

# MÁSTERES de la UAM

Facultad de Ciencias /11-12

Máster en Biodiversidad



UNIVERSIDAD AUTONOMA





Modelización de la duración del desarrollo y del crecimiento de Spodoptera exigua (Hübner) (Le.:Noctuidae) en condiciones controladas Alberto Fonte Polo

# **CONTENIDOS**

Resumen	3
Abstract	4
Introducción	5
Spodoptera exigua: especie plaga	5
Influencia de la temperatura en el desarrollo de los insectos	6
Los estadios de las larvas	8
Variación en el número de estadios larvarios	9
Cría en el laboratorio y dieta artificial	10
Objetivos	11
Variables analizadas	12
Material y métodos	13
Biología de Spodoptera exigua	13
Procedimiento de cría	16
Pesado de las pupas	18
Sexado de los individuos	18
Preparación de la dieta artificial	19
Modelos de duración del desarrollo	19
Medición de las cápsulas cefálicas	21
Regla de Dyar	21
Análisis de los datos	22

Resultados	23
Proporción de machos-hembras y de larvas con muda supernumeraria	23
Duración del desarrollo	24
Modelos de duración del desarrollo	31
Diámetro de las cápsulas cefálicas	35
Anchura del labro	41
Regla de Dyar	47
Peso de las pupas	49
Discusión	51
Número de estadios larvarios	51
Duración del desarrollo a diferentes temperaturas y en función del sexo	52
Constante térmica y cero de desarrollo	54
Crecimiento de la cápsula cefálica	56
Peso de las pupas	58
Conclusiones	60
Agradecimientos	62
Bibliografía	63

#### **RESUMEN**

La gardama, *Spodoptera exigua* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae), es una plaga multivoltina y polifitófaga que afecta a numerosos cultivos en todo el mundo. Se ha estudiado la duración del desarrollo y la tasa de crecimiento de este insecto, atendiendo a las diferencias por sexo y por número de estadios larvarios. Para ello, se han criado individualmente las larvas, desde el huevo hasta la emergencia del adulto, en condiciones de laboratorio controladas a tres temperaturas constantes (30, 25 y 20 °C). Se ha registrado la duración de cada etapa evolutiva para cada individuo y se ha tomado el peso de las pupas. Se ha medido el diámetro de la cápsula cefálica y la anchura del labro de cada estadio larvario para estudiar su crecimiento mediante la regla de Dyar. Para modelizar la duración del desarrollo se ha empleado la curva logística de Davidson y la hipérbola biotérmica de Blunck-Bodenheimer. Con este último modelo se ha determinado la constante térmica y el cero de desarrollo para las distintas fases evolutivas.

Se observa que la duración total del desarrollo y de cada una de sus fases aumenta al disminuir la temperatura. A 25 °C la fase larvaria es más larga en hembras mientras que la fase de pupa es más larga en los machos, y ambos sexos completan su desarrollo casi simultáneamente. Sin embargo, a 30 y 20 °C la duración del desarrollo preimaginal es superior en los machos. *S. exigua* pasa normalmente por 5 estadios larvarios, pero un 18,75% de las larvas de este estudio (39 de 208) tuvieron 6 estadios. Las larvas con un estadio supernumerario tienen un desarrollo más largo y una tasa de crecimiento menor. El labro presenta un coeficiente de Dyar mayor que la cápsula cefálica. Los tamaños de la cápsula cefálica y del labro y los pesos de las pupas fueron similares a las tres temperaturas de este estudio.

**Palabras clave:** cápsula cefálica, cero de desarrollo, constante térmica, estadios larvarios, gardama, labro, regla de Dyar, temperatura.

#### ABSTRACT

# Modelling of the development time and growth of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lep.: Noctuidae) in controlled conditions.

The beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae), is a poly-phytophagus multivoltine pest that affect many crops worldwide. It has been studied the duration of the development and the growth rate of this insect, attending to differences by sex and number of larval instars. For this, has been individually reared the larvae, from egg to adult emergence, in controlled laboratory conditions at three constant temperatures (30, 25 and 20 °C). It has been measured the duration of each stage of development and the weight of pupae for each individual. It has been measured the diameter of the head capsule and labrum width of each larval instar to study its growth by Dyar's rule. To modeling development time has been employed the Davidson's logistic curve and the biothermal hyperbola of Blunck-Bodenheimer. With this latest model has been determined the thermal constant and the lower development threshold for the different developmental stages.

