



Foto 1. Base engomada de trampa delta con capturas de adultos de la polilla del racimo, *Lobesia botrana*.

**Vicente S. Marco
Mancebón e Ignacio
Pérez Moreno**

Unidad de Protección de
Cultivos. Departamento
de Agricultura
y Alimentación.
Universidad de La Rioja.
Logroño.

Modelización del desarrollo de insectos en función de la temperatura. Aplicación a la Gestión Integrada de Plagas

Es bien conocido que la temperatura influye de un modo determinante sobre la velocidad de desarrollo de los insectos, dado el carácter ectotermo de estos organismos. En base a ello, se han puesto a punto métodos que utilizan la temperatura ambiental como instrumento de predicción de la evolución del desarrollo de los mismos. A lo largo del tiempo, el más utilizado ha sido el conocido como método de grados-día. Sin embargo, en la actualidad se están poniendo a punto otros más precisos apoyados en los avances en las nuevas tecnologías y en los instrumentos de medida de las temperaturas. Todos estos métodos requieren disponer de modelos matemáticos que relacionan la tasa de desarrollo con la temperatura. En el presente artículo se presenta una revisión sobre los modelos que se han ido proponiendo a lo largo del tiempo, así como un protocolo estándar para llevar a cabo la obtención y validación de los mismos. Finalmente, se indican una serie de consideraciones que es necesario tener en cuenta para la correcta utilización de estos métodos predictivos, así como algunas de sus aplicaciones más importantes a la Gestión Integrada de Plagas, destacando algunos ejemplos en el caso de plagas de la vid.

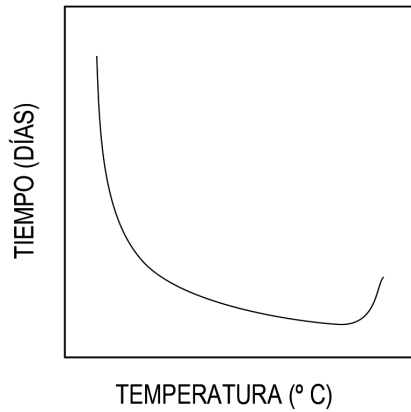


Figura 1. Relación tiempo de desarrollo-temperatura.

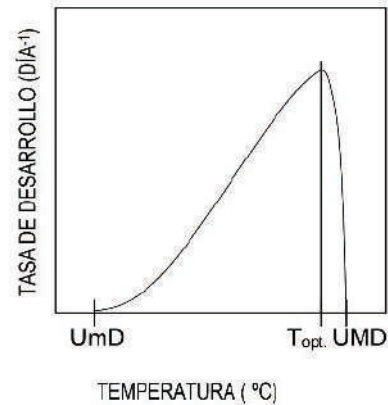


Figura 2. Relación tasa de desarrollo-temperatura. UmD: umbral mínimo de desarrollo; TO: temperatura óptima; UMD: umbral máximo de desarrollo.

Fundamentos

Al igual que otros organismos vivos, los insectos son capaces de sobrevivir solo dentro de un rango determinado de temperaturas. Dentro de ese rango, a su vez, los valores de la temperatura influyen de un modo determinante sobre la rapidez con la que pasan desde el estado de huevo hasta adulto, es decir sobre la velocidad de su desarrollo. Principalmente, esto es debido a que, al tratarse de organismos ectotermos incapaces de generar su propio calor interno, la temperatura exterior determina, en gran medida, la velocidad a la que se suceden sus procesos bioquímicos.

En este sentido, si se representa el tiempo de desarrollo en función de la temperatura en unos ejes cartesianos, aparece una curva en forma de "J" invertida (Figura 1). Si lo que se representa en función de la temperatura es la tasa de desarrollo, definida como la inversa del tiempo de desarrollo y que, por tanto, mide la porción de desarrollo avanzada por unidad de tiempo, la curva resultante está integrada por otras dos: una primera de tipo sigmoide y una segunda próxima a una lineal de pendiente alta y negativa (Figura 2). En esta función aparecen tres puntos singulares: (i) el umbral mínimo de desarrollo (UmD), correspondiente al valor mínimo de temperatura a partir del cual el organismo se puede desarrollar; (ii) la temperatura óptima (T_{opt}), en la que tasa de desarrollo es máxima; y (iii) el umbral máximo de desarrollo (UMD), que

marca el límite superior por encima del cual el desarrollo del insecto es inviable. Un aspecto importante que debe ser considerado es el hecho de que a cada estado o estadio de desarrollo de un insecto (huevo, cada uno de los estadios ninfales o larvarios y pupa) le corresponde su propia función, hasta el punto de que, en algunas especies, puede haber diferencias notables entre las funciones correspondientes a las distintas fases de desarrollo. Finalmente, es interesante señalar que la temperatura también influye de modo importante sobre la mortalidad, de modo que a temperaturas próximas al UmD y superiores a la T_{opt} , los porcentajes de mortalidad son muy elevados. Por el contrario, a temperaturas intermedias, la mortalidad suele ser baja.

