

포인세티아총채벌레(*Echinothrips americanus* Morgan)의 온도발육모형

공민재, 김광호¹, 김재군, 박흥현, 전성욱^{2,*}

농촌진흥청 국립농업과학원, ¹농촌진흥청 고객지원담당관실, ²한국폴리텍대학 전북캠퍼스 농생명바이오시스템과

Temperature-dependent developmental model of *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera: Thripidae) on pepper leaf

Min-Jae Kong, Kwang-Ho Kim¹, Jae-Kun Kim, Hong-Hyun Park and Sung-Wook Jeon^{2,*}

National Institute of Agricultural Sciences, RDA, Wanju 55365, Republic of Korea

¹Customer Support Office, RDA, Jeonju 54875, Republic of Korea

²Department of Agriculture & Biosystem, KOPO, Gimje 54352, Republic of Korea

*Corresponding author

Sung-Wook Jeon

Tel. 063-540-7621

E-mail. sw3109@kopo.ac.kr

Received: 10 November 2022

First Revised: 30 November 2022

Second Revised: 14 December 2022

Revision accepted: 19 December 2022

Abstract: The temperature-dependent development of Poinsettia thrips, *Echinothrips americanus* was studied at eight constant temperatures (15.0, 17.5, 20.0, 22.5, 25.0, 27.5, 30.0, and 32.5 ± 1°C), 65 ± 5% RH and photoperiod of 16L:8D conditions. The developmental stages were divided into egg, 1st instar, 2nd instar, pre-pupa, pupa, and adult. The total developmental time in the immature stage was 40.4 days at 15.0°C and 11.6 days at 30.0°C, and it decreased with increasing temperature. The lowest temperature of the whole immature period was 10.7°C, and the cumulative temperature to complete the entire immature period was 217.4 degree days. The optimal development temperature (T_{opt}) for the whole immature stage was estimated to be in the range of 30.51–31.21°C. T_{opt} for each immature stage was 31.64–35.47°C at egg, 30.02–33.08°C at 1st instar, 29.16–34.43°C at 2nd instar, 27.63–29.21°C at pre-pupa, and 29.81–30.12°C at pupa. In the analysis of the six non-linear models, Logan 6 model was the most appropriate as Z_i (Weighting Factors) was 0.18.

Keywords: Poinsettia Thrips, *Echinothrips americanus* Morgan, temperature-dependent, degree day

서 론

포인세티아총채벌레 (*Echinothrips americanus* Morgan)는 Thysanoptera (총채벌레목), Thripidae (총채벌레과), Panchaetothripinae (판채토총채벌레아목)에 속하며, 기주식물은 48과 106여 종 이상이며 (Varga *et al.* 2010), 특히 채소 및 관상용 식물에서 그 피해가 크다 (Vierberhen *et*

al. 1998; Liang *et al.* 2017). 피해 특징으로는 식물을 흡즙하여 작물의 생장을 저해시키고, 흡즙 행동에 의한 식물 바이러스를 전파하는 매개충으로 알려져 있다 (Houser *et al.* 1917; Kennedy *et al.* 1962; Manzer *et al.* 1982; Salazar 1996; Walgenbach 1997; Kim *et al.* 2012). 포인세티아총채벌레는 미국 조지아주의 온실에서 발생이 최초 발견되었고 (Oetting 1987), 이후 대부분의 북미지역에서 발견되었다

(Vierbergen 1998). 유럽에서는 1989년 영국 런던의 나비 사육 온실에서 발견되었고(Collins 1998), 아시아 지역에서는 중국의 베이징과 양링 지역의 채소 및 관상용 식물 재배지에서 처음 발견되었으며(Mirab-Balou *et al.* 2010; Li *et al.* 2012), 최근 중국 이외에도 대만, 일본, 인도네시아 등을 비롯한 동아시아 지역 및 오스트리아 지역에서도 발견되고 있어(Itoh *et al.* 2003; Mirab-balou *et al.* 2010; Mound *et al.* 2013) 북아메리카를 시작으로 유럽과 아시아로 전파된 것으로 추정된다(Mirab-Balou *et al.* 2010; Li *et al.* 2012). 우리나라에서는 2009년 제주특별시 시설재배지 내 관엽식물(포인세티아 묘)에서 처음 발견되었고, 현재는 전국 시설재배지에서 발생하는 것으로 알려져 있다.

작물을 재배함에 있어 병·해충의 발생은 가장 큰 경제적 피해를 유발하므로 작물 재배 농가에서는 해충 발생에 대한 방제전략이 필수적이다. 이러한 방제전략은 작물보호제의 활용, 유인제, 천적의 이용 등이 있으나(Opit and Peterson 1997; Cho *et al.* 2000; Kim *et al.* 2021) 방제전략의 가장 기본은 대상 해충에 대한 발생 시기, 발생 분포 및 발생 밀도 등의 생태적 특성 파악이 필수적이다. 곤충의 생태 특성 파악을 위해서는 야외에서 발생하는 해충의 생태를 관찰하거나 대상 해충을 채집하여 개체군을 조성하고 관찰하며 발육모형을 개발해야 한다(Kim *et al.* 2012; Jeon *et al.* 2019). 곤충의 발육모형에 관한 연구는 현재까지 국내·외에서 꾸준히 연구되어 오고 있다(Eckenrode and Chapman 1972; Ali Niazee 1976; Butts and McEwen 1981; Park *et al.* 2010a, b). 곤충의 생태 특성 파악을 위한 발육모형은 선형모형과 비선형모형으로 나뉜다. 선형모형은 곤충이 발육을 시작하는 최저온도와 발육이 시작되는 최저온도 이상의 온도값들을 누적한 적산온도의 정보를 제공하는 특징이 있으나, 최적발육온도 이상의 추정은 불가하다. 따라서 이러한 문제점을 보완하기 위해서 비선형발육모형들이 사용되고 있다(Campbell *et al.* 1974; Logan *et al.* 1976; Schoolfield *et al.* 1981; Lactin *et al.* 1995; Briere and Pracros 1998; Briere *et al.* 1999). 비선형발육모형은 선형모형처럼 저온부에 대한 정확한 발육정보를 제공하지 못하는 대신 최적발육온도(optimal temperature, T_{opt}), 최적상부온도(hyperoptimal temperature), 중위온도영역(intermediate temperature region) 등에 대한 발육정보를 제공하고 있다(Schoolfield *et al.* 1981; Wagner *et al.* 1984a, b; Jeon *et al.* 2019).

