



Original research article

등검은말벌 (*Vespa velutina nigrithorax*) 여왕벌 봄철 발생시기 예측 모델 개발

박성빈¹, 김민중², 정철의^{1,3,*}

¹안동대학교 식물의학과, ²국립산림과학원 산림병해충연구과, ³안동대학교 농업과학연구소

Development of a Predictive Model for the Spring Emergence of *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae) in Korea

Seongbin Bak¹, Min-Jung Kim² and Chuleui Jung^{1,3,*}

¹Department of Plant Medicals, Andong National University, Andong 36729, Republic of Korea

²Forest Entomology and Pathology Division, National Institute of Forest Science, Seoul 02455, Republic of Korea

³Agricultural Science and Technology Research Institute, Andong National University, Andong 36729, Republic of Korea

Abstract

Mated queens of *Vespa* hornets overwinter and subsequently emerge in the spring. Accurately predicting this emergence timing is critical not only for effective management but also for enhancing our understanding of their ecological patterns. Such timing is crucial to align control measures with the most vulnerable phase for the pest. Since its introduction in 2003, the *Vespa velutina nigrithorax* has become a significant threat to beekeeping. The control measures applied in spring greatly affect the population levels in the summer and fall seasons. This study developed a predictive model for the spring emergence of *V. velutina nigrithorax* using data collected from April 1 to June 30, over the years 2014 to 2020, across ten different regions. The model is based on degree days, utilizing a base temperature of 8°C, with thermal requirements of 350-degree days (DD) starting from a biofix date of January 1st. Thermal requirement variations were modeled using a two-parameter Weibull function. The model well captures the observed patterns of *V. velutina* queen emergence and can be effectively used to schedule the monitoring and control of these queens in the spring.

Keywords

Vespa velutina nigrithorax, Spring emergence, Phenology, Degree days model, Base temperature

서론

등검은말벌은 벌목(Hymenoptera) 말벌과(Vespidae)에 속하는 진사화성 곤충이다(O'Donnell, 1998). 등검은말벌은 13개의 아종이 존재하는데 이 중 중국 남부지방에서 서식하는 *nigrithorax* 아종이 비 토착 지역으로 침입해 온 것으로 알려져 있다(Perrard *et al.*, 2014). 유럽에서는 2004년 프랑스 Aquitaine지역을 시작으로 점차 분포가 확산되

어 나갔다(Haxaire *et al.*, 2006). 현재는 프랑스를 비롯한, 2010년 스페인(López *et al.*, 2011), 2011년 벨기에(Rome *et al.*, 2013)와 포르투갈(Grosso-Silva and Maia, 2012), 2012년 이탈리아(Demichelis *et al.*, 2014), 2014년 독일(Witt, 2015), 2016년 영국(Budge *et al.*, 2017) 등 유럽에 정착이 확인되었다. 한국에서는 등검은말벌이 2003년에 최초로 확인되었고, 이들은 상해를 거쳐 부산항에 침입한 것으로 추정된다(Kim *et al.*, 2006; Takeuchi *et al.*, 2017).

외래종인 등검은말벌은 생태적 측면에서 국내 토착 말벌 군집에 부정적인 영향을 미치고 있다. 국내에서 등검은말벌 침입 이전 말벌 군집은 좀말벌이나 털보말벌이 우점하였으나 점차 등검은말벌이 밀도가 증가하고 다른 토착 말벌의 개체 수가 감소하는 현상이 지속해서 보고되었다(Jung *et al.*, 2007; Choi *et al.*, 2012). 그 원인으로 Choi *et al.* (2012)은 등검은말벌이 몸체 크기, 둥지, 서식처 특성, 먹이 등 이 털보말벌과 생태적 지위가 유사하여, 경쟁의 우위를 점한 등검은말벌 개체군 증가가 털보말벌 개체군에 큰 위협 요인이 될 수 있다고 추정하였다. 이 밖에도 등검은말벌은 사람에게 대한 공격성이 강한 종으로 알려져 있으며(Kim *et al.*, 2023a), 2015년에는 말벌집 제거 작업 중이던 소방관이 등검은말벌에 쏘여 순직하는 일이 발생하기도 하였다. 또한 양봉산업 측면에서 등검은말벌은 심각한 해충으로 간주되고 있다. Tan *et al.* (2007)에 따르면 등검은말벌은 양봉꿀벌(*Apis mellifera*)에 대한 먹이 선호성이 높아 양봉산업에 큰 위협이 된다고 보고하였다. 특히 우리나라의 경우 1 km²당 봉군수가 26개에 달할 정도로 높은 양봉 밀도를 가지고 있어 등검은말벌 개체군이 성장하기에 좋은 여건을 갖추고 있다(Jung *et al.*, 2007). Quentin *et al.* (2021)은 먹이 펠렛의 무게를 고려하였을 때, 등검은말벌 봉군 하나가 꿀벌만을 먹이로 소비하였을 때 대략 97,000마리가 필요할 것으로 예측하였다. 이는 꿀벌 봉군 쇠퇴로 이어지며, 결국 양봉 산물 생산과 더불어 주변 식생의 화분매개에 부정적인 영향을 줄 수 있다. 따라서, 국내에 유입된 등검은말벌의 밀도 관리는 벌 쏘임 사고 등 국민 건강, 양봉 산업 피해, 방제 비용 등 경제적 부담, 그리고 생태적 영향을 고려할 때 매우 중요하다(Jung, 2012; Lima *et al.*, 2022).