Por todo lo anterior, no es de extrañar que la idea de poner a punto métodos que utilizan la temperatura ambiental como instrumento de predicción de la evolución del desarrollo de los insectos haya sido ampliamente considerada.

Métodos predictivos: del método de grados-día a la situación actual

Sin duda, el método más utilizado para predecir la evolución del desarrollo de los insectos en función de la temperatura es el conocido como método de grados-día (DD). Los DD representan la acumulación de unidades de calor por encima del UmD en un período de un día. Así, para cada día, se calculan los

DD acumulados obteniendo la diferencia entre la temperatura media diaria (o, en algunas ocasiones, la semisuma de las temperaturas máxima y mínima de ese día) y el UmD . Para poder predecir la evolución de un estado de desarrollo según este método es necesario haber establecido antes, además del UmD , la integral térmica, definida como el número de DD que han de ser acumulados para que se complete una fase de desarrollo determinada y ocurra el evento con el que esta finaliza (eclosión, mudas larvarias o ninfales, pupación o emergencia del adulto). De este modo, se puede estimar cuándo va a tener lugar ese evento, acumulando DD hasta alcanzar el valor de su integral térmica correspondiente. Sin embargo, este método comete el error de asumir que la relación válida entre tasa de desarrollo y temperatura se corresponde con una recta, hecho que solo sucede para los valores intermedios (Figura 2). Así, por ejemplo, a temperaturas superiores a la T_{opt} , el método pronostica valores muy elevados de la tasa de desarrollo, cuando en la realidad son muy bajos o nulos (Figura 2). No obstante, ha sido utilizado desde hace tiempo por muy diversos autores dada su sencillez de cálculo y manejo y porque representa una aproximación aceptable si las temperaturas no superan la T_{opt} .

En la actualidad, gracias a los avances en las tecnologías de la información y la comunicación (TIC), así como en los instrumentos de medida de las temperaturas, es

mucho más preciso el método de predicción que se basa en los pasos siguientes: 1) creación de un algoritmo de transformación de valores de temperatura en avances de desarrollo, que incorpore la función ajustada para tal fin en cada caso; 2) medida de las temperaturas en el ambiente en el que se desarrolla el insecto; 3) transformación de estos valores de la temperatura en avances del desarrollo del insecto a través del algoritmo; y 4) acumulación de esos avances a partir de un punto establecido denominado 'biofix'.

Evolución de los modelos propuestos para la relación tasa de desarrollo-temperatura

Tanto para calcular los valores del UmD y de la integral térmica necesarios para aplicar el método de grados-día como para crear los algoritmos utilizados en el segundo método predictivo antes descrito, es necesario obtener las funciones que relacionan tasa de desarrollo y temperatura en cada caso. Para ello, a lo largo del tiempo se han propuesto numerosos modelos empíricos y biofísicos que describen esa relación. A continuación, se hace una breve reseña de los principales modelos propuestos, indicando los problemas de los que adolecen, así como lo que aportan como mejora a los establecidos anteriormente.

El primer modelo utilizado fue el lineal que, como se ha señalado anteriormente, asume como relación válida entre tasa de desarrollo y temperatura, la descrita por una recta. Como también se ha indicado, aunque es un modelo eficaz para temperaturas intermedias, no se ajusta a la realidad tanto a temperaturas bajas como, sobre todo, a temperaturas altas, por encima de la T_{opt} .

Posteriormente, aparecieron diferentes modelos no lineales cuyo objetivo principal fue el de resolver los problemas de los que adolece el lineal. Se describieron así, los modelos empíricos catenariforme simétrico, catenariforme asimétrico, exponencial y logístico, que fueron muy utilizados pero que también mostraban problemas en las zonas de tempe-

/ A lo largo del tiempo se han propuesto numerosos modelos empíricos y biofísicos para obtener las funciones que relacionan tasa de desarrollo y temperatura /

raturas altas y bajas. Después, se propuso el modelo sigmoide modificado, que corregía la deficiencia de los anteriores en la zona de altas temperaturas, y más tarde el modelo de Sharpe y DeMichele, basado en leyes biofísicas y que mejora la relación entre las dos variables en todo el rango de temperaturas en el que puede desarrollarse la fase de desarrollo de la especie de insecto considerada.