많은 국내 연구자들은 작물에 발생하여 피해를 주고 있는 미소 해충에 대하여 연구를 하고 있으며, 미소 해충류는 대표적으로 진딧물과 총채벌레류가 있다(Jeon and Kim 2019). 총채벌레는 파총채벌레, 꽃노랑총채벌레, 난총채벌레, 오이총채벌레, 볼록총채벌레가 대표적 해충으로 분류되어 온도발육실험을 통해 생태정보를 제공하고 있다(Ahn *et al.* 2003; Hwang *et al.* 2013; Jeon and Kim 2019; Han *et al.* 2020; Yoon *et al.* 2020). 이러한 온도발육실험을 통한 온도발육모형은 곤충의 생활사를 보다 정확하게 파악할 수 있어 수행되고 있다(Kim *et al.* 2012). 중국의 경우 포인세티아총채벌레에 관한 온도발육실험을 통해 생태자료를 확보하고 있으나(Zhu *et al.* 2017), 국내에서는 포인세티아총채벌레가 2009년 발견된 이래 아직까지 생태에 관한 정보가 부족한 실정이다. 따라서 국내 온실 재배지에 발생하고 있는 포인세티아총채벌레의 방제를 위해서는 기초적 생태자료 확보가 필수적이다. 따라서 본 연구에서는 포인세티아총채벌레의 기초 생태자료를 확보하기 위하여 온도발육실험을 실시하여 선형모형과 6가지 비선형발육모형을 통해 분석하여 정확한 생태정보를 확보하고자 연구를 수행하였다.

재료 및 방법

1. 공시충 채집 및 사육

포인세티아총채벌레(*Echinothrips americanus*)는 2013년 경기도 수원시 농촌진흥청 농업과학원 내 칼랑코(*Kalanchoe blaussfeldiana*) 재배포장에서 채집하여 사육실에서 38세대 이상 누대 사육 중인 개체군을 실험에 사용하였다. 온도발육 실험을 위한 공시충 사육은 항온기($25 \pm 3^\circ\text{C}$, 45~55% RH, 16L:8D) 내 아크릴 케이지($35 \times 25 \times 30 \text{ cm}$)에 넣고, 먹이식물로 고추(*Capsicum annuum*) 청양 품종의 잎을 제공하며 증식하였다. 기주식물 재배는 고추씨를 가로 54 cm, 세로 28 cm의 72구 모종 트레이에 파종하고 고추모에서 건전한 본엽이 1~3장 발생하면 직경 8 cm, 높이 7 cm의 포트에 옮겨 심어 약 30~35 cm가 되면 시험 곤충의 먹이로 공급하였다.

2. 발육 조사

온도발육 조사를 위해 항온기($25 \pm 3^\circ\text{C}$, 45~55% RH,

16L: 8D)에 사육 중인 공시충에서 약 100마리의 개체들을 선발하고, 먹이를 제거한 후 1.5 mL의 micro-tube에 pipette을 이용하여 1,000 μ L의 증류수를 넣고 잎자루 부분을 솜으로 말아 증류수가 제공된 micro-tube 입구에 끼워 고정된 고춧잎을 12시간 간격으로 성충에게 공급하여 산란을 받았다. 산란을 받은 고춧잎은 별도의 petri-dish (ϕ 5 cm \times 7 mm)로 옮긴 후, 12시간 간격으로 알의 부화를 관찰하였다.

알에서 부화한 약충은 8개 항온 조건 (15.0, 17.5, 20.0, 22.5, 25.0, 27.5, 30.0, 32.5 \pm 1°C, 65 \pm 5% RH, 16L: 8D)에서 개체사육을 실시하였다. 개체사육 방법은 1.4 cm 높이로 솜을 채우고 pipette을 이용하여 1,000 μ L의 증류수를 공급한 petri-dish (ϕ 5 cm \times 7 mm)에 filter paper (Adventec, Japan) No. 3호 1장을 깔고, 산란을 받기 위해 준비한 1.5 mL의 micro-tube에 고정된 고춧잎에 부화한 약충을 수채화 붓 (No. 3호)을 이용하여 한마리씩 옮겨 개체사육하였다. 발육 조사는 24시간 간격으로 실시하였고, 각 영기는 탈피 각 유무로 구분하였다. 반복 조사를 피하기 위해 조사된 탈피각은 조사 즉시 제거하였다.

3. 발육모형

항온 조건에서 사육 중인 포인세티아총채벌레의 각 단계 별 발육모형은 선형모형과 6개 비선형모형을 이용하여 분석하였다.

1) 선형모형

약충의 각 단계별 발육영점온도는 온도와 발육과의 관계를 최소자승법 (Campbell *et al.* 1974)으로 표현한 선형모형을 이용하여 구하였다 (Eq. 1).

$$r(T_c) = aT_c + b, \quad (\text{Eq. 1})$$

(Eq. 1)에서 $r(T_c)$ 는 온도에 따른 발육률, a 는 기울기, T_c 는 온도 (°C), b 는 y 절편의 추정치를 나타낸다.

발육단계별 발육영점온도는 발육속도가 0이 되는 지점을 발육영점온도로 추정하였으며, 유효적산온도는 사육 온도별 평균 발육기간을 발육속도 (1/발육기간)로 변환한 후 온도와 발육속도와의 직선회귀식의 기울기 역수값을 유효적산온도로 계산하였다 (Moon *et al.* 2022).

2) 비선형모형

비선형발육모형은 발육단계별 발육기간의 역수를 취하여 6개의 비선형모형식 Briere 1 (Briere *et al.* 1999) (Eq.

2), Lactin 1, 2 (Lactin *et al.* 1995) (Eq. 3), Logan 6 (Logan *et al.* 1976) (Eq. 4), Taylor (Kontodimas *et al.* 2004) (Eq. 5), Sharpe and DeMichele (Schoolfield *et al.* 1981) (Eq. 6)을 각각 사용하여 모형식이 실제 관측값을 얼마나 잘 설명하는지를 분석하였다.

$$r(T) = aT(T - T_0)(T_L - T)^{\frac{1}{2}}, \quad (\text{Eq. 2})$$

(Eq. 2)의 a 는 매개변수, T_0 는 발육 임계하한온도, T_L 는 치사상한온도이다 (Briere *et al.* 1999).

$$r(T) = e^{(\rho T)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T)/\Delta T)},$$

$$r(T) = e^{(\rho T)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T)/\Delta T)} + \lambda, \quad (\text{Eq. 3})$$

(Eq. 3)의 ρ 는 최적온도 범위에서 발육률, ΔT 는 생리적으로 장애를 가장 크게 받는 고온부 온도 범위, λ 는 발육영점 온도를 추정할 수 있는 y 절편 값이다 (Lactin *et al.* 1995).

$$r(T) = \psi(e^{(\rho T)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T)/\Delta T)}), \quad (\text{Eq. 4})$$

(Eq. 4)의 ψ 는 최대발육률, ΔT 는 발육상한온도와 치사상한온도와의 폭, ρ 는 최적온도에서의 발육률 상수이다 (Logan *et al.* 1976).