등검은말벌과 같은 말벌류는 중위도 지역에서 연간 1회 발생하며, 전년도에 교미를 마친 여왕이 월동하여, 이듬해 4월부터 출현하기 시작한다(Kim *et al.*, 2023a). 월동을 마친 여왕벌은 초기 둥지를 짓고 산란하며, 첫째 일벌이 출현할 때까지 여왕벌 혼자 먹이활동을 진행한다. 여왕은 첫째 일벌 유충을 양육하기 위하여 꿀벌을 포함한 곤충류들을 주로 사냥한다(Parred *et al.*, 2009; Sim *et al.*, 2014). 초기 둥지에는 8~12마리의 첫째 일벌이 나오고, 5월 말부터 일벌 성충이 출현하기 시작하며, 첫째 일벌이 성충이 되면 여왕벌은 점차 외부활동을 중단하고 산란에 집중하기 시작한다. 첫째 일벌들은 다음 세대 일벌의 육아를 위하여 곤충류 등 단백질 먹이원을 주로 사냥한다.

말벌 봉군은 7~8월에 최전성기를 맞이하며, 9월부터 생식 개체를 생산하기 시작한다(Kishi and Goka, 2017). 처녀 여왕 개체들은 교미 후 월동을 준비하기 위하여 수액을 주로 섭취한다. 월동 준비를 마친 여왕은 흙 밑이나 나무 그루터기에 월동처를 만들어 겨울을 보낸 뒤 다음 해 봄에 다시 깨어난다. 월동에 성공하여 봄철 활동하는 교미한 여왕들에 의해 연중 세대가 시작되며, 따라서 여왕벌 발생시기에 예찰과 포획은 연간 밀도관리에 중요한 요소가 될 수 있다.

온도는 곤충의 발육 및 활동 등을 결정하는 중요한 요인으로 알려져 있으며, 이는 발생시기를 결정하는 데 중요한 역할을 한다(Uvarov, 1931). 우리나라와 같은 온대 지역은 겨울이 있기 때문에 곤충들은 반드시 생존과 발육에 부적합한 낮은 기온을 경험하게 된다. 이 기간 동안, 곤충은 종마다 저온 적응 전략을 가지며 특정 발육 단계에서 휴면태 등으로 월동을 하고, 이듬해 발육을 개시하여 다시 활동하게 된다. 곤충이 온도에 의존적으로 반응하는 특성을 기반으로, 이들의 발생시기를 예측하기 위해 누적온일도를 이용한 모델들이 널리 활용되고 있다(Kim and Lee, 2008; Kim *et al.*, 2020; Kim *et al.*, 2023b). 이러한 누적온일도 기반 모델은 일반적으로 1) 곤충이 발육이나 활동 개시를 위해 필요한 열요구량(누적온일도; degree days), 2) 일별 온일도가 누적되기 시작하는 온도(기준 온도; °C), 3) 일별 온일도가 누적되기 시작하는 날짜(biofix)로 구성된다(Kim *et al.*, 2020, 2023b). 따라서 누적온일도의 개념을 이용하여 발육시기를 예측하기 위해서는 이 세 가지 파라미터에 대한 추정이 필요하며, 개체별로 필요로 하는 누적온일도의 변동성을 설명할 수 있는 모델이 필요하다. 이러한 누적온일도 모델은 대상 해충의 발생 예찰 및 방제를 위한 기초 정보로 활용될 수 있다(Wagner *et al.*, 1984a, 1984b; Curry and Feldman, 1987).

