

복숭아혹진딧물에 대한 콜레마니진디벌 기능반응에 미치는 이산화탄소 농도 영향

안정준* · 김정은 · 김천환

국립원예특작과학원 온난화대응농업연구소

Effects of Carbon Dioxide Concentration on Functional Response of *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) on the Green Peach Aphid

Jeong Joon Ahn*, Jung-Eun Kim and Chun Hwan Kim

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

ABSTRACT: In this study, we investigated the functional response of aphid parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae), on the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). Three carbon dioxide concentrations (400, 600, and 1000ppm) and seven host densities (2, 4, 8, 16, 32, 64, and 128) were used during a 24-h period. A type III functional response for *A. colemani* was fit separately for each CO₂ concentration. The estimated handling time (Th) under elevated CO₂ (600 ppm and 1000 ppm, 0.015 and 0.014 day) was shorter than that under ambient CO₂ (400 ppm, 0.017 day). The proportion of aphids that were parasitized showed the similar characteristic curve under three CO₂ concentrations. The highest parasitized rates for *A. colemani* were 0.57, 0.61, and 0.70 at 16, 32, and 32 aphid density under 400, 600, and 1000ppm, respectively. Although handling time of *A. colemani* was influenced by elevated CO₂ concentrations, the attach rate was not changed much.

Key words: *Aphidius colemani*, *Myzus persicae*, Carbon dioxide, Functional response

조 록: 본 연구에서는 복숭아혹진딧물의 포식 기생자인 콜레마니진디벌의 기능반응을 조사하였다. 이산화탄소 농도별(400, 600, 1000ppm) 복숭아혹진딧물 밀도를 달리하여(2, 4, 8, 16, 32, 64, 128마리) 콜레마니진디벌 한 마리를 24시간 동안 노출시켰다. 각 이산화탄소 처리에서 콜레마니진디벌은 제 3 유형의 기능반응을 보였다. 600 ppm (0.015 day)과 1000 ppm (0.014 day)에서 추정된 처리시간은 400 ppm에서 추정된 결과(0.017 day)보다 짧았다. 이산화탄소 농도별 복숭아혹진딧물 기생률은 유사한 특징을 나타내었다. 가장 높은 기생률은 400, 600, 1000 ppm에서 복숭아혹진딧물 16, 32, 32마리에 대해 0.57, 0.61, 0.70이었다. 이산화탄소 농도 증가는 콜레마니진디벌의 기능반응에서 공격율에는 영향을 주지 않았지만 처리시간에는 영향을 주었다.

검색어: 콜레마니진디벌, 복숭아혹진딧물, 이산화탄소, 기능반응

대기 중 이산화탄소 농도는 산업혁명 이후 대략 35% 증가하였으며, 삼림 훼손과 화석연료사용과 같은 인류의 경제사회적인 활동은 지속적으로 대기 중 이산화탄소 농도 증가에 기여할 것이다(Canadell et al., 2007; Solomon et al., 2009). 이산화탄

소 농도 증가는 기후변화로 인한 지구온난화와 관련되어 있으며 기후변화는 자연생태계와 작물 생육에 영향을 줄 뿐 아니라 식물, 해충, 천적을 포함한 먹이영양단계간 상호작용에 영향을 주고 있다(Cannon, 1998; Das et al., 2011; Halsch et al., 2021; Sangle et al., 2015; Wagner et al., 2021). 대기 중 이산화탄소 농도 증가는 직접적으로 식물 성장과 생리대사적인 영향을 줄 뿐 아니라 간접적으로는 곤충의 생물적 특성에 영향을 미친다

*Corresponding author: j2ahn33@korea.kr

Received May 30 2023; Revised August 4 2023

Accepted August 4 2023

(Benzemer and Jones 1998; Stiling and Cornelissen, 2007).