$$r(T) = R_m \cdot e \left[-\frac{1}{2} \cdot \left(\frac{T - T_m}{T_{\sigma_L}} \right)^2 \right] \text{ if } T \leq T_m,$$

$$r(T) = R_m \cdot e \left[-\frac{1}{2} \cdot \left(\frac{T - T_m}{T_{\sigma_H}} \right)^2 \right] \text{ if } T > T_m, \quad (\text{Eq. 5})$$

(Eq. 5)의 R_m 은 최대발육률, T_m 은 발육률이 가장 높은 온도, T_{σ_L} 은 $T \leq T_m$ 일 때 곡선의 분포를 나타내는 매개변수, T_{σ_H} 은 $T > T_m$ 일 때 곡선의 분포를 나타내는 매개변수이다 (Kontodimas *et al.* 2004).

$$r(T_c) = \frac{P25 \frac{T}{298.15} \cdot \exp \left[\frac{HA}{R} \left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T} \right) \right] + \exp \left[\frac{HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T} \right) \right]}, \quad (\text{Eq. 6})$$

(Eq. 6)의 $r(T_c)$ 는 절대온도 (°K)에서의 발육률, R 은 기체상수 (1.987 cal degree⁻¹ mole⁻¹), $P25$ 는 25°C에서의 발육속도 (발육에 어떠한 영향도 미치지 않는다는 가정을 포함), HA 는 모형에서 가정한 속도조절효소 (rate-controlling enzyme)가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피, TL 은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성을 나타내는 온도 (K), HL 은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성화되는 것과 관

련된 엔탈피의 변화, TH 는 속도조절효소가 고온에 의해 50% 활성을 나타내게 되는 온도(K), HH 는 이와 관련된 엔탈피의 변화이다(Schoolfield *et al.* 1981).

4. 비선형발육모형의 적합성

비선형모형들의 적합성 평가는 가중치 지표(Z_i)를 사용하여 분석하였다. Z 는 비선형모형들의 Residual sum of squares (RSS), Akaike's information criterion (AIC), Corrected Akaike's information criterion (AIC_C), Bayesian information criterion (BIC) 등의 지표를 통합하여 모형들이 설명을 평가한다(Eqs. 7, 8; Arbab and McNeill 2011).

$$z_i = \frac{D_i}{\sum_{j=1}^s D_j}, \quad (\text{Eq. 7})$$

$$D_i = \frac{1}{5} \left(\frac{|R_j^2 - \min(R^2)|}{\max(R^2) - \min(R^2)} \right) + \frac{|R_{adj,i}^2 - \min(R_{adj}^2)|}{\max(R_{adj}^2) - \min(R_{adj}^2)} + \frac{|AIC_i - \max(AIC)|}{\max(AIC) - \min(AIC)} + \frac{|BIC_i - \max(BIC)|}{\max(BIC) - \min(BIC)} + \frac{|AIC_{C_i} - \max(AIC_C)|}{\max(AIC_C) - \min(AIC_C)}, \quad (\text{Eq. 8})$$

(Eq. 8)에서 $\max(x)$ 값은 모든 S 후보 모형들의 최대 X 값, x_i 는 i 번째 모형의 x 값, $i = 1, 2, 3, \dots, S$ 이다.

$$R_{adj}^2 = 1 - \left(\frac{n-1}{n-p} \right) (1 - R^2), \quad (\text{Eq. 9})$$

(Eq. 9)에서 n 은 관찰값의 개수, p 는 비선형모형들의 parameter의 개수, R^2 는 결정계수이다.

$$AIC = n \ln \left(\frac{RSS}{n} \right) + 2p, \quad (\text{Eq. 10})$$

(Eq. 10)에서 n 은 관찰값의 개수, p 는 비선형모형들의 parameter의 개수, R^2 는 결정계수이다.

$$AIC_C = n \ln \left(\frac{RSS}{n} \right) + \frac{2pn}{(n-p-1)}, \quad (\text{Eq. 11})$$

(Eq. 11)에서 n 은 관찰값의 개수, p 는 비선형모형들의 parameter의 개수, RSS 는 잔차의 제곱합이다.

$$BIC = n \ln \left(\frac{RSS}{n} \right) + p \ln(n), \quad (\text{Eq. 12})$$

(Eq. 12)에서 n 은 관찰값의 개수, p 는 비선형모형들의 parameter의 개수, RSS 는 잔차의 제곱합이다.

5. 통계 분석

선형모형의 기울기와 y 절편값의 추정은 SAS PROCREG (SAS Institution EG 2016)를 사용하여 구하였고, 비선형발육모형의 파라미터값들은 TableCurve 2D (SYSTAT 2002)를 이용하여 구하였다. 발육기간에 대하여서는 One-way ANOVA 분석을 통해 평균 간의 차이를 비교하였고, 평균 간 차이가 발생한 경우엔 Tukey's HSD를 사용하여 평균 간 차이를 비교 분석하였다.

결과 및 고찰

1. 온도별 발육 특성

15.0~32.5°C의 항온 조건에서 포인세티아총채벌레의

Table 1. Developmental time of immature stages of *Echinothrips americanus* under eight constant temperatures

Temp. (°C)	Developmental period (day, mean ± SE)					
	Egg	1 st instar	2 nd instar	Pre-pupa	Pupa	Total
15.0	18.7 ± 0.06 ^a	10.1 ± 0.41 ^a	6.8 ± 0.32 ^a	3.3 ± 0.10 ^a	6.3 ± 0.12 ^a	40.4 ± 1.16 ^a
17.5	17.0 ± 0.02 ^b	7.4 ± 0.11 ^b	5.6 ± 0.16 ^b	2.2 ± 0.09 ^b	4.1 ± 0.15 ^b	34.6 ± 0.43 ^b
20.0	11.1 ± 0.05 ^c	5.2 ± 0.06 ^c	3.6 ± 0.08 ^c	1.7 ± 0.09 ^c	2.2 ± 0.09 ^c	23.5 ± 0.27 ^c
22.5	8.7 ± 0.07 ^d	4.1 ± 0.07 ^d	2.8 ± 0.06 ^d	1.2 ± 0.06 ^d	2.6 ± 0.08 ^d	19.4 ± 0.09 ^d
25.0	6.3 ± 0.07 ^e	3.7 ± 0.09 ^{de}	1.5 ± 0.08 ^e	1.0 ± 0.02 ^d	1.7 ± 0.13 ^d	14.2 ± 0.22 ^e
27.5	6.0 ± 0.00 ^f	2.9 ± 0.03 ^{ef}	2.0 ± 0.04 ^{ef}	1.0 ± 0.00 ^d	1.6 ± 0.07 ^d	13.6 ± 0.08 ^{ef}
30.0	5.2 ± 0.06 ^g	2.5 ± 0.08 ^f	1.4 ± 0.07 ^{fg}	1.0 ± 0.00 ^d	1.6 ± 0.08 ^d	11.6 ± 0.10 ^f
32.5	5.1 ± 0.05 ^g	3.1 ± 0.13 ^f	2.3 ± 0.11 ^g	1.2 ± 0.06 ^d	1.4 ± 0.22 ^d	12.5 ± 2.34 ^{ef}

*Means followed by the same letter within a column are not significantly different ($p \geq 0.05$) by Tukey's studentized range test.