말벌류에서 여왕벌의 봄철 출현시기는 월동 휴면 기간과 휴면 타파 조건 등 생물적 요인과 월동처의 위치, 휴면 타파 이후 휴지기간 동안의 온도 변화, 활동 개시를 위한 기준 온도 및 열 누적 요구량 등 생태적 요인이 관여된다(Nadolski, 2013). 그러나 현재 등검은말벌의 월동에 관한 데이터는 매우 제한적이다. 말벌의 월동처로 보고된 토양이나 썩은 나무 속과 같은 미소서식처(Van Itterbeeck *et al.*, 2021)의 기상 데이터 확보가 어렵기 때문에 본 연구에서는 대기 기상 데이터와 월동처 지질과의 연관성을 가정하여, 등검은말벌 여왕의 봄철 발생시기를 예측할 수 있는

누적온일도 모델 개발을 시도하였다. 이를 위해서 장기 모니터링을 통해 확보된 등검은말벌 여왕벌 포획데이터와 대기온도 데이터를 이용하였다. 이후 모델을 구성하는 일별 온일도 누적 시작일, 기준 온도, 누적온일도를 추정하고, 등검은말벌 여왕벌의 봄철 활동에 필요한 열요구량 변동을 수식화하여 봄철 활동시기를 예측하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 등검은말벌 봄철 발생 모니터링

등검은말벌의 봄철 출현 데이터는 경북 안동시를 포함한 10개지역에서 2014년부터 2020년까지 7년간 조사가 이루어졌다. 월동처에서 빠져나온 말벌 여왕벌은 먼저 수액 등을 섭취한 이후 초기 동지를 만든다(Van Itterbeek *et al.*, 2021)는 선행연구의 내용에 맞춰 포획 효율이 확인된 유인액을 유인제로 하는 시판 트랩을 이용하여 등검은말벌의 발생을 조사하였다. 시중에서 판매 중인 말벌포획기(한국, (주)다목에코텍)를 지역별로 양봉장 또는 인근 야산에 3개씩 3군데 이상 설치하였다. 트랩 간 거리는 최소 100 m 이상이 되도록 설치하였다. 유인액으로는 트랩과 같은 회사에서 개발된 말벌 유인액(참나무벌효액+설탕)을 사용하였고, 켈형과 액상형을 1:5 비율로 투입하였다. 2014년부터 2020년까지 매년 4월 1주차부터 6월 4주차까지 1주일 간격으로 포획된 말벌을 수거하여 조사하였다. 수거한 말벌은 70% 알코올병에 옮겨 담은 뒤 냉동보관(-20°C) 하면서 표본화, 계수 및 동정을 실시하였다. 말벌의 분류는 Carpenter(1987), Carpenter and Kojima(1997), Kim *et al.*(1994, 2006), Jung(2012)와 Choi *et al.*(2012)을 바탕으로 진행되었으며, 등검은말벌 여왕벌의 포획수만 본 연구에서 사용하였다. 전체 모니터링 데이터에서 등검은말벌 여왕의 포획수가 10개체 미만인 경우에는 모델의 신뢰성을 위해 분석에서 제외하였다. 시군단위로 동일한 날짜에 수거된 포획수를 합하여, 6년간 10개 지역에서 총 22세트의 발생 데이터를 구축하였다.

2. 기온 데이터

기온 데이터는 기상청 날씨누리(<https://www.kma.go.kr/kma/>)의 데이터베이스를 이용하였다. 말벌 모니터링 지점(시군 단위)에 종기상관측소가 없을 경우에는 가

장 가까운 지역의 기온데이터를 이용하였다. 기온데이터는 각 모니터링 지점의 1월 1일부터 6월 말까지의 일별 최고온도, 최저온도, 평균온도로 구성하였다.

3. 누적온일도 모델 파라미터

본 연구에서는 등검은말벌의 휴면 종료 및 활동에 필요한 열 요구량 등의 정보가 없기 때문에 모델을 구성하는 파라미터들의 범위를 설정하고 관찰된 발생일을 가장 잘 설명하는 조합을 탐색하는 방식으로 이루어졌다. 파라미터는 온일도 누적 시작일, 기준 온도, 누적온일도로 하였다. 온일도 누적 시작일로는 총 4개 날짜 1월 1일, 2월 1일, 3월 1일, 4월 1일을 설정하였다. 기준온도는 0~15°C의 범위에서 0.1°C 간격으로 총 151개를 탐색하였다. 누적온일도는 40~1300 degree days(DD)의 범위에서 0.1 DD 간격으로 1,261개를 설정하였다. 따라서 총 761,644개의 파라미터 조합(4×151×1,261)을 분석하였다.