It is observed that the total development time and the duration of all the developmental stages increases with decreasing temperature. At 25 °C the larval stage is longer in females whereas the pupal stage is longer in males, and both sexes complete their development almost simultaneously. However, at 30 and 20 °C preimaginal development time is higher in males. *S. exigua* has normally five larval instars, but 18.75% of the larvae of this study (39 of 208) had six instars. Larvae with a supernumerary instar have a longer development and a lower growth rate. The labrum has a greater Dyar's coefficient than the head capsule. The Dyar's coefficient of labrum is greater than for the head capsule. The head capsule and labrum widths and pupal weight were similar at all three temperatures of this study.

**Key words:** beet armyworm, Dyar's rule, head capsule, labrum, larval instars, lower development threshold, temperature, thermal constant.

## **INTRODUCCIÓN**

#### Spodoptera exigua: especie plaga

*Spodoptera exigua* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae) es un insecto multivoltino y migratorio, originario del sureste asiático (CAPINERA, 2011). En la actualidad se distribuye por 101 países de todo el mundo, con un rango latitudinal que oscila entre 64° N y 45° S (ZHENG *et al.*, 2011b). Es una especie plaga que ataca a un gran número de cultivos hortícolas y ornamentales en las regiones templadas y subtropicales de todo el mundo (ELVIRA *et al.*, 2010). En España, es especialmente perjudicial para los cultivos de invernadero del sur (BELDA *et al.*, 1994b).

Las larvas de esta polilla, que se conocen con el nombre común en castellano de "gardama" o "rosquilla verde", son polífagas y se alimentan tanto de las hojas como de los frutos de numerosas plantas de interés económico (BELDA *et al.*, 1994a). Atacan a más de 130 especies de plantas pertenecientes a más de 30 familias botánicas (Pogue, 2006 en MERKX-JACQUES *et al.*, 2008). Las plantas de las que se alimenta con más frecuencia son el pimiento, tomate, judía verde, espárrago, berenjena, lechuga, espinaca, col, guisante, sandía, patata, tabaco, remolacha, soja, alfalfa, girasol, algodón, maíz, vid y cítricos (DOMÍNGUEZ, 1976; BELDA *et al.*, 1994b; GUIMARÃES *et al.*, 1995; TISDALE & SAPPINGTON, 2001; CAPINERA, 2011).

Por su carácter de especie plaga cosmopolita y por su buena adaptación a las condiciones de laboratorio, *S. exigua* es un insecto enormemente estudiado en muchos centros de todo el mundo. En los últimos años se han publicado numerosos trabajos de laboratorio sobre la biología de esta especie (ABDULLAH *et al.*, 2000; TISDALE & SAPPINGTON, 2001; HAN *et al.*, 2003; AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN, 2006a,b; MERKX-JACQUES *et al.*, 2008; FARAHANI *et al.*, 2011; ZHENG *et al.*, 2011a) y sobre métodos de control biológico (p. ej. HERNÁNDEZ-MARTÍNEZ & ESCRICHE, 2008: control mediante cepas de *Bacillus thuringiensis*; FENG *et al.*, 2007, ELVIRA *et al.*, 2010: nucleopoliedrovirus).

*S. exigua* también se usa en muchos laboratorios como especie modelo para estudios de genética y fisiología (p. ej. TORRES-VILA *et al.*, 2001: herencia de la poliandria; JIANG *et al.*, 2010: síndrome de oogénesis-vuelo).

#### Influencia de la temperatura en el desarrollo de los insectos

Numerosas variables bióticas y abióticas influyen en el tiempo de desarrollo de los insectos. Entre las más destacadas están la cantidad y calidad del alimento, la densidad de cría, el fotoperiodo, la humedad, el pH y la temperatura. Esta última variable es sin duda alguna el factor más importante de todos, de hecho, la mayoría de los modelos de desarrollo sólo tienen en cuenta la temperatura (WAGNER *et al.*, 1991).

El desarrollo de los insectos, al ser animales ectotermos, se ve muy influenciado por la temperatura del ambiente. De forma general se puede decir que la tasa de desarrollo del insecto está directamente relacionada con la temperatura, puesto que al aumentar la temperatura el tiempo de desarrollo disminuye (BERG & MERRITT, 2003). Sin embargo, el desarrollo de los insectos solo es posible dentro de un determinado rango de temperaturas, delimitado por un umbral mínimo y un umbral máximo. Si las temperaturas están por debajo del umbral mínimo de desarrollo, o por encima del umbral máximo, el insecto interrumpe su desarrollo debido a los efectos adversos que tienen las temperaturas extremas para los procesos biológicos. Y entre ambos umbrales se localiza la temperatura óptima, que es aquella para la cual el desarrollo del insecto es máximo (MARCO, 2001; DAHI *et al.*, 2009).

