

곤충과 응애의 분류군별 공통고유최적온도, 발육최적온도 및 산란최적온도의 분포 양상

안정준* · 최경산

농촌진흥청 국립원예특작과학원 온난화대응농업연구소

Distribution Patterns of Intrinsic Optimal Temperature, Optimal Development Temperature and Optimal Fecundity Temperature by Classification Group of Insects and Mites

Jeong Joon Ahn* and Kyung San Choi

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

ABSTRACT: Insects have evolved successfully by adapting to their environments through development and reproduction. Temperature-dependent models have been used to calculate the intrinsic optimal, optimal development, and optimal fecundity temperatures of insects and mites; for this study, we reviewed 112 works that focused on these parameters. The insects and mites investigated in this study include 14 Acari, 8 Coleoptera, 5 Diptera, 31 Hemiptera, 7 Hymenoptera, 18 Lepidoptera, 1 Orthoptera, 5 Psocoptera, and 5 Thysanoptera species. The results of this study showed that the interval distance between the intrinsic optimal and optimal fecundity temperatures was smaller than that between the intrinsic optimal and optimal development temperatures of the all insects and mites investigated except for those in the order Thysanoptera. We found that there is a close relationship between the intrinsic optimal and optimal fecundity temperatures.

Key words: Insects, mites, intrinsic optimal temperature, optimal development temperature, optimal fecundity temperature

초 록: 곤충은 주변환경에 적응하며 발육과 번식을 통해 진화하여 왔다. 온도발육모형을 이용하여 곤충과 응애 분류군별 공통고유최적온도, 발육최적온도, 산란최적온도를 산출하기 위해 112편의 논문에서 응애류 14종, 딱정벌레목 8종, 파리목 5종, 노린재목 31종, 벌목 7종, 나비목 18종, 메뚜기목 1목, 다듬이벌레목 5종, 총채벌레목 5종의 온도발육과 산란자료를 분석하였다. 분석을 통하여 총채벌레목을 제외하고 공통고유최적온도는 발육최적온도보다는 산란최적온도와 차이가 적었다. 본 종설을 통해 공통고유최적온도는 발육최적온도보다는 산란최적온도와 밀접한 관계가 있을 가능성이 높음을 제안하였다.

검색어: 곤충, 응애, 공통고유최적온도, 발육최적온도, 산란최적온도

곤충과 응애의 생활사에는 발육과 번식 과정이 존재한다. 많은 곤충들은 발육단계별로 다른 서식지, 다른 먹이 자원, 다른 미소서식환경을 이용하며 온도, 습도 등 주변환경에 대한 민감도가 다를 수 있다(Price, 1997). 발육 과정은 성적으로 성숙하

지 않은 단계로 주변환경에 민감하게 반응하여 표현형 가소성을 나타낼 수 있고, 번식기는 보다 유전적인 요소가 강하게 적용되어 본연의 개체군이 가지고 있는 유전적 특성을 다음 세대에 전달하려는 특성을 가지고 있다(Roff, 1992; Whitman and Ananthkrishnan, 2009). 발육과 번식과정에서 곤충은 자신이 가지고 있는 생체에너지를 적절히 분할 이용함으로써 환경에

*Corresponding author: j2ahn33@korea.kr

Received December 21 2021; Revised January 13 2022

Accepted January 24 2022

1) 생물의 행동, 생리 등 표현형이 특정 환경에 반응하여 변화하는 것

적응하여 살아남아 미래 세대를 만들어 자신들의 유전적 특징을 지속적으로 유지하여 왔다(Bradley et al., 2009; Kingsolver and Buckley, 2020).