등검은말벌 여왕벌 모니터링 데이터에서 각 세트별로 중위값에 해당하는 50% 누적 발생일을 구하였다. 트랩 수거가 1주일 간격으로 진행되었으므로 50% 발생일은 줄리안데이(Julian day) 기준으로 선형 보간법으로 추정하였다. 그 다음 데이터를 훈련(17개)과 테스트 세트(5개)로 임의 분할하고, 각각의 파라미터 조합 설정 값과 훈련 데이터에 해당하는 일별 기온 값을 이용해서 발생 예측일을 결정하였다. 예를 들어, 1월 1일, 0°C, 40 DD의 조합에서는 0°C 기준온도로 계산한 일별 온일도를 1월 1일부터 누적하여 40 DD에 도달한 날짜를 구하였다. 일별 온일도는 단일삼각함수법(Single-Sine method)으로 계산하였으며, 관측값에 기반한 50% 누적 발생일과 비교하였다. 4개의 온일도 누적 시작일별로 17개 데이터 세트에 대한 평균제곱근오차(RMSE)를 구한 후 그 값이 가장 작은 조합을 선발하였다. 4개의 온일도 누적 시작일별로 결정된 파라미터들을 테스트 데이터를 이용하여 평균제곱근오차가 가장 작은 1개의 조합을 최종 선발하였다. 모든 분석은 R 4.1.2에서 수행하였다.

4. 여왕벌 출현 분포

누적온일도 모델의 최종 파라미터를 이용하여 트랩에 포획된 등검은말벌 여왕벌의 관찰된 누적 발생 빈도(0-1)에 해당하는 날짜의 누적온일도를 계산하였다. 누적 발생 빈도와 누적온일도의 관계를 2-parameters Weibull

Table 1. Parameter estimations of base temperature (°C) and thermal requirement (DD) relative to the biofix (starting date for degree-day accumulation) and subsequent root mean squared error (RMSE) in model selection

Biofix	Base temperature (°C)	Thermal requirement (DD)	RMSE		Final selection
			Training	Test	
01-Jan	8.0	350.0	5.57	4.07	Selected
01-Feb	1.2	801.4	5.39	4.71	
01-Mar	0.0	787.1	5.19	4.63	
01-Apr	1.0	521.3	5.06	5.21	

(Bowers *et al.*, 1997) 함수를 이용하여 표현하였다(식 1).

$$F(x) = 1 - \exp\left(-\left(\frac{x}{\alpha}\right)^\beta\right) \quad (1)$$

식 (1)에서 $F(x)$ 는 등검은말벌 여왕벌의 누적 발생 빈도, x 는 누적온일도이며, α 와 β 는 추정해야 할 매개변수이다. α 는 전체 등검은말벌 여왕의 63.2%가 포획된 시점의 누적온일도를 의미하며, β 는 분포의 기울기를 결정하는 파라미터이다.

개발된 누적분포모델을 기존 문헌의 등검은말벌 여왕벌의 포획 데이터를 이용하여 평가하였다(Sim *et al.*, 2014). 모델 검증 데이터는 양산시와 기장군에서 조사되었으며 본 연구와 동일한 트랩이지만, 다른 유인액을 사용한 자료이다. 검증 데이터가 수집된 지점의 기상자료를 이용하여 누적온일도를 구하고 각 관찰 비율이 관찰될 것으로 예상되는 날짜를 모델을 이용하여 예측하였다. 예측일과 관측일을 줄리안데이로 변환한 후 상관관계를 계산하고, 모델의 적용 가능성을 최종적으로 평가하였다.

결 과

1. 등검은말벌 여왕벌 봄철 발생 모니터링

등검은말벌의 봄철 발생 초일은 4월 20일에서 30일경 (Julian day 110~120)에 주로 확인되었다. 최대 발생일은 5월 10일에서 5월 30일경 (Julian day 130~150) 나타났다. 같은 지역이라도 연도별로 발생 초일과 최성기에 변이가 존재하였다.