Sin embargo, diferentes investigadores siguieron proponiendo modelos para mejorar el cálculo del UmD. Entre ellos, destacan los de Logan tipo III y Lactin, que utilizan una expresión matemática que es combinación de dos funciones: una primera sigmoide, que cubre la parte ascendente de la tasa de desarrollo, y una segunda para la región descendente de la misma.

Otro de los objetivos perseguidos por algunos autores ha sido el de encontrar modelos más sencillos en el sentido de incluir en su expresión matemática un menor número de parámetros. En esta línea, destaca el modelo de Brière¹ que incluye sólo tres parámetros.

Por supuesto, todos los modelos anteriores y otros que han aparecido después, como el de Brière², el de Weibull o el gaussiano modificado, han pretendido siempre describir, con la mayor precisión posible, la relación real entre la tasa de desarrollo y la temperatura. Así, existen diferentes trabajos que se han dirigido a comparar modelos según dicho nivel de precisión.

Obtención y validación de los modelos

A continuación, se describe un protocolo para obtener las funciones matemáticas asociadas a los diferentes modelos y a cada una de las fases de desarrollo del insecto, así como para validar los modelos obtenidos en las situaciones reales en las que vayan a ser aplicados.

Selección de temperaturas constantes. Para obtener las funciones hay que someter a las diferentes fases de desarrollo del insecto a una serie de temperaturas constantes que se seleccionan según dos criterios. En primer lugar, esta serie debe cubrir lo más ampliamente posible el rango en el que la fase de desarrollo de la especie es capaz de desarrollarse (rango que, si no se encuentra en la bibliografía, ha de estimarse de modo aproximado en estudios preliminares). En segundo lugar, se seleccionan temperaturas dentro de ese rango, aproximadamente a intervalos de tres grados, por considerarse que ello permite disponer de datos observados suficientes para obtener las funciones con un elevado nivel de ajuste. Es muy importante considerar que para los modelos no lineales es requisito indispensable incluir una temperatura por encima de la T_{opt} en la que la tasa de desarrollo no sea cero, para que la función obtenida incluya la región decreciente.

Obtención de huevos recién puestos. Para obtener los huevos necesarios para los ensayos se utilizan adultos jóvenes que hayan superado el periodo de preoviposición. Estos adultos se someten a un tiempo de aclimatación térmica a la temperatura constante de cada ensayo y, una vez superado ese pe-

riodo, se recogen los huevos necesarios, todos ellos de menos de 24 horas de edad.

Condiciones ambientales y número de repeticiones. Cada uno de los huevos recogidos se separan en recintos iguales en los que se permitirá el desarrollo de los individuos hasta el estado adulto. Estos recintos se someten a las mismas condiciones ambientales: la temperatura constante correspondiente en cada caso y, para insectos de regiones templadas y activos en época estival, $60 \pm 10\%$ de humedad relativa y 16:8 (L:O) de fotoperiodo. Además, cuando aparecen las formas móviles se les suministra alimento *ad libitum*. El número de repeticiones no debe ser tan elevado como para que aumente demasiado la exigencia de tiempo dedicado a la toma de datos. Sin embargo, tampoco deber ser tan reducido como para que no lleguen individuos suficientes a la última fase de desarrollo preimaginal, consecuencia de la mortalidad que se va produciendo a lo largo del ensayo, o como para que se obtengan errores estándar estadísticamente no aceptables. A este último respecto, conviene señalar que la duración del desarrollo de los insectos es una variable intrínsecamente muy homogénea por lo que bastan pocas repeticiones para obtener errores estándar estadísticamente aceptables.

Toma de datos y obtención de modelos. Diariamente, se anotan la mortalidad y los cambios de fase de desarrollo que se hayan producido. En el caso de mudas entre estadios ninfales o larvarios es muy útil observar la presencia de la exuvia correspondiente, exuvia que debe ser extraída del recinto en cuanto es observada. Con los datos obtenidos en estas condiciones controladas se ajustan los diferentes modelos elegidos estimando los valores de sus parámetros asociados, con la ayuda de programas informáticos como Tablecurve 2D.