곤충과 양어는 변온생물로서 주어진 물리적(온도, 습도), 생물적 환경(기주식물, 천적 등)에 많은 영향을 받으며 생존하여 왔다. 특히 온도는 곤충과 양어가 가지고 있는 생리적 기작과 관련되어 있어서 온도와 곤충의 발육, 온도와 산란과 관련된 연구가 오랜 기간 이어져 왔다. 실험적인 결과 자료를 이용하여 온도 변화에 따른 발육 기간의 반응을 예측하기 위한 많은 수학 함수들이 개발 이용되어 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 et al., 2017). 또한 온도와 산란수 혹은 산자수와 상관관계를 나타내기 위한 함수식을 개발하고 이용해왔다(Kim and Lee, 2003, Ahn et al., 2019a, 2019b). Ikemoto (2003, 2005)는 공통고유최적온도(intrinsic optimal temperature)의 개념을 기존의 Sharpe and DeMichele (1977)이 제안하고 Schoolfield et al. (1981)이 개선한 온도발육모형에 적용하여 Sharpe-Schoolfield-Ikemoto (SSI) 모형을 제안하였다. 기존에는 발육과 관련된 효소의 활성이 가장 저해받지 않는 온도를 25°C로 고정된 값을 이용하였는데 이를 분류군 마다 갖는 고유의 최적공통온도 즉 공통고유최적온도로 대체하였다. 공통고유최적온도는 발육속도조절의 활성이 최고조에 이른 온도를 말하며 분류군 내 계통발생 상호관련성과 발육율동변증²⁾(developmental rate isomorphy)을 설명하는데 사용될 수 있는 지표로서 알려져 왔다(Jarošik et al., 2002, 2011; Ikemoto et al., 2013). 일반적으로 온도변화에 따른 발육과 산란의 결과를 분리하여 분석하기 때문에 대상 곤충의 발육과 산란에 미치는 온도의 영향을 분리해서 해석하는 경우가 많았다. 본 종설에서는 공통고유최적온도는 발육이 가장 빠르게 일어나는 온도(발육최적온도, optimal development temperature, ODT)보다는 번식(산란최적온도, optimal fecundity temperature, OFT)과 보다 더 밀접한 관계를 가지고 있다는 것을 보고하고자 한다. 이를 위하여 출판된 논문의 자료를 재해석하여 공통고유최적온도, 발육최적온도, 산란최적온도를 각 분류군 마다 산출하고, 공통고유최적온도와 발육최적온도 및 공통고유최적온도와 산란최적온도의 차이를 분류군별로 비교 분석하였다.

자료수집 및 분석

곤충 발육에 대한 온도의 영향과 선형비선형 모형을 다룬 논

- 2) 실험 온도와 독립적으로 각 발육단계별 발육에 소요되는 시간(1/발육율)의 비율은 동일함

문은 3000편 이상인것으로 알려져 있다(Rebaudo and Rabhi, 2018). 본 종설에서는 온도, 발육, 산란의 특색을 동시에 알아보기 위해 문헌 검색을 위한 핵심어로는 온도(temperature), 발육(development), 산란(fecundity), 번식(reproduction)을 이용하여 인터넷을 통해 국내외 학술지에 출판된 논문에서 112편을 얻어 94종에 관한 온도와 발육, 온도와 산란(산자)의 관계를 분석하였다(Supplementary data). 분석에 이용된 분류군의 종수는 양어류 14종, 딱정벌레목 8종, 파리목 5종, 노린재목 31종(진딧물류 14종), 벌목 7종, 나비목 18종, 메뚜기목 1종, 다듬이벌레목 5종, 총채벌레목 5종이었다.

SSI모형은 수식 (1)과 같다.

$$r(T) = \frac{\rho_{\phi} \frac{T}{T_{\phi}} \exp\left[\frac{\Delta HA}{R} \left(\frac{1}{T_{\phi}} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (1)$$

$r(T)$ = 절대온도 °K에서 발육율(1/발육기간)

R = 기체상수(1.987 cal degree⁻¹ mole⁻¹)

ρ_{ϕ} = 효소 활성의 저해가 없다고 가정된 기준 온도

T_{ϕ} = 공통고유최적온도로서 활성화상태에서 속도조절효소의 활성이 최고조에 이른 온도

ΔHA = 발육에 관여하는 속도조절효소가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피

ΔHL = 속도조절효소의 활성이 저온영역에서 저해되는 것과 관련된 엔탈피의 변화(HL)

TL = 속도조절효소가 1/2 불활성화되어 1/2 활성화 되어 있는 저온 영역의 절대온도(TL)

ΔHH = 속도조절효소의 활성이 고온영역에서 저해되는 것과 관련된 엔탈피의 변화(HH)

TH = 속도조절효소가 1/2 불활성화되어 1/2 활성화 되어 있는 고온 영역의 절대온도(TH)

Shi et al. (2017)가 개발한 R-프로그램을 이용하여 SSI모형의 매개변수들을 계산하였다.