Table 2. Lower threshold temperature and thermal requirement estimated by linear regression for *Echinothrips americanus*

Developmental stage	Regressions equation	R^2_{Adj}	F	p -value	Lower threshold temperature (°C)	Thermal constant (Degree days)
Egg	$Y = 0.010T - 0.1301$	0.98	111.02	<0.0001	13.0	100.0
1 st instar	$Y = 0.0200T - 0.2093$	0.98	552.55	<0.0001	10.5	50.0
2 nd instar	$Y = 0.0395T - 0.4838$	0.99	381.38	<0.0003	12.2	25.3
Pre-pupa	$Y = 0.0709T - 0.7824$	0.98	289.54	<0.0004	11.0	14.1
Pupa	$Y = 0.0317T - 0.2792$	0.86	38.94	<0.0015	8.8	31.5
Total	$Y = 0.0046T - 0.0493$	0.97	193.07	<0.0002	10.7	217.4

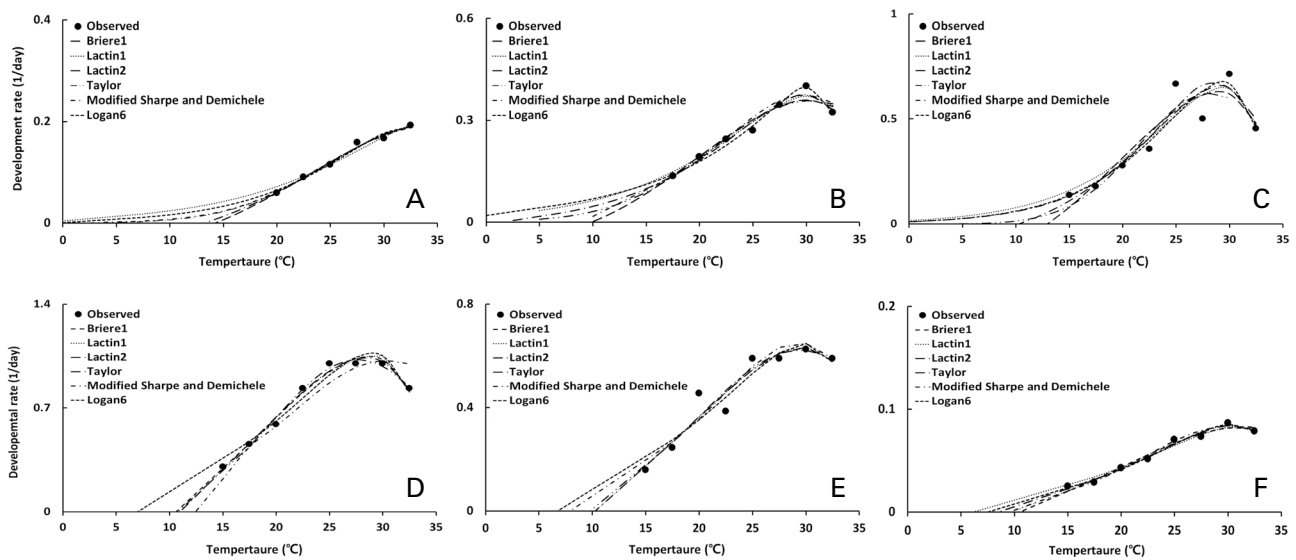


Fig. 1. Developmental rate curves (1 day⁻¹) for immature stages of *Echinothrips americanus* (A: Egg stage, B: 1st instar stage, C: 2nd instar stage, D: Pre-pupa stage, E: Pupa stage, and F: Total stage).

발육은 알 기간에서는 온도가 증가할수록 발육기간이 짧아지는 경향을 보였으나 30°C 이상의 온도에서는 발육기간에 대한 통계적 차이를 보이지 않았다. 약충(1st~2nd instar)과 전용의 발육에서는 온도가 증가할수록 발육기간이 짧아지는 경향을 보였으나, 32.5°C 이상에서는 발육기간이 다시 늘어났다. 약충과 전용기간에 대한 온도별 발육 차이는 약충은 27.5°C 이상, 전용은 22.5°C 이상의 조건에서는 통계적 유의성을 보이지 않았다. 번데기의 발육기간에서도 온도가 증가할수록 발육기간은 짧아지는 경향을 보였고, 25°C 이상의 온도에서는 통계적 유의성을 보이지 않았다. 알에서부터 번데기까지의 전체 발육은 온도가 증가할수록 발육기간은 짧아지는 경향을 보였으나, 32.5°C 이상에서는 발육기간이 다시 늘어나는 경향을 보였으며, 27.5°C 이상에서는 통계적인 유의성이 확인되지

않았다 (Table 1) (Egg: $F = 10821.0$, $df = 7, 397$, $p < 0.0001$; 1st: $F = 248.59$, $df = 7, 397$, $p < 0.0001$; 2nd: $F = 220.41$, $df = 7, 382$, $p < 0.0001$; Pre-pupa: $F = 155.37$, $df = 7, 350$, $p < 0.0001$; Pupa: $F = 161.82$, $df = 7, 335$, $p < 0.0001$; Total: $F = 521.31$, $df = 7, 397$, $p < 0.0001$).

2. 발육모형

1) 선형모형

발육영점온도를 추정하기 위해 각 온도의 발육 평균값의 역수(1 day⁻¹)를 취하여 발육률을 구하고 선형모형에 적용한 직선을 x축(온도) 쪽으로 연장하여 발육률이 0이 되는 지점인 발육영점온도를 추정한 결과 알 기간은 13.0°C, 1령충은 10.5°C, 2령충은 12.2°C, 전용기간은 11.0°C, 번데기 기간은 8.8°C, 전체 발육기간은 10.7°C로 추정되었

Table 3. Estimated Parameters for six non-linear models describing the relationship between the temperature (°C) and the developmental rate (1 day⁻¹) for all immature stages of *Echinothrips americanus*