Influencia de la variación intradiaria de la temperatura en el tiempo de desarrollo. Una vez obtenidos los posibles modelos y antes de validarlos en condiciones

de campo, es preciso comprobar si la variación intradiaria de la temperatura (que realmente tiene lugar en la naturaleza) influye o no en el tiempo de desarrollo de cada estado y estadio. Aunque en la mayoría de los casos no es así, son ya muchos los ejemplos reportados en la literatura en los que sí se ha observado dicha influencia. Para llevar a cabo esta comprobación se programa un día-tipo de primavera-verano en el que la temperatura fluctúe cada cierto intervalo de tiempo (diversos autores han utilizado intervalos de una hora habiendo obtenido buenos resultados) y en el que su temperatura media coincida con la temperatura contante con la que se va a hacer la comparación. Un test *t* de Student para muestras independientes mostrará si hay diferencias significativas o no entre las medias de las duraciones de los desarrollos a temperaturas constante y variable. Esta comprobación se suele hacer con una sola temperatura intermedia dentro del rango en el que la especie es capaz de desarrollarse.

Es importante señalar que este paso es conveniente llevarlo a cabo en una fase inicial de la investigación porque, si existen diferencias significativas, todos los ensayos deberán hacerse, en vez de con temperaturas constantes, con días-tipo con temperaturas variables y medias iguales a la serie de temperaturas constantes establecida para la investigación.

Validación de los modelos en condiciones de campo y evaluación de la calidad de la predicción. Para este último paso se realiza un bioensayo en el que se obtiene la duración de cada fase de desarrollo del insecto bajo condiciones de exterior siguiendo el mismo procedimiento que el descrito a temperaturas constantes, con la salvedad de que tanto la aclimatación térmica de los adultos como el resto del bioensayo se han de llevar a cabo en el campo. Así, es recomendable proteger los recintos de la exposición solar directa y de la lluvia, y utilizar un sensor que registre la temperatura ambiental a intervalos de tiempo predeterminados (la investigación será más precisa cuanto más pequeños sean esos intervalos;

según nuestra experiencia, intervalos de media hora son suficientes para obtener buenos resultados).

A partir de estos datos se determina la calidad de la predicción de los diferentes modelos obtenidos, por comparación entre los valores predichos por cada uno de ellos y los valores reales observados. Así, esa calidad se puede representar como porcentaje de ajuste entre ambos valores.

Aplicaciones a la Gestión Integrada de Plagas

La Gestión Integrada de Plagas (GIP) plantea, como objetivo prioritario, la reducción del empleo de productos fitosanitarios, así como un uso racional de los mismos cuando sea necesario recurrir a ellos. Tanto para la utilización adecuada de herramientas alternativas a la lucha química como para el empleo racional de los productos fitosanitarios se requiere disponer de muchos conocimientos, entre los que resulta esencial el relativo a los estados de desarrollo en que se encuentran los individuos que integran las poblaciones plaga. Se analizan a continuación los dos ejemplos más representativos de esta realidad.

Por un lado, son decisiones clave dentro de la GIP las relacionadas con la integración racional de los diferentes métodos de control disponibles en cada caso. Tanto la integración como la correcta aplicación de esos métodos, incluida la lucha química, dependen de un adecuado conocimiento del estado de desarrollo de los individuos de la población plaga. Esta necesidad se está haciendo mayor a medida que se aplican herramientas más selectivas (en su acepción más general), caso de productos fitosanitarios solo eficaces contra una fase de desarrollo concreta, enemigos naturales que solo se verán afectados por los efectos secundarios de cierto producto fitosanitario si se encuentran en una fase de desarrollo determinada, parasitoides que solo parasitan una sola fase de desarrollo del hospedante, etc.

Por otro lado, una referencia esencial para decidir si aplicar o no medidas fitosanitarias en un momento



Foto 2. Larva y penetraciones en baya de la polilla del racimo, *Lobesia botrana*.

determinado es el umbral económico. Pues bien, tanto el establecimiento de dicho umbral como los procesos de muestreo que se llevan a cabo para conocer si la población plaga lo ha alcanzado o no, se refieren, en muchas ocasiones, a una fase de desarrollo determinada.

En definitiva, tal como se comentaba en el apartado de fundamentos, no es de extrañar que la puesta a punto de estos métodos de predicción haya sido, y siga siendo en la actualidad, de gran interés para científicos, técnicos y agricultores.

Consideraciones para la correcta utilización de los métodos predictivos

Para una correcta aplicación de estos métodos predictivos es importante tener en consideración las recomendaciones siguientes:

- Los métodos de predicción descritos en este artículo se adecuan mejor a insectos monovoltinos o a polivoltinos con pocas gene-

raciones anuales. A medida que aumenta el número de generaciones dentro del ciclo estacional, se solapan más las distintas fases de desarrollo y la aplicación de estos métodos, tal como son descritos aquí, pierde interés por razones obvias.