발육최적온도를 추정하기 위해서 Lactin et al. (1995)이 제안한 함수식을 이용하였다.

$$r(T) = \exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_M - \frac{T_M - T}{\Delta T}\right) + \lambda \quad (2)$$

$r(T)$ = 온도 °C에서 발육율(1/발육기간)

ρ = 곤충발육에 관여하는 주요 효소가 촉매하는 생화학적

반응에 대한 합성치

T_M = 발육상한온도를 의미하는 매개변수

ΔT = 온도상한 부근에서 급격한 발육붕괴가 일어나는 온도범위

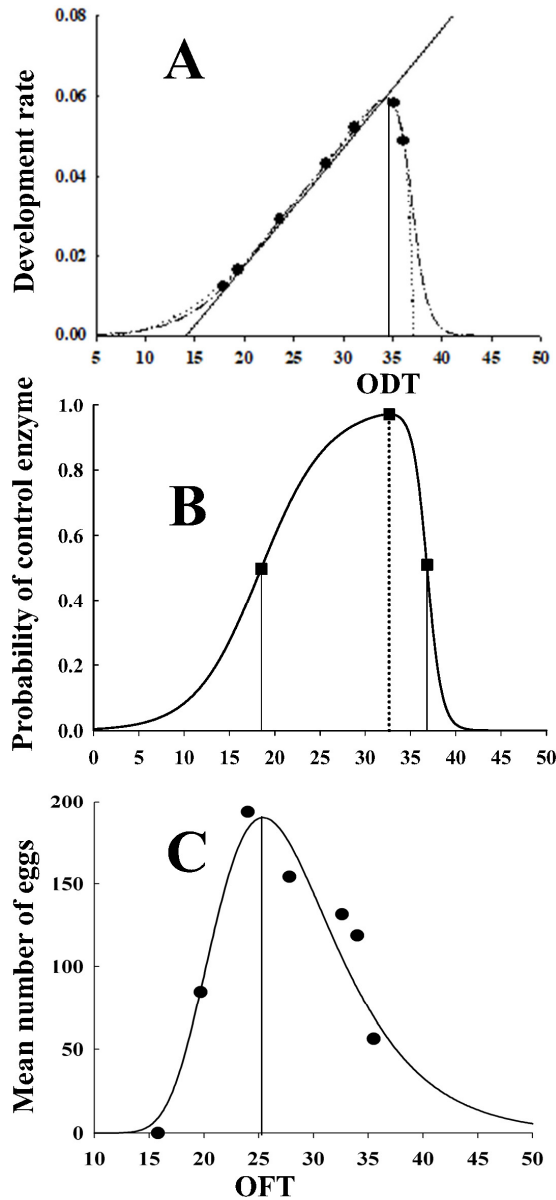


Fig. 1. A: Insect development rate curve for *Riptortus pedestris*. B: Probability that the rate-controlling enzyme is in the active stage for *R. pedestris*. The closed three squares, from left to right, the development rates at T_L , T_ϕ and T_H . T_L and T_H represent the temperatures at which the control enzyme has an equal probability of being activated or inactivated by low or high temperatures, and T_ϕ is the intrinsic optimum temperature. C: Temperature-dependent mean fecundity curve for *R. pedestris*. ODT is the optimal development temperature. OFT is the optimal fecundity temperature (A and B cited from Ahn et al., 2019a; C from Ahn et al., 2019b).

수식 (1)과 (2)를 활용하여 발육최적온도를 추정하였다.