콜레마니진디벌(*Aphidius colemani* Hymenoptera: Braconidae)는 진딧물의 내부포식기생자로 온실 작물의 생물적 방제원으로 이용되고 있다(Prado et al., 2015). 인도가 원산지로서 1970년초부터 사용되기 시작하였으며, 1991년 이후 상업적으로 활용되어 왔다(Messing and Rabasse, 1995; Benelli et al., 2014). 콜레마니진디벌은 경제적으로 중요하고 농약 저항성이 발달한 복숭아혹진딧물과 목화진딧물(*Aphis gossypii*)을 방제하기 위해서 널리 이용되어왔다(Bilu et al., 2006; Vásquez et al., 2006). 콜레마니진디벌은 온실 내에서 포식성천적인 *Chrysoperla rufilabris* 보다 분산능력과 탐색력이 뛰어난 것으로 알려져 있다(Heinz, 1998).

진딧물은 농업과 원예작물에 주요한 경제적 해충으로 직접적으로 식물의 체액을 흡즙하여 작물생육에 영향을 줄 뿐만 아니라 간접적으로는 식물바이러스병을 매개한다(Dixon, 1998). 복숭아혹진딧물은 400종 이상의 식물을 가해하는데 배추과(Brassicaceae), 콩과(Fabaceae, Leguminosae), 가지과(Solanaceae) 작물과 과수에 피해를 주는 것으로 알려져 있다. 개체군 성장에 유리한 환경조건에서는 단성생식을 통해 빠른 개체군 증가를 보인다(Blackman and Eastop, 2007).

대기 중 이산화탄소 농도변화가 직접적으로 곤충생활사에 영향을 주는 연구는 *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae), 왕담배나방(*Helicoverpa armigera*, Lepidoptera: Noctuidae), 톱다리개미허리노린재(*Riptortus pedestris*, Hemiptera: Alydidae), 복숭아혹진딧물(*Myzus persicae*, Hemiptera: Aphididae) 등을 대상으로 보고되었고(Ahn et al., 2021; Ahn and Choi, 2023; Akbar et al., 2016; Choi et al., 2018; Liu et al., 2017; Xie et al., 2015), 이산화탄소 농도변화가 해충과 기생벌의 상호작용에 미치는 연구가 있었지만(Becker et al., 2023; Moreno-Delafuente et al., 2021; Schulze-Sylvester et al., 2019; Yan et al., 2020), 수리적으로 해충-천적의 평가를 가능케 하는 기능반응에 대한 연구는 없었다. 본 연구의 목적은 콜레마니진디벌 기능반응에 미치는 이산화탄소 농도 변화의 영향을 조사하는 것으로, 이 연구의 결과가 기후변화에 따른 해충과 천적의 상호작용을 이해하는데 도움이 될 것으로 사료된다.

재료 및 방법

복숭아혹진딧물 사육

무시형의 복숭아혹진딧물은 2021년 국립농업과학원에서 분양받아 사육용 상자(30 × 30 × 35 cm)에서 담배를 기주식물

로 공급하여 누대사육을 하였다. 사육조건은 온도 21±1°C, 상대습도 60±10%, 16:8(명:암) 광주기를 유지하였다. 담배종자는 국립농업과학원 작물보호과에서 분양받았다. 담배와 배추(품종 춘광)는 상업용으로 쓰이는 토양(부농)을 넣은 플라스틱 포트(직경 13 cm 높이가 10 cm)에 심어 농약을 살포하지 않고 유리온실에서 재배하였다. 무시형 복숭아혹진딧물 개체군을 지속적으로 얻기 위해 진딧물이 밀집되지 않게 신선한 담배를 1주일에 한번씩 공급하였다.

콜레마니진디벌 사육

콜레마니진디벌은 코퍼트코리아(Koppert Korea)에서 판매하는 제품을 구매하여 복숭아혹진딧물을 기주로 번식시킨 후 실험에 이용하였다. 성충이 된 콜레마니진디벌을 위해 물과 10% 꿀물을 공급하여 주었다. 사육조건은 온도 21±1°C, 상대습도 60±10%, 16:8(명:암)시간 광주기를 유지하였다. 동일계통간 교미를 통한 다음 세대의 생존력 감소를 줄이기 위해 새로 발생한 머미가 생기면 수집하여 다른 개체군과 교미할 수 있는 기회를 제공하기 위해 머미를 임의로 섞어 주었다.