2. 누적온일도 모델

온일도 모델의 파라미터들을 검토한 결과는 Table 1과

Table 2. Parameter estimation (Mean \pm SEM) of two-parameter Weibull function to describe the spring emergence distribution of *Vespa velutina* queen in Korea with base temperature of 8°C and biofix of January 1st

Biofix	Parameter	
	α	β
Jan. 1 st	395.978 \pm 5.773***	3.788 \pm 0.275***
R ²	R ² = 0.84, P < 0.005	

같다. 온일도 누적 시작점에 따라 최적의 파라미터 조합이 크게 달라졌다. 테스트 데이터를 이용한 평가에서는 1월1일부터 온일도를 누적하는 것이 가장 작은 오차를 보였다. 따라서 이 조합을 등검은말벌 여왕의 봄철 발생시기 예측을 위한 파라미터로 최종 선택하였다(Table 1). 1월 1일부터 8°C의 기준온도로 일별 온일도를 누적하였을 때 350DD에서 성충의 50%가 출현할 것으로 예측되었다.

선정된 조합을 이용하여 계산된 등검은말벌 여왕의 누적발생은 Weibull 함수로 잘 설명되었다(Table 2; Fig. 1). 각 모수는 395.978 \pm 5.773과 3.788 \pm 0.275로 추정되었다. 모형으로 추정된 등검은말벌 여왕벌의 출현시기는 약 200~600 DD인 것으로 나타났다. 예측치와 관측치 사이의 상관계수는 0.94 (Pearson's r)로 계산되어, 등검은말벌 여왕의 발생 분포를 비교적 잘 설명할 수 있었다.

고 찰

등검은말벌 여왕의 출현시기에 대한 편향을 줄이기 위하여 장기간에 걸쳐 다양한 지역에서 포획을 진행하였으나, 일부지역에서는 소수만 포획되어(10개체 미만) 데이터로 사용할 수 없는 경우도 있었다. 이는 해당지역에서

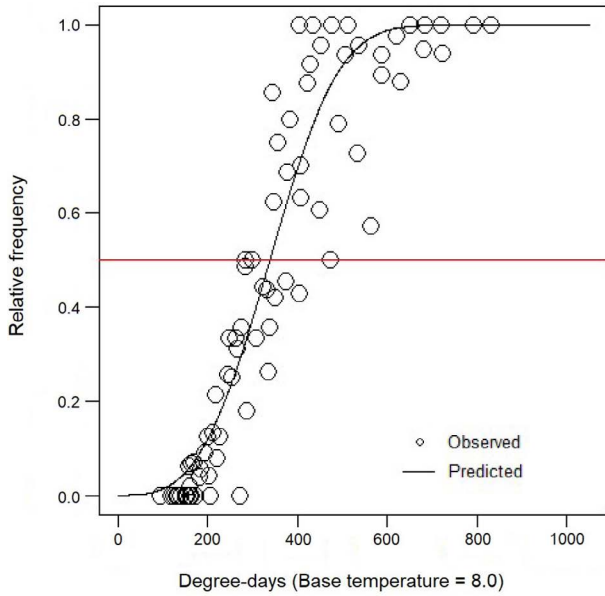


Fig. 1. Cumulative frequency distribution of *Vespa velutina* queen in Korea relative to the accumulative degree-day with base temperature of 8°C.

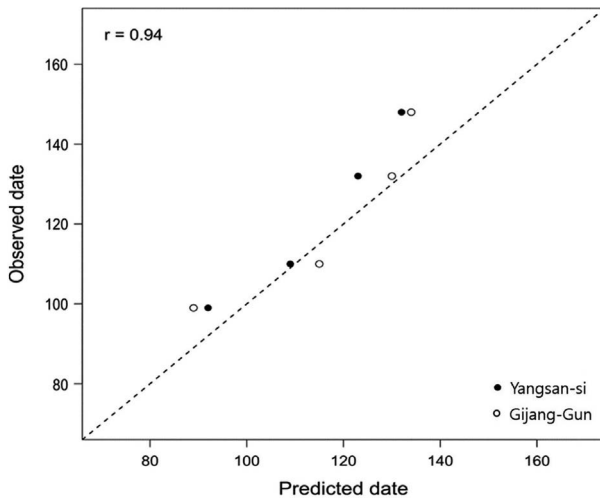


Fig. 2. Validation of the spring emergence model of *Vespa velutina* queen with the independent, field collected data from Yangsan-si (black) and Gijang-gun (white), GN, Korea from Sim *et al.* (2014).