성충이 생존하는 기간 동안 낳을 수 있는 총 산란수(혹은 산자수)와 산란최적온도를 추정하기 위하여 수식 (3)과 (4)를 이용하였다.

$$f(T) = a \exp\left[1 + \frac{b-T}{c} - \exp\left(\frac{b-T}{c}\right)\right] \quad (3)$$

$$f(T) = aT(T - T_L)(T_H - T)^{\frac{1}{m}} \quad (4)$$

수식 (3)에서 온도 T 및 총산란수(혹은 산자수) $f(T)$, a 는 계산식에서 추정한 최대 산란수(혹은 산자수), b 는 최대 산란수(혹은 산자수)를 생성하는 온도, c 는 총산란수 곡선의 분포를 조절하는 매개변수이다. 수식 (4)는 Briere et al. (1999)가 제안한 비선형 온도발육모형을 적용한 것이다. a , m 은 수식에 상수, T_L 은 산란저온임계온도, T_H 는 산란고온임계온도로 정의하며, 수식을 이용하여 얻어진 비선형곡선의 변곡점을 산란최적온도로 정하였다. 발육최적온도와 산란최적온도를 추정하는 방법은 비선형합수를 이용한 결과의 변곡점을 이용하였다(Fig. 1)

공통고유최적온도와 발육최적온도의 차이, 발육고유온도와 산란최적온도와와의 차이를 각 종별로 계산을 실시하고 절대값을 이용하여 분류군(목 수준)으로 묶어 분석하였다. 과 수준으로 묶어 분석하기에는 종 수가 부족하였다. 두 결과의 차이를 t-test ($P < 0.05$)를 통해 검정하였다. 분류군 간 공통고유최적온도, 발육최적온도, 산란최적온도 값들의 통계적 차이를 분석하였고 통계적 유의성이 있을 경우 Duncan 다중 검정을 통해 사후 검정을 실시하였다(SAS Institute, 1999).

곤충과 응애 분류군별 공통고유최적온도, 발육최적온도, 산란최적온도 간 차이 비교

공통고유최적온도, 발육최적온도, 산란최적온도의 결과를 Table 1과 Fig. 2 나타내었다. 공통고유최적온도의 경우 분류군 간에 통계적인 유의성이 있었고($F_{9,102} = 3.45, P < 0.0009$) 총채벌레목의 평균 값이 가장 높았으며(29.75°C) 노린재목 특히 진딧물류의 평균 값이 가장 낮았다(21.23°C). 발육최적온도의 경우 분류군 간에 통계적인 유의성이 있었고($F_{9,96} = 2.93, P < 0.004$) 다듬이벌레목의 평균 값이 가장 높았으며(36.12°C) 진딧물류의 평균 값이 가장 낮았다(29.24°C). 산란최적온도의 경우 분류군 간에 통계적인 유의성이 있었고($F_{9,99} = 8.56, P < 0.0001$) 다듬이벌레목의 평균 값이 가장 높았으며(28.04°C) 진

덧물류의 평균 값이 가장 낮았다(18.19°C). 응애류 12종에 대한 과 수준(혹응애과, 이리응애과, 앞응애과)에서 공통고유최적온도($F_{2,16} = 0.01, P < 0.99$), 발육최적온도($F_{2,16} = 0.77, P <$

0.48), 산란최적온도($F_{2,16} = 1.75, P < 0.21$) 값들은 통계적인 유의차가 없었다.

공통고유최적온도와 발육최적온도의 차이가 공통고유최적

Table 1. Mean values of intrinsic optimum temperature (T_{ϕ}), optimal development temperature (ODT), and optimal fecundity temperature of each order

Order	Family	No. of species	T_{ϕ}	ODT	OFT
Prostigmata	Eriophyidae	2	25.78	32.87	28.94
Mesostigmata	Phytoseiidae	6	25.33	32.41	24.41
Trombidiformes	Tetranychidae	6	25.76	34.63	24.67
Coleoptera	Chrysomelidae	2	33.02	32.08	30.65
	Coccinellidae	4	24.29	41.30	24.49
	Curculionidae	2	22.74	32.33	21.73
Diptera	Culicidae	2	23.68	31.96	23.36
	Drosophilidae	1	26.46	27.97	20.70
	Tephritidae	2	27.98	33.46	24.17
Hemiptera	Aleyrodidae	1	29.06	30.79	22.07
	Alydidae	2	28.35	34.01	26.01
	Aphididae	14	21.18	29.18	19.10
	Cicadellidae	1	29.62	32.07	27.45
	Delphacidae	2	20.05	28.03	23.13
	Lygaeidae	4	28.49	37.72	31.04
	Miridae	1	28.18	34.28	25.50
	Pentatomidae	1	21.51	32.77	24.07
	Plataspidae	1	27.10	27.40	25.17
	Pseudococcidae	2	25.94	31.32	23.39
	Tingidae	1	19.69	24.69	21.86
Hymenoptera	Tingidae	1	29.89	35.79	29.47
	Aphidiidae	1	19.17	29.33	20.13
	Braconidae	3	27.80	33.23	25.77
	Mymaridae	1	25.26	31.45	22.52
	Pteromalidae	1	30.26	32.25	23.77
	Trichogrammatidae	1	28.49	33.05	25.76
Lepidoptera	Carposinidae	1	25.88	29.60	23.40
	Gelechiidae	1	33.47	76.90	24.71
	Geometridae	1	26.88	31.78	19.75
	Gracillariidae	1	20.45	29.46	18.35
	Noctuidae	9	26.35	32.94	23.68
	Pyralidae	4	27.16	34.12	24.98
	Tortricidae	1	22.53	29.18	20.70
Orthoptera	Acridoidea	1	28.25	37.74	30.81
Psocoptera	Liposcelididae	5	27.11	36.12	29.24
Thysanoptera	Thripidae	5	29.75	31.50	25.20