이산화탄소 조절 챔버

이산화탄소의 직접적인 영향은 3개의 이산화탄소 농도조절 챔버(2 × 2 × 2 m)에서 관찰하였다. 3개 챔버 내부는 온도 25±1°C, 상대습도 63±2%, 16:8(명:암) 광주기를 유지하면서 공기가 순환되도록 환풍기를 천정에 설치하였다. 기후변화시나리오(RCP 4.5: 540 ppm, RCP 8.5: 940 ppm) (IPCC, 2013)에 따른 이산화탄소 농도 변화가 콜레마니진디벌 기능반응에 미치는 영향을 평가하기 위해 챔버 내 이산화탄소 농도를 600 ppm과 1000 ppm로 설정하였으며 각각 농도를 유지하기 위해서 밸브라인을 이용하여 압축 이산화탄소가 들어있는 가스통(동양가스)으로부터 이산화탄소를 공급하였다. 챔버 내 이산화탄소 농도를 400 ppm으로 유지될 경우 외부로부터 이산화탄소가 공급되지 않았다. 챔버내 이산화탄소 농도는 이산화탄소 센서(GMT222: Vaisala Oyi, Finland)를 이용하여 기록하였다. 습도와 온도는 각각 습도센서(107 temperature probe: Campbell Scientific Inc., Logan, Utah, USA)와 온도센서(HMP 60, Vaisala Oyi, Finland)를 이용하여 측정하였다. 이들 센서들의 데이터 로거와 CR-Basic 소프트웨어(Soldan, Korea)를 연결하여 조절패널(SDM-CD 16AC; Campbell Scientific Inc., Finland)을 통해 이산화탄소 농도, 온도, 습도 등의 변동을 확인할 수 있다. 기록된 실제 이산화탄소 농도는 441±11.0 ppm, 613±25.0 ppm,

1039±32.0 ppm이었다. 실험을 진행하는 동안 챔버내 산소농도는 대기중 산소농도와 유사한 20.7±0.12%를 유지하였다.

기능반응실험

기능반응실험에 이용한 복숭아혹진딧물 개체수는 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128마리였다. 복숭아혹진딧물 3령 유충을 각 처리에 해당하는 숫자만큼 배후 잎(직경 3 cm) 위에 올려놓고, 습도 유지를 위해 물솥을 깔아놓은 페트리디쉬(직경 5 cm)에 올려놓은 뒤 사육상자(15 × 15 × 15 cm) 안에 두었다. 성충으로 우화한 후 짝짓기를 한 암컷(> 24시간)을 임의로 흡충기를 이용하여 골라낸 후 복숭아혹진딧물이 준비된 사육케이지 안에 방사하였다. 콜레마니진딧물 암컷 한 마리를 복숭아혹진딧물이 준비된 사육케이지에 방사한지 24시간 후에 제거하였다. 콜레마니진딧물 암컷에 노출되었던 복숭아혹진딧물은 25±1°C 배양기로 옮겨 다음날부터 기생여부를 매일 기록하였다. 각 복숭아혹진딧물 개체수당 반복수는 30이상이었다.

자료분석

기능반응 유형을 결정하기 위해서 Juliano (2001)가 제시한 비선형함수를 이용하였다(수식 1).

$$\frac{N_a}{N_0} = \frac{\exp(P_0 + P_1 N_0 + P_2 N_0^2 + P_3 N_0^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1 N_0 + P_2 N_0^2 + P_3 N_0^3)} \quad (\text{수식 1})$$

N_a 는 기생당한 복숭아혹진딧물 마리수, N_0 는 복숭아혹진딧물 초기밀도, P_0, P_1, P_2, P_3 는 절편, 선형함수, 이차함수, 삼차함수의 계수로서 최대공산(maximum likelihood)방법을 이용하여 SAS프로그램으로 추정하였다(SAS Institute, 2002). P_i 값