Un modelo muy utilizado en la agricultura para predecir el desarrollo de los insectos plaga es el método de grados-día. Los grados-día (GD) representan la acumulación de unidades de calor (grados centígrados) por encima del umbral mínimo de desarrollo, durante un periodo de un día. Ya que para que un insecto complete cada una de sus etapas evolutivas necesita acumular una determinada cantidad de calor por encima de una temperatura mínima (MARCO, 2001). Una forma sencilla de conocer el número de grados-día acumulados en 24 horas consiste en calcular la diferencia entre la temperatura media diaria (suma de los valores máximo y mínimo dividido entre 2) y el umbral mínimo de desarrollo (WAGNER *et al.*, 1991; MARCO, 2001; GOMEZ, 2003):

$$GD = \frac{T_{\max} + T_{\min}}{2} - T_{\text{umbral}\min},$$

donde:  $T_{\text{max}}$  es la temperatura máxima diaria,  $T_{\text{min}}$  es la temperatura mínima diaria y  $T_{\text{umbral min}}$  es la temperatura del umbral mínimo de desarrollo. Las tres temperaturas expresadas en grados centígrados.

Conociendo los grados-día que necesita acumular el insecto para completar una determinada etapa de su desarrollo, esto es, conociendo su constante térmica, y sabiendo cuál es su umbral mínimo de desarrollo, podrá determinarse el momento exacto en que el insecto alcanzará dicha etapa. Lo cual resulta de gran interés en la entomología aplicada al control de plagas, y permite predecir cuando ocurrirá, por ejemplo, la eclosión de los huevos, la emergencia de los adultos o la muda de cierto estadio larvario especialmente dañino para el cultivo (MARCO, 2001). Además, conociéndose la constante térmica del ciclo evolutivo completo (adulto-adulto) podrá calcularse el número de generaciones anuales a unas condiciones dadas de temperatura (MUÑIZ & GIL, 1984).

La constante térmica y la temperatura mínima de desarrollo son valores que dependen de la fisiología del insecto, y son, por lo tanto, característicos de cada especie, y, dentro de ésta, de cada una de sus fases de desarrollo. Para determinar estos parámetros se han propuesto diversos modelos empíricos, uno de los más empleados es la hipérbola biotérmica de Blunck-Bodenheimer, y(T - c) = K. Mediante el uso de datos experimentales de la duración del desarrollo a diferentes temperaturas se pueden calcular las dos incógnitas de la ecuación, a saber, el umbral mínimo de desarrollo (*c*) y la constante térmica (*K*) (HARPAZ, 1984).

Debido a que el ajuste del modelo de Blunck-Bodenheimer no es total para todas las especies y para todos sus estadios de desarrollo, y a que la mayoría de las especies muestran un cierto grado de plasticidad en la temperatura umbral mínima y en la cantidad de calor que necesitan para culminar su desarrollo, se han propuesto otros muchos modelos. Algunos de los más empleados, según cita MARCO (2001), son los modelos catenario simétrico y asimétrico de Janisch (1925), el exponencial de Belehradek (1935), el logístico de Davidson (1942, 1944), el sigmoide modificado de Stinner *et al.* (1974), el de Logan tipo III (Hilbert & Logan, 1983) y el modelo de Lactin *et al.* (1995). En este estudio se han empleado los modelos fenológicos de Blunck-Bodenheimer y de Davidson.

Todos estos modelos se elaboran empíricamente sometiendo poblaciones de insectos a diferentes temperaturas constantes, y deben ser establecidos para cada estadio del desarrollo del insecto (MARCO, 2001).

#### Los estadios de las larvas

Las larvas de los insectos y otros artrópodos, y en general todos los ecdisozoos, crecen de forma discontinua por medio de mudas periódicas. En los insectos, el proceso de muda se encuentra bajo control endocrino a través de las hormonas ecdisona, juvenil y protoracicotrópica. Como resultado de estas mudas, el periodo larvario de los insectos se divide en varias etapas o estadios discretos (Nation, 2002 citado por MOHAMMADI *et al.*, 2010). Se entiende por estadio larvario el periodo comprendido entre dos mudas sucesivas, o el periodo entre la eclosión y la primera muda (para el primer estadio), o entre la última muda y la formación de la pupa (para el último estadio larval) (ESPERK *et al.*, 2007).