Model	Parameter	Egg	1 st instar	2 nd instar	Pre-pupa	Pupa	Total
Briere 1	<i>a</i>	0.0001	0.0002	0.0006	0.0008	0.0004	0.0000
	<i>T</i> ₀	14.28	9.89	12.99	9.32	8.70	8.91
	<i>T</i> _L	40.49	36.32	34.09	34.45	35.99	37.55
	<i>T</i> _{opt}	32.00	33.08	34.44	28.67	29.81	31.08
Lactin 1	<i>ρ</i>	0.1449	0.1576	0.1883	0.1615	0.1553	0.1456
	<i>T</i> _{max}	42.36	36.65	34.67	35.13	36.31	37.97
	ΔT	6.89	6.33	5.30	6.13	6.40	6.86
	<i>T</i> _{opt}	35.47	30.32	29.38	29.00	29.91	31.11
Lactin 2	<i>ρ</i>	0.1254	0.1652	0.1670	0.0900	0.0991	0.1467
	<i>T</i> _L	40.99	36.06	35.11	38.59	39.49	37.32
	ΔT	7.94	6.04	5.95	9.38	9.54	6.81
	λ	-0.0773	-0.0149	-0.1413	-0.9603	-0.4068	-0.0085
	<i>T</i> _{opt}	33.04	30.02	29.16	29.21	29.95	30.51
Logan 6	ψ	0.0201	0.0265	0.0206	0.1684	0.0831	0.0061
	<i>ρ</i>	0.1813	0.0955	0.1957	0.1569	0.1486	0.1544
	<i>T</i> _L	37.75	34.27	34.24	35.12	36.30	36.49
	ΔT	5.37	1.84	4.58	5.95	6.11	5.66
	<i>T</i> _{opt}	32.38	32.43	29.66	29.18	30.19	30.83
Taylor	<i>R</i> _m	0.1921	0.3575	0.6236	1.0255	0.6205	0.0820
	<i>T</i> _{max}	33.98	30.44	28.21	27.63	29.44	31.21
	<i>T</i> _L	9.19	9.23	6.64	-7.82	9.14	9.80
	<i>T</i> _{opt}	31.64	31.80	34.08	27.63	29.44	31.21
Sharpe & DeMichele	<i>P</i> ₂₅	0.2673	0.3859	0.6089	1.2616	0.6650	0.1072
	<i>H</i> _A	39323.11	23447.76	25895.90	22292.68	20444.47	27388.24
	<i>H</i> _L	29705	302.86	303.08	301.48	303.52	300.35
	<i>T</i> _L	-1.54E+03	2.85E+02	1.37E+02	3.81E+02	2.51E+03	2.86E+02
	<i>H</i> _H	39697.00	47575.07	72815.73	37722.61	49796.45	40936.12
	<i>T</i> _H	4.25.E+07	-1.47E+06	-6.85.E+06	1.26.E+07	3.23.E+09	-2.95.E+06

*Optimal temperature, In Logan 6, Lactin 1 and 2 models, the optimal temperature was *T*_L- ΔT (Lactin *et al.* 1995; Roy *et al.* 2002). In Briere 1 model, the optimal temperature was *x* at *dy/dx*=0(Briere *et al.* 1999; Roy *et al.* 2002).

다. 유효적산온도는 각 발육단계별 일별로 발육영점온도 이상의 값들을 추출하고 누적하여 얻은 값으로 알 기간은 100.0 DD, 1령은 50.0 DD, 2령은 25.3 DD, 전용은 14.1 DD, 번데기는 31.5 DD, 전체 발육기간에 대한 유효적산온도는 217.4 DD였다. 선형모형에 대한 보정 결정계수 (*R*²_{Adj})는 0.97 이상으로 모형에 대한 적합성이 확인되었다 (Table 2) (Egg: *F*=111.02, *p*<0.0001; 1st instar: *F*=552.55, *p*<0.0001; 2nd instar: *F*=381.38, *p*<0.0003; Pre-pupa: *F*=289.54, *p*=0.0004; Pupa: *F*=38.94, *p*<0.0015; Total: *F*=193.07, *p*<0.0002).

2) 비선형모형

6가지 비선형모형 (Briere 1, Lactin 1, 2, Logan 6, Taylor, Sharpe & Demichele) 중 Sharpe & Demichele을 제외한 5가지 비선형모형을 이용하여 최적발육온도 (*T*_{opt})를 추정 한 결과, 알은 31.64°C~35.47°C 사이 범위로 분석되었다. 1령은 30.02°C~33.08°C, 2령은 29.16°C~34.44°C, 전용은 27.63°C~29.21°C, 번데기는 29.44°C~30.19°C, 전체 발육기간은 30.51°C~31.21°C 범위로 분석되었다 (Fig. 1, Table 3).

Table 4. Model performance fitness criteria for non-linear models between temperature (°C) and developmental rates (1 day⁻¹) for all immature stages of *Echinothrips americanus*

Stage	Model	Criteria						
		R ²	RSS	R ² _{adj.}	AIC	BIC	AIC _c	Z _i
Egg	Brere 1	0.99	0.01	0.98	-32.57	-33.20	-20.57	0.17
	Lactin 1	0.96	0.01	0.93	-31.88	-32.51	-19.88	0.17
	Lactin 2	0.99	0.01	0.98	-30.30	-31.13	9.70	0.19
	Logan 6	0.98	0.00	0.95	-33.22	-33.84	-21.22	0.17
	Taylor	0.98	0.01	0.97	-47.89	-48.73	-7.89	0.17
	Sha. & DeMi.	0.88	0.01	0.28	-32.41	-32.73	-32.41	0.15
1 st instar	Brere 1	0.96	0.03	0.94	-33.36	-33.52	-25.36	0.17
	Lactin 1	0.97	0.02	0.96	-34.54	-34.70	-26.54	0.17
	Lactin 2	0.98	0.02	0.96	-33.15	-33.36	-13.15	0.17
	Logan 6	0.99	0.10	0.98	-22.06	-22.28	-2.06	0.22
	Taylor	0.95	0.03	0.93	-32.94	-33.11	-24.94	0.16
	Sha. & DeMi.	0.94	0.02	0.64	-28.42	-28.74	-28.42	0.16
2 nd instar	Brere 1	0.84	0.99	0.78	-10.68	-10.44	-4.68	0.13
	Lactin 1	0.85	0.10	0.79	-29.30	-29.07	-23.30	0.17
	Lactin 2	0.86	0.10	0.76	-26.68	-26.36	-13.35	0.17
	Logan 6	0.86	0.10	0.72	-21.42	-21.64	-1.42	0.17
	Taylor	0.84	0.10	0.78	-29.01	-28.77	-23.01	0.16
	Sha. & DeMi.	0.87	0.12	0.22	-16.45	-16.78	-16.45	0.18
Pre-pupa	Brere 1	0.98	0.04	0.97	-36.27	-36.03	-30.27	0.17
	Lactin 1	0.96	0.06	0.94	-32.73	-32.49	-26.73	0.16
	Lactin 2	0.99	0.04	0.98	-33.83	-33.51	-20.50	0.17
	Logan 6	0.96	0.07	0.93	-29.83	-29.51	-16.49	0.16
	Taylor	0.99	0.03	0.99	-38.02	-37.78	-32.02	0.17
	Sha. & DeMi.	0.94	0.05	0.64	-22.57	-22.90	-22.57	0.13
Pupa	Brere 1	0.92	0.06	0.89	-33.40	-33.16	-27.40	0.17
	Lactin 1	0.90	0.07	0.86	-32.41	-32.17	-26.41	0.16
	Lactin 2	0.92	0.07	0.86	-30.47	-30.15	-17.13	0.17
	Logan 6	0.90	0.07	0.83	-29.52	-29.20	-16.18	0.16
	Taylor	0.92	0.06	0.89	-33.33	-33.09	-27.33	0.17
	Sha. & DeMi.	0.91	0.07	0.69	-25.56	-25.08	58.44	0.14
Total	Brere 1	0.98	0.00	0.97	-54.36	-54.12	-48.36	0.16
	Lactin 1	0.98	0.00	0.97	-54.16	-53.92	-48.16	0.16
	Lactin 2	0.98	0.00	0.97	-53.43	-53.11	-40.10	0.16
	Logan 6	0.99	0.00	0.98	-53.54	-53.22	-40.21	0.18
	Taylor	0.98	0.00	0.97	-54.75	-54.51	-48.75	0.16
	Sha. & DeMi.	0.98	0.00	0.93	-48.42	-47.94	35.58	0.00