모니터링이 침입 초기에 진행되었거나, 서식지 적합성, 기후 조건 등에 따른 개체군 변동이 원인일 수 있다(Kim *et al.*, 2023a). 따라서 모델 개발을 위해 충분한 등검은말벌 여왕벌 개체가 포획된 데이터 세트만 이용하였다. 개발한 모델은 기온 요인의 영향을 반영하여, 경험적인 출현 날짜보다 더욱 정확한 예측을 할 수 있을 것으로 보인다. 하

지만 등검은말벌 여왕벌 출현 빈도 분포의 후반부에는 예측치와 관측치 간에 차이가 있었다. 이는 유인액의 선호성에 따른 결과일 수 있다. 본 연구에서는 시판 제품을 이용한 반면에, 모델의 평가 데이터는 포도주 발효액 등 다른 유인액을 이용하여 조사한 자료이다. 등검은말벌 여왕의 활동하기 시작하는 4월 초와 후반부인 5월에는 밀원 등 이용할 수 있는 먹이에 차이가 있을 것으로 예상된다. 따라서 유인액의 선호성이나 주변 식생에 따라서 포획 빈도에 차이가 발생할 수 있을 것으로 보인다.

본 연구에서는 4가지의 온일도 누적 시작일을 검토하였는데, 1월 1일이 가장 적합한 것으로 나타났으며, 이 경우에 기준온도 역시 가장 합리적인 것으로 보인다. Nietschke *et al.* (2007)에 따르면 1972년부터 2004년까지 수집된 53종의 벌류의 온도 관련 발육 데이터에서 평균 발육 시작 온도가 9.36°C이었으며 최저 값은 3.70°C이고, 최대값은 13.70°C로 확인되었다. 본 연구에서 최종 선택된 모델에서도 기준온도가 8.0°C로 추정되어 과거 연구 결과의 범위에 포함되는 반면, 누적 시작일을 달리했을 때는 기준온도가 0.0~1.2°C로 계산되어 매우 낮게 계산되었다. 따라서 벌류의 열반응을 고려했을 때, 최종 선택된 모델이 가장 합리적인 것으로 보인다. 하지만 등검은말벌의 온도에 따른 생리적 반응을 고려하지 않고, 야외에서 관찰된 데이터를 기반한 추정이기 때문에 더욱 정확한 예측을 위해서는 추가적인 연구가 필요할 것으로 보인다. Jeong and Jung (2011)의 연구에 따르면, 월동 머리뿔가위벌 성충이 추정된 발육영점온도보다 낮은 4°C에서도 성충 발육에 성공한 사례가 있었으며, 이는 추후에는 실내 사육을 통한 정밀한 데이터 수집이 필요하다는 것을 시사한다.

개발된 모델을 과거 Sim *et al.* (2014)이 조사하여 보고한 데이터와 비교했을 때 비교적 높은 적합성을 보여, 모델이 활용 가능하다는 것을 확인하였다. 따라서 봄철 기온에 따라 등검은말벌 여왕벌의 발생시기가 달라질 수 있음이 확인된 바, 봄철 여왕벌 방제시기는 당해년도의 기상 상황에 따라 조정되어야 한다. 그러나 더욱 정확한 예측을 위해서는 월동 여왕벌 월동처 미기상에 고려할 필요가 있으며, 향후 휴면 및 휴면 타파 조건과 함께 열 반응에 대한 심도있는 연구가 요구된다.

본 연구는 등검은말벌 여왕벌의 봄철 출현 패턴을 예측할 수 있는 모델을 개발하였다. 이를 위해 기준온도, 온일

도 누적 시작일을 추정하였고, 출현 분포를 수식으로 표현하였다. 현재 국내의 말벌류에 관한 연구는 주로 방제에 초점이 맞춰져 말벌류에 대한 출현 데이터가 단편적으로 존재하며, 장기간의 모니터링 데이터는 부족하다. 이번 연구에서 제안한 방법으로 충분한 양의 말벌류의 봄철 출현 데이터가 누적된다면 등검은말벌뿐만 아니라 토착의 다른 말벌종에 대한 봄철 출현시기와 개체군 동태 등 기초적인 생태자료로 활용이 가능할 것으로 예상된다.