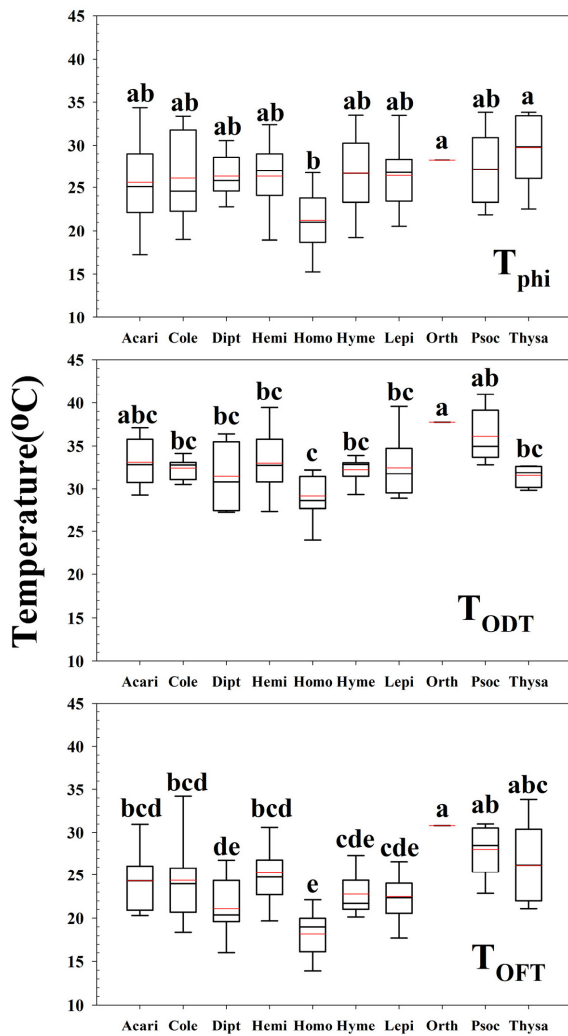


Fig 2. Distribution patterns of the intrinsic optimal temperature (top), optimal development temperature (center), and optimal fecundity temperature (bottom) derived from insects and mites. T_{phi}: intrinsic optimal temperature, TODT: optimal development temperature, and TOFT: optimal fecundity temperature. Cole: Coleoptera, Dipt: Diptera, Hemi: Hemiptera, Homo: Homoptera, Hyme: Hymenoptera, Lepi: Lepidoptera, Orth: Orthoptera, Psoc: Psocoptera, Thysa: Thysanoptera. Means followed by the same letter indicate there are not significant differences ($P < 0.05$, Duncan multiple range test).