이 음(-)의 값이면 기능반응 제 2유형, 양(+)의 값이면 기능반응 제 3유형으로 판단하였다. 기생벌의 처리시간(handling time)과 공격률(attack rate)은 기능반응유형에 따라 정해지는데 제 2유형의 경우 수식 2의 Holling의 디스크함수를 이용하여 추정하였다(Holling, 1959).

$$N_a = \frac{a T N_0}{1 + a T_h N_0} \quad (\text{수식 2})$$

N_a 는 기생당한 복숭아혹진딧물 마리수, N_0 는 복숭아혹진딧물 초기밀도, T 는 기생벌이 복숭아혹진딧물을 찾는데 이용할 수 있는 시간(본 실험에서는 24시간), a 는 공격률, T_h 는 기생벌이 복숭아혹진딧물을 기생시키는데 걸리는 처리시간이다. 기능반응유형이 제 3유형의 경우 Hassell (1978)이 제시한 함수(수식 3)를 이용하였다.

$$N_a = N_0 \left[1 - \exp\left(\frac{-a T N_0}{1 + b N_0 + a T_h N_0^2}\right) \right] \quad (\text{수식 3})$$

N_a, N_0, a, T, T_h 에 관한 정의는 수식(2)와 동일하고 b 는 비선형함수의 매개변수이다.

수식 2, 3의 매개변수들은 TableCurve 2D (Jandel Scientific, 1994)를 이용하여 추정하였다.

결과

콜레마니진딧물의 복숭아혹진딧물 기생율은 실험에 이용된 진딧물 밀도와 이산화탄소 농도에 영향을 받았다. 콜레마니진딧물의 기능반응에 대한 로지스틱회귀식의 P_i 값은 처리된 모든 이산화탄소 농도 조건에서 양의 값을($P_i > 0$)을 나타내었다

Table 1. Estimated parameters of the logistic model fit to proportion of *Myzus persicae* parasitized versus initial host density by adult females of *Aphidius colemani* at various CO₂ concentrations.

Parameters	CO ₂ concentration (ppm)		
	400	600	1000
P_0	-0.3652±0.1369	-0.3193±0.1408	0.1440±0.1405
P_1	0.0443±0.0120	0.0540±0.0114	0.0436±0.0119
P_2	-0.0008±0.0002	-0.0010±0.0002	-0.0008±0.0002
P_3	0.000003±0.000008	0.000004±0.000001	0.000003±0.000001
df	205	198	190
P	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
χ^2	2086.25	1097.45	948.32

(Table 1). 이것은 처리된 이산화탄소 농도조건에서 콜레마니 진디벌이 제 3 유형의 기능반응을 보여줌을 나타내는 것이다. 조사된 모든 이산화탄소 농도조건에서 기생당한 진딧물의 수는 밀도가 증가할수록 증가하였다(Fig. 1). Hassell이 제시한 함수를 이용하여 이산화탄소 농도에 따른 공격율과 처리시간을

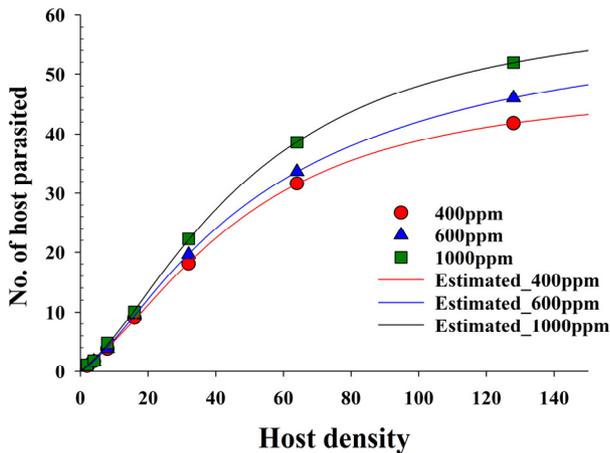


Fig. 1. The functional response of *Aphidius colemani* to *Myzus persicae* 3rd instar nymphs at three different CO₂ concentrations (400, 600, and 1000 ppm) over 24 h

Table 2. Estimated parameters of searching rate and handling time of *Aphidius colemani* at various CO₂ concentrations.