*Sha. & DeMi.: Sharpe & DeMichele.

3. 비선형발육모형의 적합성 분석

비선형발육모형 적합성 평가 결과, 알 기간의 가중치 지

표(Z_i)는 Lactin 2에서 0.19로 가장 높았고, 1령은 Logan 6가 0.22, 2령은 Sharpe & DeMichele이 0.179655, 전용기간은 Lactin 2가 0.173274, 변태기 기간은 Logan 6가 0.17, 전

체 발육기간은 Logan 6가 0.18로 가장 높은 가중치 지표를 보여 비선형발육모형의 적합성을 잘 설명하였다(Table 4).

고 찰

많은 연구자들은 식물의 성장, 변온동물, 곤충의 생태적 특징을 간접적으로 알아보기 위한 손쉬운 방법으로 온도 발육모형을 많이 사용하고 있다(Damos and Savopoulou-Soultani 2012; Fand *et al.* 2015). 온도발육모형은 곤충의 생태적 특징 외에도 해충의 예찰 모형 및 방제를 위한 기초 자료로도 활용되고 있다(Wagner *et al.* 1984 a, b; Curry and Feldman 1987).

온도발육실험을 토대로 포인세티아총채벌레의 발육의 특징을 살펴보면 온도가 증가할수록 발육기간은 짧아지는 경향을 보였고, 25°C 이상의 온도 조건에서는 다시 발육기간이 늘어나는 경향을 보였다. Liang *et al.* (2017)도 고춧잎을 먹이로 포인세티아총채벌레의 발육실험에서 온도가 증가할수록 발육기간이 짧아지는 경향을 보였고 31°C 이상의 온도 조건에서는 발육에 대한 통계적 차이를 보이지 않았다. Ahn *et al.* (2003)의 난총채벌레(*Dichromothrips smithi*), Tamotsu (2000)의 파총채벌레(*Thrips tabaci*), MacDonald *et al.* (1998)의 꽃노랑총채벌레(*Frankliniella occidentalis*)의 경우에서도 온도가 증가할수록 발육속도는 빨라졌으나, 30°C 이상의 온도 조건에서는 통계적인 차이를 보이지 않아 온도에 따른 총채벌레류 발육의 특징이라 생각되며 약 30°C가 총채벌레류 발육의 한계온도로 생각되었다.

선형모형을 이용한 포인세티아총채벌레의 발육영점온도 추정에서 각 단계별 발육영점온도는 알은 13.01°C, 1령 10.5°C, 2령 12.2°C, 전용 11.0°C, 용 8.8°C, 전체발육영점온도는 10.7°C였고, 전체 발육기간에 대한 유효적산온도는 217.4 DD로 추정되었다. Liang *et al.* (2017)도 전체발육영점온도는 11.35°C, 유효적산온도는 229.76 DD로 본 실험과 비슷한 결과를 보였다.

우리나라 온실과 야외에서 발생하는 파총채벌레의 발육영점온도는 10.8°C, 유효적산온도는 232.6 DD (Tamotsu 2000), Ahn *et al.* (2003)의 난총채벌레의 경우에는 발육영점온도가 9.5°C, 유효적산온도는 204.4 DD, Gitonga *et al.* (2002)의 꽃노랑총채벌레의 발육영점온도 9.0°C, 유효

적산온도 256 DD였다. 오이총채벌레는 발육영점온도가 10.6°C로 포인세티아총채벌레와 발육영점온도는 비슷하였으나, 유효적산온도는 183.3 DD로 상당히 짧은 경향을 보였다(Park *et al.* 2010b). 파총채벌레(Tamotsu 2000)의 전체 발육은 포인세티아총채벌레와 상당히 유사한 결과로 볼 수 있으나, 각 발육단계별로 발육영점온도를 살펴보면 포인세티아총채벌레의 발육영점온도는 번데기 단계를 제외하고 대부분의 발육단계에서 10°C 이상이었고, 파총채벌레는 10°C 이하였으며, 특히 알 기간에서는 7.2°C로 상당히 낮은 온도에서 발육을 시작하였다. 따라서 포인세티아총채벌레는 꽃노랑총채벌레나 파총채벌레에 비해 발육에 있어 높은 온도 조건을 요구하는 것으로 판단된다.

선형 연구자들은 대상 곤충의 발육최적온도를 추정하기 위해서 다양한 비선형모형을 제시하고 있으나 한 가지 혹은 두 가지 모형만을 이용하여 적합성을 평가하고 있다(Kim *et al.* 2012). 하지만 모형들의 특성치 차이는 대상 곤충에 대한 발육온도 범위를 정확히 설명하지 못하는 경우가 발생할 수 있다(Jeon *et al.* 2019). 본 실험에서는 포인세티아총채벌레를 대상으로 6가지 비선형발육모형을 제시하였고 발육모형 간의 범위를 통해 대상 해충의 발육가능 온도 범위를 알 수 있었다. 비선형모형에 대한 적합도 평가에서도 기존 평가는 결정계수(R^2) 혹은 보정결정계수(R^2_{adj})를 이용하고 있으나, 매개변수(parameter)의 개수 차이는 적합도에 영향을 끼친다(Kim *et al.* 2012). 따라서 이러한 오류를 보정하기 위해서 본 실험에서는 가중치 지표(Z_i)를 사용하여 정확한 분석이 가능하였다(Arbab and McNeill 2011).