온도와 산란최적온도와의 차이보다 큼을 알 수 있다(Fig. 3). 노린재목, 응애류, 나비목, 다듬이벌레목의 경우 두 값간 통계적 유의성이 있었으며(노린재목 $df = 80$, t -value 5.06, $P < 0.0001$, 응애류 $df = 26$, t -value 2.15, $P < 0.0407$, 나비목 $df = 26$, t -value 3.52, $P < 0.0016$, 다듬이벌레 $df = 8$, t -value 2.47, $P < 0.0389$), 딱정벌레목, 파리목, 벌목, 총채벌레목(딱정벌레목 $df = 12$, t -value 1.13, $P < 0.2803$, 파리목 $df = 12$, t -value 0.56, $P < 0.5877$, 벌목 $df = 12$, t -value 1.02, $P < 0.3262$)은 유의성이 없

었다. 총채벌레목의 경우 다른 분류군과 달리 공통고유최적온도와 산란최적온도와의 차이가 더 크게 나타나 다른 분류군과 생활사 전략이 진화적으로 다를 수 있음을 추정할 수 있었다. 본 종설에서는 곤충과 응애 목(order)내 공통고유최적온도의 다양성을 확인할 수 있었다. Rebaudo and Rabhi (2018)은 곤충의 온도에 대한 반응은 개체의 차이가 있으므로 유전적인 다양성과 가소성(plasticity)을 고려해야 함을 반영하여 다음과 같은 점을 제시하였다: 1) 지리적으로 떨어져 있는 개체군 간에 존재하는 변이를 통합적으로 이해할 수 있는 체계적 실험과 분석이 필요하다. 2) 온도뿐만 아니라 광주기, 습도, 먹이로 이용하는 자원, 사육 밀도 등의 개별적인 요소들의 영향에 대한 실험 결과와 이들 요소들의 복합적인 영향에 대한 결과들이 필요하다. 3) 곤충의 발육과 번식에 영향을 주는 환경적 요인들에 시공간적인 변화에 대해서 설명할 수 있는 역학적인 시스템이 필요하다. 즉 곤충 중심에 접근방식에서 곤충과 곤충이 경험하고 있는 환경의 복잡한 시스템을 동시에 포괄하는 초학제적 시스템 기반 접근이 필요함을 제안하였다.

온도는 곤충과 응애의 발육, 생존, 생식, 이동 등을 포함하는 생리 생태적 주요 기능에 영향을 주는 환경적 요소 중에 하나이다. 발육은 발육기간의 역수인 발육율을 이용하여 작성하는 온도 발육모형과 생물계절 모델을 작성하는데 이용되는데 특히 생물계절모델은 곤충과 응애의 출현시기, 분포, 발생, 세대수를 예측하는데 이용되어 해충관리전략수립, 역학, 곤충과 응애의 대량사육체계 수립, 멸종위기종 보존 등에 이용되어왔다(Nietschke et al., 2007; Hodgson et al., 2011; Scranton and Amarasekare, 2017). 지금까지 온도에 대한 곤충과 응애의 반응 연구는 발육을 평가하는데 많은 노력을 기울여 왔다(Taylor, 1981; Dixon et al., 2009; Jarošik et al., 2011; Rebaudo and Rabhi, 2018; Stejskal et al., 2019; Quinn, 2021; Régnier et al., 2021). 본 종설의 결과로 보았을 때 SSI 온도발육모형을 이용하여 얻은 공통고유최적온도는 산란최적온도와 밀접한 관계가 있음을 알 수 있었다. 공통고유최적온도가 다음 세대를 유지하는데 필요한 번식과 관련성이 높다는 것은 분류군 내 계통발생을 추적할 수 있는 도구로 이용될 가능성이 높음을 시사하였다. 앞으로 기후변화에 따른 곤충과 응애의 생활사 변화를 예측하는데 있어서는 고온에 대한 곤충과 응애의 반응, 발육과 번식의 생리 생태적 타협점(trade-off)에 관한 연구가 요구된다. 본 종설을 위해 이용된 논문을 포함하여 더 많은 자료 수집과 연구가 곤충과 응애의 생활사와 진화를 이해하는데 도움이 될 것으로 보인다.