적 요

등검은말벌 여왕벌의 봄철 출현시기를 예측하기 위해 누적온일도 기반 모델을 개발하였다. 모델의 파라미터인 기준온도는 0°C에서 15°C까지 0.1°C 간격으로, 누적온일도는 40 DD에서 1500 DD까지 1 DD 간격으로 다양한 조합을 검토하였다. 또한 온일도 누적 시작일을 고려하였으며, 그 결과 1월 1일부터 8°C의 기준온도로 온일도를 누적하였을 때 350 DD에서 봄철 여왕벌의 50%가 출현을 완료하는 것으로 추정되었다. 추정한 누적온일도를 기반으로 출현 분포를 모의한 결과 등검은말벌 여왕벌은 200 DD에서 발생이 시작되어 600 DD에 발생이 마무리 되었고, 실제 발생 데이터를 비교적 잘 설명하였다.

감사의 글

본 연구는 농촌진흥청 말벌 기후변화 모니터링 과제 (PJ013463)와 국립산림과학원 연구과제 (FE0703-2022-01-2024)의 지원을 일부 받았습니다.

인용 문헌

- Bowers, N. L., H. Gerber, J. Hickman, D. Jones and C. Nesbitt. 1997. Actuarial Mathematics, 2nd ed. Society of Actuaries.
- Budge, G. E., J. Hodgetts, E. P. Jones, J. C. Ostojá-Starzewski, J. Hall, V. Tomkies, N. Semmence, M. Brown, M. Wakefield and K. Stainton. 2017. The invasion, provenance, and diversity of *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae) in Great Britain. PLoS One 12: e0185172.
- Carpenter, J. M. 1987. Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). Syst. Entomol. 12(4): 413-431.
- Carpenter, J. M. and J. Kojima. 1997. Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). Nat. Hist. Bull. Ibaraki Univ. 1: 51-92.
- Choi, M. B., S. J. Martin and J. W. Lee. 2012. Distribution, spread and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea. J. Asia-Pac. Entomol. 15: 473-477.
- Curry, G. L. and R. M. Feldman. 1987. Mathematical foundations of population dynamics. Texas Engineering Experiment Station, Texas A&M University System. 246pp.
- Demichelis, S., A. Manino, G. Minuto, M. Mariotti and M. Porporato. 2014. Social wasp trapping in northwest Italy: comparison of different bait-traps and first detection of *Vespa velutina*. Bull. Insectology 67: 307-317.
- Grosso-Silva, J. M. and M. Maia. 2012. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Vespidae), new species for Portugal. Arq. Entomol. 2015: 53-54.
- Haxaire, J., J. Bouguet and J. Tamisier. 2006. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, a formidable addition for French fauna (Hym., Vespidae). Bull. Soc. Entomol. France 111: 194.
- Jeong, S. A. and C. Jung. 2011. Effect of Temperature and Relative Humidity on the Emergence of Overwintered *Osmia cornifrons* (Hymenoptera: Megachilidae). Korean J. Apic. 26(4): 261-266.
- Jung, C., M. Kang and D. Kim. 2007. Vespidae Wasps (Hymenoptera) Occurring around Apiaries in Andong, Korea - I. Taxonomy and life history. Korean J. Apic. 22(1): 53-62.
- Jung, C. 2012. Spatial Expansion of an Invasive Hornet, *Vespa velutina nigrithorax* Buysson (Hymenoptera: Vespidae) in Korea. Korean J. Apic. 27(2): 87-93.
- Kim, H. and J. H. Lee. 2008. Phenology simulation model of *Scotinophara lurida* (Hemiptera: Pentatomidae). Environ. Entomol. 37(3): 660-669.
- Kim, J. K., M. B. Choi and T. Y. Moon. 2006. Occurrence of *Vespa velutina* Lepeletier from Korea, and a revised key for Korean *Vespa* species (Hymenoptera: Vespidae). Entomol. Res. 36: 112-115.
- Kim, J. K., T. Y. Moon and I. B. Yoon. 1994. Systematics of Vespine Wasps from Korea, I. Genus *Vespa* Linnaeus (Vespidae, Hymenoptera). Entomol. Res. 24(2): 107-115.
- Kim, M.-J., S. Baek and J.-H. Lee. 2020. Egg Hatching and First Instar Falling Models of *Metcalfa pruinosa* (Hemiptera: Flatidae). Insects 11: 345.
- Kim, M.-J., S. Bak and M.-J. Kim. 2023a. Modeling abundance and risk impact of *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae) in Korea: application of a species abundance model. Sci. Rep. 13: 13616.
- Kim, M.-J., K. E. Kim, S. Son, Y. Park, Y. Nam and J.-K. Jung. 2023b. Development of a Phenology Model for