본 실험을 통해 우리는 포인세티아총채벌레의 발육가능 온도 범위를 제시하였고, 비선형발육모형들 간의 비교·분석을 통해 보다 정확한 발육모형을 제시하였다. 해충을 대상으로 온도발육모형은 1~2개의 모형을 중심으로 발육최적온도(T_{opt})에 대한 점추정만을 제시하고 있으며(Kim *et al.* 2004; Zhu *et al.* 2017), 모형의 적합성도 R^2 또는 R^2_{adj} 수준으로 제시하고 있다. 하지만 본 연구에서는 6가지 발육모형을 대상으로 포인세티아총채벌레의 발육모형을 통해 발육최적온도(T_{opt})의 범위를 제시하였고 모형에 대한 적합도에서도 발육단계별로 나누어 AIC, AIC_G, BIC 등을 활용하여 가중치 지표(Z_i)를 통해 모형의 정밀도를 높였다(Arbab and McNeill 2011). 따라서 이러한 방법을 활용한다면 국내 난방제 해충 및 외래 침입해충 등에 대한 정확한

발육 특성의 파악이 가능하여 방제를 위한 기초자료로 활용 가능할 것으로 생각된다.

적 요

포인세티아총채벌레 (*Echinothrips americanus*)의 온도별 발육은 15.0~32.5±1°C까지 2.5°C 간격(65±5% RH, 16L:8D) 8개 온도 조건에서 알, 1령, 2령, 전용, 번데기, 성충으로 구분하여 조사하였다. 전체 발육기간은 25.0°C 이상의 온도 조건에서는 온도가 증가할수록 발육기간은 짧아지는 경향을 보였다. 온도별 발육기간은 15.0°C에서 40.4일, 30.0°C에서는 11.6일로 고온으로 갈수록 발육기간은 짧아졌으나, 32.5°C에서는 발육기간이 다시 길어져 12.5일이었다. 선형모형을 이용한 전체 발육기간의 발육영점온도는 10.7°C, 유효적산온도는 217.4일도였다. 비선형발육모형을 이용한 최적발육온도(T_{opt}) 범위는 알은 31.64~35.47°C, 1령의 30.02~33.08°C, 2령은 29.16~34.43°C, 전용은 27.63~29.21°C, 번데기는 29.81~30.12°C, 전체 발육기간은 30.51~31.21°C였다. 비선형발육모형에 대한 가장 치 지표(Z_i)는 Logan 6모형이 0.18로 가장 적합하였다.

CRedit authorship contribution statement

MJ Kong: Analysis, Data curation, Writing-Original draft preparation, Writing-Reviewing and Editing. KH Kim: Experiment design. JK Kim: Formal analysis. HH Park: Writing & Revise. SW Jeon: Analysis, Data curation, Writing-Original draft, Preparation, Writing-Reviewing and Editing.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 ‘농작물 난방제 병해충 발생 예측 모형 개발(과제번호: PJ015111)’ 과제의 지원으로 수행되었음.

REFERENCES

Abbas A and RM Mark. 2011. Determining suitability of thermal development models to estimate temperature parameters for embryonic development of *Sitona lepidus* Gyll. (Coleop-

tera: Curculionidae). J. Pest Sci. 84:303-311. <https://doi.org/10.1007/s10340-011-0360-7>

Ahn KS, KY Lee, SK Park, GS Lee and GH Kim. 2003. Effects of temperatures on development and reproduction of *Dichromothrips smithi* (Thysanoptera: Thripidae). Korean J. Appl. Entomol. 42:211-216.

Ali Niaze MT. 1976. Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly in the Willamette Valley of Oregon. Environ. Entomol. 5:397-401. <https://doi.org/10.1093/ee/5.3.397>

Briere JF and P Pracros. 1998. Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). Environ. Entomol. 27:94-101. <https://doi.org/10.1093/ee/27.1.94>

Briere JF, P Pracros, AY Le Roux and JS Pierre. 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. Environ. Entomol. 28:22-29. <https://doi.org/10.1093/ee/28.1.22>

Butts RA and FL McEwen. 1981. Seasonal populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), in relation to day-degree accumulation. Can. Entomol. 113:127-131. <https://doi.org/10.4039/Ent113127-2>

Campbell A, BD Frazer, N Gilbert, AP Gutierrez and M Markauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. J. Appl. Ecol. 11:431-438. <https://doi.org/10.2307/2402197>

Cho MR, HY Jeon and SY Na. 2000. Occurrence of *Frankliniella occidentalis* and *Tetranychus urticae* in rose greenhouse and effectiveness of different control methods. J. Bio-Environ. Control 9:179-184.

Collins DW. 1998. Recent interceptions of *Echinothrips americanus* Mogan (Thysanoptera, Thripidae) imported into England. Entomol. Mon. Mag. 134:1-3. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB1997040113>

Curry GL and RM Feldman. 1987. Mathematical Foundations of Population Dynamics. Texas A & M University Press. College Station, TX. p. 246. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US8936361>

Damos P and M Savopoulou-Soultani. 2012. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. Psyche 2012:1-13. <http://doi.org/10.1155/2012/123405>

Eckenrode CK and RK Chapman. 1972. Seasonal adult cabbage maggot populations in the field in relation to thermal unit accumulations. Ann. Entomol. Soc. Amer. 65:151-156. <https://doi.org/10.1093/aesa/65.1.151>

Fand BB, NT Sul, SK Bal and PS Minhas. 2015. Temperature impacts the development and survival of common cutworm (*Spodoptera litura*): Simulation and visualization of potential population growth in India under warmer temperatures