La identificación de los estadios larvarios resulta fundamental para la construcción de modelos predictivos del desarrollo. Y estos modelos son los que hacen posible un manejo adecuado del insecto plaga (VILLA-CASTOREÑA & CATALÁN-VALENCIA, 2004). Porque normalmente las especies plaga solo son vulnerables a los métodos de control en un determinado periodo de su ciclo de vida (LOGAN *et al.*, 1998). Por ejemplo, el efecto de los insecticidas puede variar en función del estadio larvario sobre el que se aplique (MOHAMMADI *et al.*, 2010).

Con frecuencia, en las muestras tomadas en el campo aparecen simultáneamente larvas de distintas edades y con distribuciones de tamaño que en muchos casos solapan. Se requiere, por lo tanto, de un método efectivo para conocer el estadio larvario en que se encuentra un determinado individuo muestreado (LOGAN *et al.*, 1998).

El método más empleado para determinar la edad larval se basa en el uso de la distribución de frecuencias del tamaño de las cápsulas cefálicas (distancia intergenal), es lo que se conoce como Regla de DYAR (1890). Las estructuras muy esclerotizadas, como es el caso de la cápsula cefálica de las larvas de lepidópteros, se mantienen prácticamente sin cambios de tamaño durante todo el estadio (MOHAMMADI *et al.*, 2010). El crecimiento de estas partes está limitado a la duración de la ecdisis (GARCÍA-BARROS, 2006), esto posibilita que puedan usarse para diferenciar estadios larvarios.

La regla de Dyar es una herramienta muy utilizada para modelizar el patrón de crecimiento de las larvas de lepidópteros (sirvan de ejemplo los trabajos de GARCÍA-

8

BARROS, 2006; IANNACONE & ALVARIÑO, 2007; y MOHAMMADI *et al.*, 2010), y en general es aplicable a muchas de las especies de los Ecdisozoa.

Esta regla se adapta a muchos caracteres del cuerpo de la larva, tales como la distancia entre las setas frontales de la cápsula cefálica (FLORES *et al.*, 2005), el tamaño de los estigmas (MOHAMMADI *et al.*, 2010), la longitud del segmento posterior del protórax o el diámetro del ojo entre otros. Y en el presente estudio, además del diámetro de la cápsula cefálica, se ha utilizado también la anchura del labro.

#### Variación en el número de estadios larvarios

Aunque suele considerarse que el número de edades larvarias es un carácter fijo para la especie, la realidad es que existe una gran variabilidad intraespecífica en el número de estadios larvales. Es un fenómeno muy extendido en los insectos, se produce en casi todos los órdenes, tanto en hemimetábolos como en holometábolos. Según ESPERK *et al.* (2007) hay al menos 145 especies de insectos, de 12 ordenes y 49 familias distintas, en las que varía el número de estadios larvarios. La norma general es que esta variación sea baja, habitualmente no más de tres edades supernumerarias (ESPERK *et al.*, 2007). Todavía no se conoce con certeza qué factores son los responsables de dicha variabilidad, y cuáles son los mecanismos fisiológicos implicados.

Los factores que pueden causar la variación en el número de estadios son la temperatura, el fotoperiodo, la humedad, la calidad y cantidad del alimento, el nivel de gregarismo, el sexo y la herencia (GARCÍA-BARROS, 2006; ESPERK *et al.*, 2007). Se ha propuesto que la variabilidad en el número de estadios larvales puede representar una respuesta plástica del insecto a los factores ambientales (GARCÍA-BARROS, 2006). En la mayoría de los insectos, la presencia de estadios larvarios supernumerarios está relacionada con las condiciones adversas, por ejemplo: alimento de baja calidad o con carencias de algún nutriente importante, periodos transitorios de inanición, temperatura baja, humedad baja o heridas sufridas por el insecto. Esta es la conclusión a la que llegan ESPERK *et al.* (2007) en su estudio sobre la variabilidad intraespecífica en el número de estadios larvarios. En ese trabajo encuentran que en todas las especies de lepidópteros estudiadas (16 en total), así como en varias especies de dictiópteros, ortópteros y coleópteros, las larvas sometidas a condiciones adversas tienen un mayor número de estadios. Esto se explicaría como un proceso de crecimiento compensatorio

en ambientes pobres, de modo que si la larva no alcanza el tamaño necesario para la metamorfosis, aumenta su número de estadios larvarios. Sin embargo, en algunas especies ocurre todo lo contrario, las larvas tienden a tener un mayor número de edades bajo condiciones favorables.