CO ₂ concentration (ppm)	Attack rate (day ⁻¹)	Handling time (day)
400	0.097±0.0266	0.0168±0.0011
600	0.111±0.0214	0.0148±0.0006
1000	0.100±0.0250	0.0138±0.0008

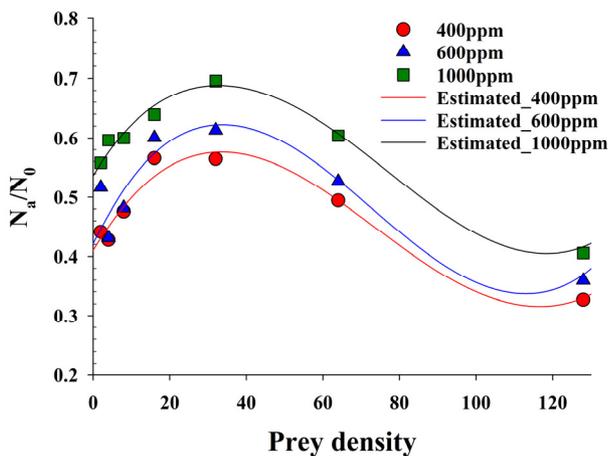


Fig. 2. The proportion of *Myzus persicae* parasitized by *Aphidius colemani* as a function of initial aphid density. N_p is the number of host aphids parasitized and N_0 is the initial number of host aphids

추정하였다. 공격율은 이산화탄소 농도 400, 600, 1,000 ppm에서 0.097, 0.111, 0.100로 추정되어 600 ppm에서 상대적으로 높았다. 처리시간은(Th)은 이산화탄소 농도 400, 600, 1,000 ppm에서 각각 0.0168, 0.0148, 0.0138일로 추정되어, 1000 ppm에서 처리시간이 400, 600 ppm의 처리시간보다 짧았다 (Table 2). 처리시간의 역수는 실험기간(24 h)동안 기생시킬 수 있는 가능 개체수를 의미하는데 400, 600, 1,000 ppm에서 복숭아혹진딧물 59.3, 67.4, 72.2마리를 기생시킬 수 있을 것으로 추정되었다.

기생당한 복숭아혹진딧물 비율은 이산화탄소 400 ppm 조건에서 진딧물 밀도가 16마리가 있을 때(0.566), 600 ppm과 1000 ppm에서는 32마리가 있을 때(0.613, 0.696)에서 가장 높았다 (Fig. 2). 기생당한 진딧물 비율은 최대 기생율 이후 감소하였다.

고찰

본 연구를 통해 콜레마니진디벌의 기능반응은 이산화탄소 농도변화에 영향을 받는 것으로 나타났다(Table 1, 2). 복숭아혹진딧물의 기생율은 이산화탄소 농도가 올라갈수록 높아지고, 진딧물 처리시간은 빨라졌다(Fig. 1). Prado et al. (2015)은 생물적 방제원으로서 콜레마니진디벌 효능과 관련된 무생물적 요인으로 온도, 습도, 강우, 빛, 바람 등에 관하여 논하였지만 이산화탄소 농도 변화가 미치는 영향에 대해서는 논의하지 않았다.