- through life cycle modelling and spatial mapping. PLoS One 10:e124682. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124682>
- Gitonga LM, B Lohr, WA Overholt, JK Magambo and JM Mueke. 2002. Temperature-dependent development of *Megalurothrips sjostedti* and *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). Afr. Entomol. 10:325–331.
- Han JH, HJ Jeong, MR Lee, SN Choi, DY Kim, SH Ahn and JW Park. 2020. Insecticidal effect of entomopathogenic fungus, *Isaria fumosorosea* FG340 to *Thrips palmi*. Korean J. Pestic. Sci. 24:374–380. <https://doi.org/10.7585/kjps.2020.24.4.374>
- Houser JS, TL Guyton and PR Lowry. 1917. The pink and green aphid of potato. Ohio Agric. Exp. Stn. Bull. 317:60–88. <https://doi.org/10.1093/ee/24.1.68>
- Hwang RY, JW Hyun and DS Kim. 2013. Models of forecasting the generation peak time of *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) adults based on degree-days on Jeju Island, Korea. Korean J. Appl. Entomol. 52:415–425. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2013.11.0.076>
- Itoh K, A Oguri and A Suzuki. 2003. Occurrence and control of insect pests in perilla on Aichi Prefecture. pp. 71–72. In: Proceedings of the Kansai Plant Protection Society. The Kansai Plant Protection Society.
- Jeon SJ and SK Kim. 2019. Integrated pest management strategies for controlling onion thrips of asparagus in Gangwon Province, Korea. J. Agric. Life Environ. Sci. 31:72–80. <https://doi.org/10.22698/jales.20190009>
- Jeon SW, KH Kim, SG Lee, YH Lee, SK Park, WS Kang, BY Park and KK Kim. 2019. Temperature-dependent developmental models and fertility life table of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* Thomas on eggplant. Korean J. Environ. Biol. 37:568–578. <https://doi.org/10.11626/KJEB.2019.37.4.568>
- Kennedy JS, MF Day and VF Eastop. 1962. A Conspectus of Aphids as Vectors of Plant Viruses. Commonwealth Institute of Entomology. London.
- Kim CY, GM Gwon and YG Kim. 2021. Limitation in attraction efficacy of aggregation pheromone or plant volatile lures to attract the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* infesting the hot pepper, *Capsicum annum*, in greenhouses. Korean J. Appl. Entomol. 60:369–377. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2021.10.0.042>
- Kim DI, DS Chio, SJ Ko, BR Kang, CG Park, SG Kim, JD Park and SS Kim. 2012. Comparison of development times of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) between the constant and variable temperatures and its temperature and its development models. Korean J. Appl. Entomol. 51:431–438. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2012.10.0.032>
- Kim JS, TH Kim, JH Kim, YW Byeon and KH Kim. 2004. Temperature-dependent development and its model of the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). Korean J. App. Entomol. 43:111–116.
- Kontodimas DC, PA Eliopoulos, GJ Stathas and LP Economou. 2004. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae), preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of a linear and various non-linear models using specific criteria. Environ. Entomol. 33:1–11. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.1.1>
- Lactin DJ, NJ Holliday, DI Johnson and R Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. Environ. Entomol. 24:68–75.
- Li, XW, XC Zhang, HX Jiang and JN Feng. 2012. Comparisons of developmental and reproductive biology between parthenogenetic and sexual *Echinothrips americanus* (Thysanoptera: Thripidae). Environ. Entomol. 41:706–713. <https://doi.org/10.1603/EN11325>
- Liang Z, ZH Wang, YJ Gong, LJ Cao and SJ Wei. 2017. Effect of temperature on the development of *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera: Thripidae) with special reference to the number of generations. J. Asia-Pac. Entomol. 20:1197–1203. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.09.002>
- Logan JA, DJ Wolkind, SC Hoyt and LK Tanigoshi. 1976. An analytical model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Environ. Entomol. 5:1133–1140. <https://doi.org/10.1093/ee/5.6.1133>
- Manzer FE, DC Merriam, RH Storch and JWM Simpson. 1982. Effect of time inoculation with potato leaf-roll virus on potato tubers. Am. Potato J. 59:347–349.
- McDonald JR, JS Bale and KFA Walters. 1998. Effect of temperature on development of the Western Flower Thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). Eur. J. Entomol. 95:301–306.
- Mirab-Balou M, H Lu and XX Chen. 2010. First record of *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera, Thripidae) in Mainland China, with notes on distribution and host plants. Acta Zootaxon. Sin. 35:674–679.
- Moon HC, MK Choi, SJ Jang, JH Lee, JH Kim and HG Chon. 2022. The effect of temperature on the development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Korean J. Appl. Entomol. 61:349–356. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2022.04.0.023>
- Mound LA. 2000. The aquatic thrips *Organothrips indicus* Bhatti (Thysanoptera: Thripidae) in Queensland, and a new species, *O. wrighti*, from tropical Australia. J. Entomol. 39:10–14. <https://doi.org/10.1046/j.1440-6055.2000.00136.x>
- Oetting RD. 1987. *Echinothrips americanus*, a thrips of increased significance on ornamentals. pp. 194–195. In: Proceedings of the 32nd Southern Nurserymen Association Research Conference.

- Oetting RD and RJ Beshear. 1993. Biology of the greenhouse pest *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera: Thripidae). J. Pure Appl. Zool. 4:307-315.
- Park CG, HH Park, KB Uhm and JH Lee. 2010a. Temperature-dependent development model of *Paromius exiguus* (Distant) (Heteroptera: Lygaeidae). Korean J. Appl. Entomol. 49:305-312. <https://doi.org/10.5656/KSAE.2010.49.4.305>
- Park CG, HY Kim and JH Lee. 2010b. Parameter estimation for a temperature-dependent development model of *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). J. Asia-Pac. Entomol. 13:145-149. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.01.005>
- Roy M, J Brodeur and C Cloutier. 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Sterhorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae). Environ. Entomol. 31:177-187.
- Salazar LF. 1996. Potato Viruses and Their Control. International Potato Center, Lima, Peru. p. 216.
- SAS Institute. 2016. SAS Enterprise Version 7.1. Cary, N.C.
- Schoolfield RM, PJH Sharpe and CE Mugnson. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. J. Theor. Biol. 66:21-38. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90309-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90309-5)
- Tamotsu M. 2000. Effect of temperature on development and reproduction of the onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae), on pollen and honey solution. Appl. Entomol. Zool. 35: 499-504. <https://doi.org/10.1303/aez.2000.499>
- Varga L, PJ Fedor, M Suvák, J Kisel'ák and E Atakan. 2010. Larval and adult food preferences of the poinsettia thrips *Echinothrips americanus* Morgan, 1913 (Thysanoptera: Thripidae). J. Pest. Sci. 83:319-327. <https://doi.org/10.1007/s10340-010-0301-x>
- Vierbergen G, M Sommeijer and P Francke. 1998. *Echinothrips americanus* Morgan, a new thrips in Dutch greenhouses (Thysanoptera: Thripidae). pp. 155-160. In: Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands. Nederlandse Entomologische Vereniging. Amsterdam.
- Wagner TL, H Wu, PJH Sharpe and RN Coulson. 1984a. Modeling distribution of insect development time: A literature review and application of Weibull function. Ann. Entomol. Soc. Am. 77:475-487. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.5.475>
- Wagner TL, H Wu, PJH Sharpe, RM Schoolfield and RN Coulson. 1984b. Modeling insect development rate: A literature review and application of a biophysical model. Ann. Entomol. Soc. Am. 77:208-225. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.2.208>
- Walgenbach JF. 1997. Effect of potato aphid (Homoptera: Aphididae) on yield, quality, and economics of staked-tomato production. J. Econ. Entomol. 90: 996-1004. <https://doi.org/10.1093/jee/90.4.996>
- Yoon JB, YS Cho, CY Yang and MH Seo. 2020. Insecticide susceptibility on developmental stages of *Frankliniella occidentalis* in chrysanthemum cultivation. Korean J. Pestic. Sci. 24:148-155. <https://doi.org/10.7585/kjps.2020.24.2.148>