowpea research. International Institute of Tropical Agriculture and Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Ibadan*, pp. 271-284.
- Briere, J.F., Pracros, P., Le Roux, A.Y., Pierre, J.S., 1999. A novel

- rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* 28, 22-29.
- Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P., Mackauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11, 431-438.
- Chi, Y., Sakamaki, Y., Tsuda, K., Kusigemati, K., 2005. Effect of temperature on oviposition and adult longevity of the legume pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius) (Lepidoptera: Crambidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 49, 29-32.
- Chi, Y., Sakamaki, Y., Tsuda, K., Kusigemati, K., 2006. Effects of temperature on the development of legume pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius) (Lepidoptera, Crambidae). *Bull. Fac. Agric., Kagoshima Univ.* 56, 19-23.
- Grigolli, J.F.J., Lourenção, A.L.F., Ávila, C.J., 2015. Field efficacy of chemical pesticides against *Maruca vitrata* Fabricius (Lepidoptera: Crambidae) infesting soybean in Brazil. *Am. J. Plant Sci.* 6, 537-544.
- Hoffmann, K.H., 1985. Metabolic and enzyme adaptation to temperature, in: Hoffmann, K.H. (Ed.), *Environmental physiology and biochemistry of insects*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 1-32.
- Huang, C.C., Peng, W.K., 2002. Effect of temperatures on the development of legume pod borer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Pyralidae) on *Sesbania cannabina*. *Plant Prot. B. Taipei.* 44, 245-248.
- Ikemoto, T., 2005. Intrinsic optimum temperature for development of insects and mites. *Environ. Entomol.* 34, 1377-1387.
- Jackai, L.E.N., Daoust, R.A., 1986. Insect pests of cowpeas. *Ann. Rev. Entomol.* 31, 95-119.
- Jandel Scientific, 1994. *TableCurve user's manual*. San Rafael, CA.
- Jung, J.K., Seo, B.-Y., Park, J.H., Moon, J.-K., Choi, B.-S., Lee, Y.-H., 2007. Developmental characteristics of soybean podworm, *Matsumuraes phaseoli* (Lepidoptera: Tortricidae) and legume pod borer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Pyralidae) on semi-synthetic artificial diets. *Korean J. Appl. Entomol.* 46, 393-399.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Cho, J.-R., Kwon, Y.-H., Kim, G.-H., 2009. Occurrence of lepidopteran insect pests and injury aspects in adzuki bean fields. *Korean J. Appl. Entomol.* 48, 29-35.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Park, D.-S., Oh, H.-W., Lee, G.-S., Park, H.-C., Cho, J.R., 2012. Species identification and developmental biology of a red bean pest in *Ostrinia* sp. (Lepidoptera: Crambidae). *J. Appl. Entomol.* 51, 469-477.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Kim, Y., Lee, S.-W., 2016. Can *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae) over-winter in Suwon area?. *Korean J. Appl. Entomol.* 55, 439-444.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Jeong, I.-H., Kim, E.Y., Lee, S.W., 2021. Application timings of insecticides to control the first generation of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* in waxy maize fields. *Korean J. Appl. Entomol.* 60, 431-448.
- Kawazu, K., Otuka, A., Adati, T., Tonogouchi, H., Yase, J., 2008. Lepidoptera captured on the East China Sea in 2005 and predicted migration sources. *Entomol. Sci.* 11, 315-322.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2003. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Ecol. Model.* 162, 145-153.
- Kim, D.-S., Ahn, J.J., Lee, J.-H., 2017. A review for non-linear models describing temperature-dependent development of insect populations: characteristics and developmental process of models. *Korean J. Appl. Entomol.* 56, 1-18.
- 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.
- Logan, J.A., Wollkind, D.J., Hoyt, S.C., Tanigoshi, L.K., 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5, 1133-1140.
- Margam, V.M., Coates, B.S., Ba, M.N., Sun, W., Binso-Dabire, C.L., Baoua, I., Ishiyaku, M.F., Shukle, J.T., Hellmich, R.L., Covas, F.G., Ramasamy, S., Armstrong, J., Pittendrigh, B.R., Murdock, L.L., 2011. Geographic distribution of phylogenetically-distinct legume pod borer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae). *Mol. Biol. Rep.* 38, 893-903.
- Pinder III, J.E., Wiener, J.G., Smith, M.H., 1978. The Weibull distribution: a new method of summarizing survivorship data. *Ecology* 59, 175-179.
- R statistics, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. <http://www.r-project.org> (accessed 20 February, 2022).
- Ratkowsky, D.A., Reddy, G.V.P., 2017. Empirical model with excellent statistical properties for describing temperature-dependent developmental rates of insects and mites. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 110, 302-309.
- Ratte, H.T., 1985. Temperature and insect development, in: Hoffmann, K.H. (Ed.), *Environmental physiology and biochemistry of insects*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp. 33-66.
- Riley, J.R., Reynolds, D.R., Smith, A.D., Edwards, A.S., Zhang, X.-X., Cheng, X.-N., Wang, H.-K., Cheng, J.-Y., Zhai, B.-P., 1995. Observations of the autumn migration of the rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other moths in eastern China. *B. Entomol. Res.* 85, 397-414.
- SAS Institute, 2004. *SAS System for Window, Release 8.02*. SAS Institute, Cary, NC.
- Schoolfield, R.M., Sharpe, P.J.H., Mugnuson, C.E., 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88, 719-731.
- Sharma, H.C., 1998. Bionomics, host plant resistance, and management of the legume pod borer, *Maruca vitrata* - review. *Crop Prot.* 17, 373-386.
- Sharpe, P.J.H., DeMichele, D.W., 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64, 649-670.
- Shejulpatil, S.J., Kulkarni, S.R., Chavan, A.P., Kute, A.P., Tambe, A.B., 2020. Seasonal incidence of spotted pod borer, *Maruca vitrata* (Geyer) on pigeonpea. *J. Entomol. Zool. Stud.* 8, 715-719.
- Shi, P.-J., Reddy, G.V.P., Chen, L., Ge, F., 2017. Comparison of

- 
- thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (II) two thermodynamic models. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 110, 113-120.
- Sreekanth, M., Ratnam, M., Seshamahalakshmi, M., Rao, Y.K., Narayana, E., 2015. Population build-up and seasonal abundance of spotted pod borer, *Maruca vitrata* (Geyer) on pigeonpea (*Cajanus cajan* (L) Millsp.). *J. Appl. Biol. Biotechnol.* 3, 43-45.
- Srinivasan, R., Tamò, M., Malini, P., 2021. Emergence of *Maruca vitrata* as a major pest of food legumes and evolution of management practices in Asia and Africa. *Annu. Rev. Entomol.* 66, 141-161.
- Taggar, G.K., Singh, R., Cheema, H.K., Singh, P., 2019. Relative abundance, population dynamics and damage potential of spotted pod borer, *Maruca vitrata* (Fabricius) on early pigeonpea in Punjab. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 39, 229-234.
- Wagner, T.L., Wu, H.-I., Sharpe, P.J.H., Schoolfield, R.M., Coulson, R.N., 1984. Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77, 208-220.
- Weibull, W., 1951. A statistical distribution functions with wide applicability. *J. Appl. Mech.* 18, 293-297.