기능반응은 숙주와 포식기생자(host-parasitoid)의 개체군동태를 이해하는데 중요한 요소이며(Hassell, 1982; Houck and Strauss, 1985), Holling (1959)은 기능반응의 유형을 3가지로 나누었다. 본 실험의 결과 콜레마니진디벌은 Juliano (2001)가 제시한 비선형함수를 이용한 분석 결과 제 3 유형의 기능반응을 보여주었다(Table 1). Nicholson-Bailey함수를 이용하여 매개변수의 통계분석방법(Akaike Information Criterion AIC, Bayesian Information Criterion BIC)을 이용한 Byeon et al. (2011)의 실험결과도 콜레마니진디벌이 제 3 유형의 기능반응을 보여주었다. 본 연구와 동일하게 Juliano (2001)가 제시한 비선형함수를 이용한 Zamani et al. (2006)의 경우 10, 15, 20, 25, 30°C 온도조건에서 2, 4, 8, 16, 32, 64마리 3령충 목화진딧물에 대한 콜레마니진디벌과 복숭아혹진디벌(*Aphidius matricariae*)의 기능반응 결과분석에서 P_1 매개변수가 모두 음의 값을 보였기때문에 제 2 유형의 기능반응으로 분류되었다. Khan et al. (2016)은 15, 20, 25, 30°C 온도조건에서 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70, 75, 80, 85, 90, 95, 100마리 3령충 복숭아혹진딧물에 대한 싸리진디벌(*Aphidius gifuensis*)의 기능반응 결과분석에서 P_1 매개변수가 모두 음의 값을 보였기때문에 제 2 유형의 기능반응으로 분류하였다. 이러한 차이는 실

험에 제공된 진딧물의 밀도와 연령차이, 사육 환경과 실험 공간의 차이, 진딧벌의 유전적 차이 등에 의해서 나타날 가능성이 있다(Schenk and Bacher, 2002; Kalinkat et al., 2023).

생물적 방제원의 특성(공격율, 탐색력)과 기능반응은 이들을 해충 방제를 위해 활용하는데 중요한 요소이다(Berryman, 1992; Fernández-arhex and Corley, 2003). 본 연구 결과 이산화탄소 농도 400 ppm에서 콜레마니진딧벌은 공격률 0.097, 처리시간 0.0168일을 보여주었다. 다른 연구자들이 이산화탄소 농도에 대해 언급하지 않았지만 현재 수준의 이산화탄소 농도를 400 ppm이라고 가정하였을 경우 Byeon et al. (2011)의 실험에서는 콜레마니진딧벌의 복숭아혹진딧물에 대한 공격률과 처리시간은 0.062과 0.017일 이었고, 목화진딧물에 대한 콜레마니진딧벌의 공격률과 처리시간은 0.869, 0.043일(Zamani et al., 2006)이었다. 탐색시간을 기준으로 보았을 때 콜레마니진딧벌이 목화진딧물보다 복숭아혹진딧물 공격에 효과적임을 알 수 있다.

진딧물과 기생벌 행동에 미치는 주변 환경요인들에 관한 연구는 이들 곤충이 살고 있는 식물, 식물 간의 공간, 온실 전체 환경에 영향을 주는 온도, 습도 등의 다양한 요소들을 고려하는 것이 중요하다. 본 실험의 결과는 인위적으로 정확하게 다른 요인을 고정시킨 실험실 환경 내에서 얻은 대기 중 이산화탄소의 영향만을 변화시켜 실시한 기주와 기생포식자 실험으로 얻은 기능반응 결과로 자연조건을 대표할 수 없기 때문에 해석을 하는데 주의를 기울일 필요가 있다. 이를 위해서는 이산화탄소 농도가 진딧물, 진딧물의 기주식물 및 콜레마니진딧벌 생활사에 미치는 영향에 대한 추가적인 연구가 필요하다고 생각된다.

사사

본 연구는 농촌진흥청 시험연구과제인 ‘기온 및 이산화탄소 변화에 따른 복숭아혹진딧물과 기생벌 상호작용 영향평가(과제번호: PJ01606002)’로 수행되었습니다.

Statements for Authorship Position & Contribution

Ahn, J.J.: National Institute of Horticultural and Herbal Science, Researcher; Designed experiment, Investigated the process of experiment and wrote and edited the manuscript.

Kim, J-E: National Institute of Horticultural and Herbal Science, Researcher; Edited the manuscript.