- Egg Hatching of Walking-Stick Insect, *Ramulus mika-do* (Phasmatodea: Phasmatidae) in Korea. *Forests* 14: 1710.
- Kishi, S. and K. Goka. 2017. Review of the invasive yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae), in Japan and its possible chemical control. *Appl. Entomol. Zool.* 52: 361-368. <https://doi.org/10.1007/s13355-017-0506-z>
- Lima, C. G., A. S. Vaz, J. P. Honrado, J. Aranha, N. Crespo and J. R. Vicente. 2022. The invasion by the Yellow-legged hornet: A Systematic Review. *J. Nat. Conserv.* 67: 126173.
- López, S., M. González and A. Goldarazena. 2011. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae): first records in Iberian Peninsula. *Bull. OEPP* 41: 439-441.
- Nadolski, J. 2013. Phenology of European Hornet, *Vespa crabro* L. and Saxon Wasps, *Dolichovespula saxonica* Fabr. (Hymenoptera: Vespidae) and the Influence of the Weather on the Reproductive Success of Wasps Societies in Urban Conditions. *Sociobiology* 60(4): 477-483.
- Nietschke, B. S., R. D. Magarey, D. M. Borchert, D. D. Calvin and E. Jones. 2007. A developmental database to support insect phenology models. *Crop Prot.* 26(9): 1444-1448.
- O'Donnell, S. 1998. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Ann. Rev. Entomol.* 43(1): 323-346.
- Perrard, A., J. Haxaire, A. Rortais and C. Villemant. 2009. Observations on the colony activity of the Asian hornet *Vespa velutina* Lepeletier 1836 (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) in France. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 45(1): 119-127.
- Perrard, A., M. Arca, Q. Rome, F. Muller, J. Tan, S. Bista, H. Nugroho, R. Baudoin, M. Baylac, J. Silvain, J. M. Carpenter and C. Villemant. 2014. Geographic Variation of Melanisation Patterns in a Hornet Species: Genetic Differences, Climatic Pressures or Aposematic Constraints? *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094162>
- Quentin, R., A. Perrard, F. Muller, C. Fontaine, D. Zuccon and C. Villemant. 2021. Not just honeybees: predatory habits of *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) in France. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 57(1): 1-11.
- Rome, Q., L. Dambrine, C. Onate, F. Muller, C. Villemant, A. L. Garcia-Pérez, M. Maia, P. Carvalho-Esteves and E. Bruneau. 2013. Spread of the invasive hornet *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, in Europe in 2012 (Hym., Vespidae). *Bull. Soc. Entomol. France* 118: 21-22.
- Sim, H. S., M. L. Lee, Y. S. Choi, H. G. Kim, I. P. Hong, S. O. Woo, K. H. Byeon and M. Y. Lee. 2014. Pattern of Emergence of *Vespa velutina nigrithorax* Buysson (Hymenoptera: Vespidae) on Spring in South Part of Korea. *J. Apic.* 29(4): 353-358.
- Takeuchi, T., R. Takahashi, T. Kiyoshi, M. Nakamura, Y. N. Minoshima and J. Takahashi. 2017. The origin and genetic diversity of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina* introduced in Japan. *Insectes Soc.* 64: 313-320.
- Tan, K., S. Radloff, J. J. Li, H. R. Hepburn, M. X. Yang, L. J. Zhang and P. Neumann. 2007. Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Die Naturwissenschaften* 94: 469-472.
- Uvarov, B. P. 1931. Insects and climate. *Trans. Entomol. Soc. London.* 79: 1-247.
- Van Itterbeeck, J., Y. Feng, M. Zhao, C. Wang, K. Tan, T. Saga, K. Nonaka and C. Jung. 2021. Rearing techniques for hornets with emphasis on *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): A review. *J. Asia-Pac. Entomol.* 24(2): 103-117.
- Wagner, T. L., H. Wu, P. J. H. Sharpe, R. M. Schoolfield and R. N. Coulson. 1984a. Modeling Insect Development Rates: a Literature Review and Application of a Biophysical Model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77(2): 208-220.
- Wagner, T. L., H. Wu, P. J. H. Sharpe and R. N. Coulson 1984b. Modeling Distributions of Insect Development Time: a Literature Review and Application of the Weibull Function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77(5): 475-483.
- Witt, R. 2015. Erstfund eines Nestes der Asiatischen Hornisse *Vespa velutina* Lepeletier, 1838 in Deutschland und Details zum Nestbau (Hymenoptera, Vespinae). *Ampulex* 7: 42-53.