- Los modelos matemáticos obtenidos para una especie pueden variar entre poblaciones distintas de dicha especie. Así, antes de aplicar un modelo en una zona distinta a aquella en la que ha sido obtenido, debe ser previamente validado en campo en esa zona.

- Tanto para la obtención de los modelos matemáticos como para la aplicación práctica de los métodos predictivos es muy importante llevar a cabo una correcta toma de temperaturas, de modo que representen con la precisión deseada los valores reales a los que están sometidos los individuos de la población de insectos considerada. Por ejemplo, predicciones llevadas a cabo para conocer la

evolución de la polilla del racimo de la vid, *Lobesia botrana*, fueron más precisos cuando la temperatura se midió dentro de la baya que cuando se hizo fuera de ella.

Aplicaciones en el caso de plagas de la vid

En la GIP de la vid, al igual que se ha comentado para las plagas en general, resulta esencial disponer de información suficiente para la correcta toma de decisiones. Muchas veces, conseguir esta información es difícil y costoso, al menos en grandes superficies y/o en entornos heterogéneos. Por ello, la utilización de métodos predictivos como los que se tratan en el presente artículo resulta especialmente interesante ya que, manteniendo la precisión de la información, reducen notablemente el esfuerzo requerido para obtenerla.

Se indican a continuación, dos especies plaga de la vid para las que se dispone de funciones que relacio-

nan la tasa de desarrollo con la temperatura, señalando posibles aplicaciones de los métodos predictivos que se basan en ellas y que han sido descritos en el presente artículo.

Lobesia botrana

En la bibliografía se pueden encontrar modelos lineales y no lineales ajustados para el estado de huevo, los cinco estadios larvarios y el estado de pupa de *L. botrana*. La aplicación de los métodos predictivos del estado de desarrollo de los individuos que forman sus poblaciones permite conocer, entre otras, las informaciones siguientes:

- Momentos en los que tienen lugar los picos de vuelo de las distintas generaciones carpófagas, marcando como biofix el pico de vuelo de la generación antófaga. Esta información puede complementar a la obtenida mediante el monitoreo de las curvas de vuelo con trampas cebadas con feromona sexual femenina (Foto 1) y descartar posibles falsos vuelos que parecieran ser mostrados por las capturas en las trampas. Todo ese conjunto de información permite conseguir una mayor precisión en la elección de los momentos de realización de muestreos en campo para determinar el nivel de plaga. De esta manera, el proceso de seguimiento se optimiza, reduciendo mucho el esfuerzo de muestreo al centrarlo en los momentos concretos en los que se precisa realizar conteo de huevos, primeras penetraciones en racimos (Foto 2), etc.

- Momento de inicio de puesta en cada generación carpófaga, así como de la eclosión de los huevos (y, por tanto, de la emergencia de las larvas neonatas) en todas las generaciones. Esta información resulta especialmente útil para la optimización del empleo de insecticidas con las características de los que actualmente se utilizan contra la plaga. En efecto, se trata de insecticidas que actúan de modo muy específico, lo que obliga a ubicar con mucha exactitud el momento de tratamiento si se quiere conseguir una elevada eficacia. Así, por ejemplo, insecticidas como el Fenoxicarb se deben aplicar al inicio de la curva



Foto 3. Huevos y larvas neonatas del tornillo de la vid, *Xylotrechus arvicola*.



Foto 4. Orificios en cepas causados por el tornillo de la vid, *Xylotrechus arvicola*.

de vuelo para que los racimos dispongan de una adecuada cobertura antes de la oviposición o en el momento en el que esta se inicia. Por otro lado, para los insecticidas que actúan sobre larvas neonatas es, obviamente, esencial conocer el momento en el que se inicia la eclosión de los huevos.

Xylotrechus arvicola

En la actualidad, se dispone del modelo lineal y de los no lineales Logan tipo III, Lactin y Brière¹ ajustados para el estado de huevo del tronillo de la vid, *Xylotrechus arvicola*. En

este caso, los métodos predictivos, marcando como biofix el momento de la puesta, permiten conocer el tiempo transcurrido hasta la emergencia de las larvas neonatas. Este periodo es importante porque las fases de huevo y de larva recién emergida (Foto 3) están más expuestas a posibles medidas de control que una vez que la larva haya penetrado en el interior de la madera de la cepa (Foto 4).

Bibliografía: Queda a disposición del lector interesado en el correo electrónico vicente.marco@unirioja.es.