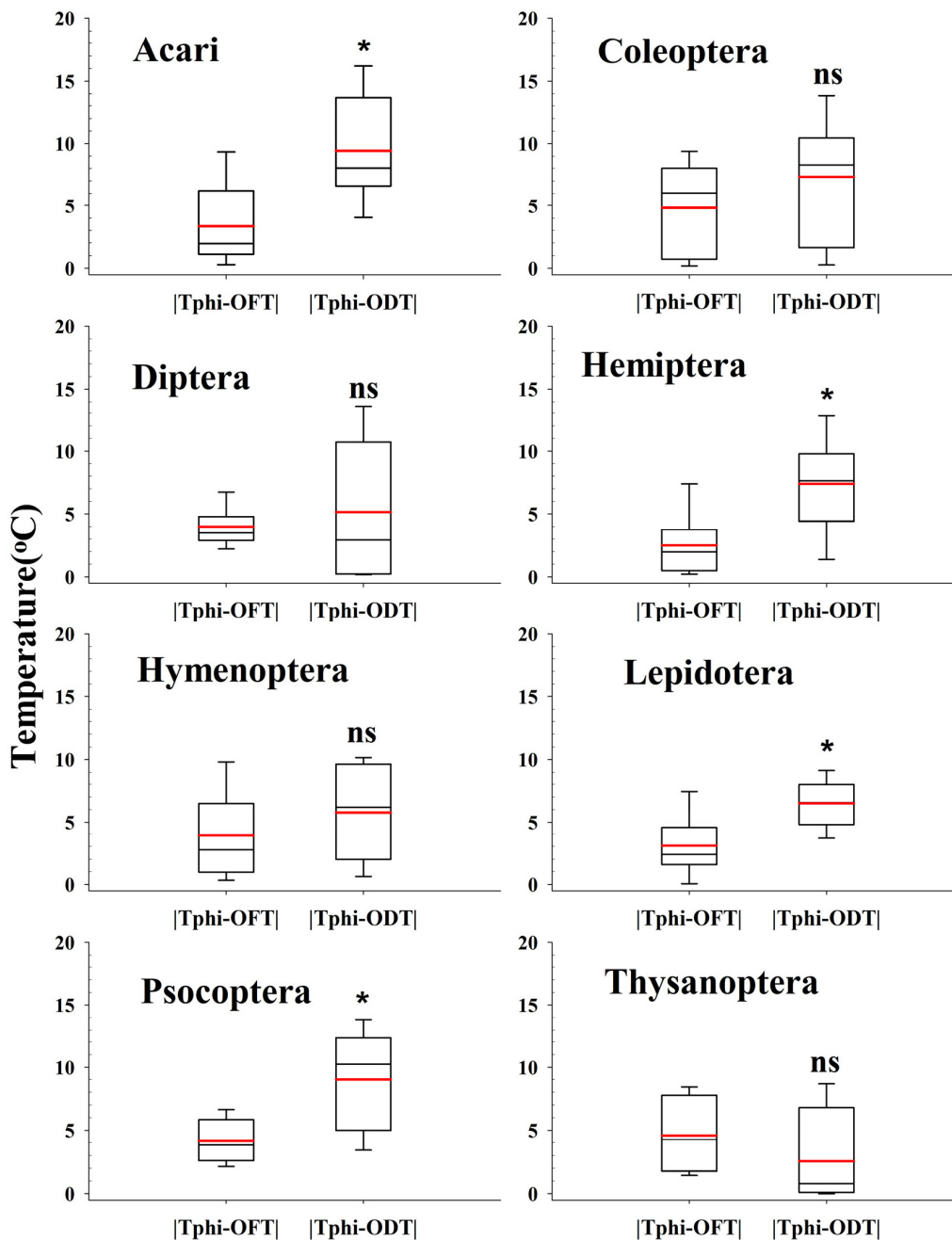


Fig. 3. Comparison of the interval distance between the intrinsic optimal temperature (Tphi) and optimal development temperature (TODT), and that between Tphi and the optimal fecundity temperature (TOFT) in insects and mites. Cole: Coleoptera, Dipt: Diptera, Hemi: Hemiptera, Homo: Homoptera, Hyme: Hymenoptera, Lepi: Lepidoptera, Orth: Orthoptera, Psoc: Psocoptera, Thysa: Thysanoptera. * means there is a significant difference ($P < 0.05$, t-test) and ns means there is no significant difference.

사 사

본 원고는 농촌진흥청 시험연구사업“(PJ01606001) 기온 및 이산화탄소 변화에 따른 복숭아혹진딧물과 기생벌 상호작용 영향평가”의 지원에 의해 수행되었다.

Supplementary Information

Supplementary data are available at Korean Journal of Applied Entomology online (<http://www.entomology2.or.kr>).