Kim, C.H.: National Institute of Horticultural and Herbal Science, Senior Researcher; Edited the manuscript.

All authors read and approve the manuscript.

Literature Cited

- Ahn, J.J., Choi, K.S., 2023. Population parameters and growth of *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae) under elevated CO₂ concentrations in the air. *Entomol. Res.* 53, 175-189.
- Ahn, J.J., Choi, K.S., Koh, S., 2021. Population parameters and growth of *Riptortus pedestris* (Fabricius) (Hemiptera: Alydidae) under elevated CO₂ concentrations. *Entomol. Res.* 51, 12-23.
- Akbar, S.M., Pavani, T., Nagaraja, T., Sharma, H.C., 2016. Influence of CO₂ and temperature on metabolism and development of *Helicoverpa armigera* (Noctuidae: Lepidoptera). *Environ. Entomol.* 45, 229-236.
- Becker, C., Herrmann, K., Reineke, A., 2023. Biological control in a changing climate: Plant-mediated impact of elevated CO₂ concentration on *Lobesia botrana* eggs and egg parasitism by *Trichogramma cacoeciae*. *J. Pest Sci.* 96, 683-693.
- Benelli, G., Messing, R.H., Wright, M.G., Giunti, G., Kavallieratos, N.G., Canale, A., 2014. Cues triggering mating and host-seeking behavior in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae): implications for biological control. *J. Econ. Entomol.* 107, 2005-2022.
- Benzemer, T.M., Jones, T.H., 1998. Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO₂: Quantitative analyses and guild effects. *Oikos* 82, 212-222.
- Berryman, A.A., 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73, 1530-1535.
- Bilu, E., Hopper, K.R., Coll, M., 2006. Host choice by *Aphidius colemani*: Effects of plants, plant-aphid combinations and the presence of intra-guild predators. *Ecol. Entomol.* 31, 331-336.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F., 2007. Taxonomic issues, in: van Emden, H.F., Harrington, R. (Eds.), *Aphids as crop pests*. Oxford University Press, London, pp. 1-29.
- Byeon, Y.W., Tuda, M., Kim, J.H., Choi, M.Y., 2011. Functional response of aphid parasitoids, *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) and *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Biocontrol Sci. Techn.* 21, 57-70.
- Canadell, J.G., Le Quere, C., Raupach, M.R., Field, C.B., Buitenhuis, E.T., Ciais, P., Conway, T.J., Gillett, N.P., Houghton, R.A., Marland, G., 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *PNAS* 104, 18866-18870.
- Cannon, R.J.C., 1998. The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous

- species. *Global Change Biol.* 4, 785-796.
- Choi, K.S., Ahn, S.-J., Kim, S.B., Ahn, J.J., Jung, B.N., Go, S.W., Kim, D.-S., 2018. Elevated CO₂ may alter pheromonal communication in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Physiol. Entomol.* 43, 169-179.
- Das, D.K., Singh, J., Vennila, S., 2011. Emerging crop pest scenario under the impact of climate change - a brief review. *J. Agr. Physics* 11, 13-20.
- Dixon, A.F.G., 1998. *Aphid ecology*. Chapman and Hall, London.
- Fernández-arhex, V., Corley, J.C., 2003. The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol. Sci. Technol.* 13, 403-413.
- Halsch, C.A., Shapiro, A.M., Fordyce, J.A., Nice, C.C., Thorne, J.H., Waetjen, D.P., Forister, M.L., 2021. Insects and recent climate change. *PNAS* 118, e2002543117.
- Hassell, M.P., 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hassell, M.P., 1982. Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. *Ecol. Entomol.* 7, 365-377.
- Heinz, K.M., 1998. Dispersal and dispersion of aphids (Homoptera: Aphididae) and selected natural enemies in spatially subdivided greenhouse environments. *Environ. Entomol.* 27, 1029-1038.
- Holling, C.S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91, 293-320.
- Houck, M.A., Strauss, R.E., 1985. The comparative study of functional responses: Experimental design and statistical interpretation. *Can. Entomol.* 117, 617-629.
- IPCC, 2013. Annex II: Climate system scenario tables. in: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M.M.B., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (Eds.), *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, London, pp. 1395-1445.
- Jandel Scientific, 1994. *TableCurve user's manual*. San Rafael, CA.
- Juliano, S.A., 2001. Nonlinear curve fitting: Predation and functional response curves, in: Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (Eds.), *Design and analysis of ecological experiments*. Oxford University Press, New York, pp 178-196.
- Kalinkat, G., Rall, B.C., Uiterwaal, S.F., Uszko, W., 2023. Empirical evidence of type III functional responses and why it remains rare. *Front. Ecol. Evol.* 11, 1033818.
- Khan, M.A.Z., Liang, Q., Maria, M.S.M., Liu, T.-X., 2016. Effect of temperature on functional response of *Aphidius gifuensis* (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Fla. Entomol.* 99, 696-702.
- Liu, J., Huang, W., Chi, H., Wang, C., Hua, H., Wu, G., 2017. Effects of elevated CO₂ on the fitness and potential population damage of *Helicoverpa armigera* based on two-sex life table. *Sci. Rep.* 7, 1119.
- Messing, R., Rabasse, J.M., 1995. Oviposition behavior of the polyphagous aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). *Agric. Ecosyst. Environ.* 52, 13-17.
- Moreno-Delafuente, A., Fereres, A., Viñuela, E., Medina, P., 2021. Elevated carbon dioxide reduces *Aphis gossypii* intrinsic increase rates without affecting *Aphidius colemani* parasitism rate. *Biol. Control* 163, 104741.
- Prado, S.G., Jandricic, S.E., Frank, S.D., 2015. Ecological interactions affecting the efficacy of *Aphidius colemani* in greenhouse crops. *Insects* 6, 538-575.
- Sangle, P.M., Satpute, S.B., Khan, F.S., Rode, N.S., 2015. Impact of climate change on insects. *Trends in Biosci.* 8, 3579-3582.
- SAS Institute, 2002. *SAS user's guide: Statistics, version 9.4*. SAS Institute, Cary, NC.
- Schenk, D., Bacher, S., 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. *J. Anim. Ecol.* 71, 524-531.
- Schulze-Sylvester, M., Reineke, A., 2019. Elevated CO₂ levels impact fitness traits of vine mealybug *Planococcus ficus* Signoret, but not its parasitoid *Leptomastix dactylopii* Howard. *Agronomy*, 9, 326.
- Solomon, S., Plattner, G.-K., Knutti, R., Friedlingstein, P., 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *PNAS* 106, 1704-1709.
- Stiling, P., Cornelissen, T., 2007. How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant-herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO₂-mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. *Global Change Biol.* 13, 1823-1842.
- Vásquez, G.M., Orr, D.B., Baker, J.R., 2006. Efficacy assessment of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) for suppression of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) in greenhouse-grown chrysanthemum. *J. Econ. Entomol.* 99, 1104-1111.
- Wagner, D.L., Grames, E.M., Forister, M.L., Stopak, D., 2021. Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *PNAS* 118, e2023989118.
- Xie, H., Zhao, L., Yang, Q., Wang, Z., He, K., 2015. Direct effects of elevated CO₂ levels on the fitness performance of Asian corn borer (Lepidoptera: Crambidae) for multigenerations. *Environ. Entomol.* 44, 1250-1257.
- Yan, H.-Y., Guo, H.-G., Sun, Y.-C., Ge, F., 2020. Plant phenolics mediated bottom-up effects of elevated CO₂ on *Acyrtosiphon pisum* and its parasitoid *Aphidius avenae*. *Insect Sci.* 27, 170-184.
- Zamani, A., Talebi A., Fathipour, Y., Baniamiri, V., 2006. Temperature-dependent functional response of two aphid parasitoids, *Aphidius colemani* and *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Aphididae), on the cotton aphid. *J. Pest Sci.* 79, 183-188.