저자 직책 & 역할

안정준: 국립원예특작과학원, 연구사; 논문구성, 자료수집 및 분석, 논문작성 및 수정

최경산: 국립원예특작과학원, 연구사; 자료수집, 논문검토 및 수정

모든 저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였음.

Literature Cited

- 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.
- Bradley, T.J., Brisco, A.D., Brady, S.G., Contreras, H.L., Danforth, B.N., Dudley, R., Grimaldi, D., Harrison, J.F., Kaiser, J.A., Merlin, C., Reppert, S.M., VandenBrooks, J.M., Yanoviak, S.P., 2009. Episodes in insect evolution. *Integr. Comp. Biol.* 49, 590-606.
- Briere, J.F., Pracros, P., Le Roux, L.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.
- Dixon, A.F.G., Honěk, A., Keil, P., Kotela, M.A.A., Šizling, A.L., Jarošik, V., 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Funct. Ecol.* 23, 257-264.
- Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Oliver, T.H., Anderson, B.J., Brereton, T.M., 2011. Predicting insect phenology across space and time. *Glob. Change Biol.* 17, 1289-1300.
- Ikemoto, T., 2003. Possible existence of a common temperature and a common duration of development among members of a taxonomic group of arthropods that underwent speciation adaptation to temperature. *Appl. Entomol. Zool.* 38, 487-492.
- Ikemoto, T., 2005. Intrinsic optimum temperature for development of insects and mites. *Environ. Entomol.* 34, 1377-1387.
- Ikemoto, T., Kurahashi, I., Shi, P.-J., 2013. Confidence interval of intrinsic optimum temperature estimated using the thermodynamic SSI model. *Insect Sci.* 20, 420-428.
- Jarošik, V., Honěk, A., Dixon, A.F.G., 2002. Developmental rate isomorphy in insects and mites. *Am. Nat.* 160, 497-510.
- Jarošik, V., Honěk, A., Magarey, R.D., Skuhrovec, J., 2011. Developmental database for phenology models: related insect and mite species have similar thermal requirements. *J. Econ. Entomol.* 104, 1870-1876.
- 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.
- Kim, D-S., Lee, J-H., 2003. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Ecol. Model.* 162, 145-153.
- Kingsolver, J.G., Buckley, L.B., 2020. Ontogenetic variation in thermal sensitivity shapes insect ecological responses to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.* 41, 17-24.
- 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.
- Nienschke, B.S., Magarey, R.D., Borschert, D.M., Calvin, D.D., Jones, E., 2007. A development database to support insect phenology models. *Crop Prot.* 26, 1444-1448.
- Price, P.W., 1997. *Insect ecology*. 3rd edition. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Quinn, B.K., 2021. Performance of the SSI development function compared with 33 other functions applied to 79 arthropod species' datasets. *J. Therm. Biol.* 102, 103-112.
- Rebaudo, F., Rabhi, V-B., 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomol. Exp. Appl.* 166, 607-617.
- Régnier, B., Legrand, J., Rebaudo, F., 2021. Modeling temperature-dependent development rate in insects and implications of experimental design. *Environ. Entomol.* In pressing.
- Roff, D.A., 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall. New York.
- SAS Institute, 1999. *SAS System for Window*, Release 8.02. SAS Institute, Cary, NC.
- Schoolfield, R.M., Sharpe, P.J.H., Mugnison, C.E., 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theo. Biol.* 88, 715-731.
- Scranton, K., Amarasekare, P., 2017. Predicting phenological shifts in a changing climate. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 114, 13212-13217.
- Sharpe, P.J.H., DeMichele, D.W., 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theo. Bio.* 64, 649-670.
- 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.
- Stejskal, V., Vendl, T., Li, Z., Aulicky, R., 2019. Minimal thermal requirements for development and activity of stored product and

food industry pests (Acari, Coleoptera, Lepidoptera, Psocoptera, Diptera and Blattodea): a review. *Insects* 10, 149.

Taylor, F., 1981. Ecology and evolutionary of physiological time in insects. *Am. Nat.* 117, 1-23.

Whitman, D.W., Ananthakrishnan, T.N., 2009. Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. Science publishers. Enfield.