S. exigua tiene normalmente 5 edades larvarias, aunque en ocasiones puede tener 6 (FYE & MCADA, 1972) o incluso 7 (FARAHANI *et al.*, 2011). Y AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN (2006b) obtuvieron larvas con 8 estadios larvarios al ser alimentadas con hojas de chalota (*Allium cepa* L. var. Indian Rose) y quingombó [*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench].

En el presente estudio, aunque la mayoría de las larvas tuvieron 5 estadios larvarios, se han encontrado algunas con una edad supernumeraria.

#### Cría en el laboratorio y dieta artificial

El mantenimiento y cría de poblaciones de insectos en el laboratorio permite el estudio de la biología de la especie. Su pequeño tamaño, sus ciclos reproductivos cortos y su escasa influenciabilidad por parte del observador facilitan la cría en cautividad de los insectos, y hacen que se pueda conseguir un alto número de individuos en poco tiempo y con un coste económico no muy elevado (ESPADALER, 2004).

Los cuatro fines que puede tener la cría de insectos, como indican SÁIZ *et al.* (1983), son: el aprovechamiento industrial de alguna de las fases de su ciclo evolutivo (p. ej. el caso de la sericicultura y la apicultura) o como fuente de alimento para los animales o el ser humano; producción de agentes de control biológico como insectos parasitoides y microorganismos entomopatógenos; para estudios genéticos, el ejemplo más destacado es el de la mosca del vinagre; y como material de ensayo en investigaciones biológicas.

Según Fink (1984, en MOHAMMADI *et al.*, 2010) la cría de insectos en ambientes controlados, que se ajusten a las mejores condiciones para el desarrollo y el seguimiento de las distintas fases evolutivas, es la mejor forma de estudiar el ciclo de vida de estos animales.

El desarrollo de una dieta artificial adecuada es fundamental para la cría de los insectos en el laboratorio. Las dietas artificiales deben proporcionar un conjunto equilibrado de nutrientes, que permitan a los animales crecer y completar su ciclo biológico con normalidad, y posibilitar la producción continua de insectos durante muchas generaciones (ELVIRA *et al.*, 2010). Las ventajas de las dietas artificiales frente a las naturales son su mayor rendimiento y economía, sobre todo en la cría masiva, su fácil manejo y su mejor conservación y por más tiempo (ABDULLAH *et al.*, 2000). Asimismo, el uso de dietas artificiales facilita la cría en cautividad al no depender de la planta hospedadora, en el caso de los insectos fitófagos, y evita también posibles contaminaciones con entomopatógenos (Etzel & Legner, 1999 en MURÚA *et al.*, 2003). Otro de los principales beneficios de la dieta artificial es que permite homogenizar las condiciones de cría en los experimentos de laboratorio.

#### **Objetivos**

Los objetivos principales de este estudio son:

- Conocer la duración de las distintas fases de desarrollo del ciclo biológico para las hembras y machos de *S. exigua* a tres temperaturas constantes (30, 25 y 20 °C), mediante el seguimiento individual de cada larva desde la eclosión del huevo hasta la emergencia del adulto.
- Aplicar los modelos fenológicos de Blunck-Bodenheimer y de Davidson, y calcular los parámetros de desarrollo (constante térmica y cero de desarrollo) de hembras y machos.
- Estudiar el crecimiento de hembras y machos mediante el análisis de las dimensiones de las cápsulas cefálicas y la aplicación de la regla de Dyar.
- Detectar diferencias en el peso de las pupas en función del sexo y en función de la temperatura de desarrollo.
- Determinar el número de edades larvarias mediante la observación continuada de las sucesivas mudas, y estudiar las diferencias en la duración del desarrollo y en el crecimiento en función del número de estadios larvarios.

# Variables analizadas

En la realización de este estudio se han determinado los siguientes parámetros:

- Duración del estadio de huevo, de los diferentes estadios larvarios, y del periodo de pupa para cada individuo.
- Sexo de los individuos.
- Número de edades larvarias.
- Peso de la pupa.
- Diámetro de la cápsula cefálica de todas las edades larvarias.
- Anchura del labro de todas las edades larvarias.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Este estudio se realizó en el Laboratorio de Entomología del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, de la Universidad Autónoma de Madrid. Para la realización del mismo se estableció una colonia de laboratorio de *Spodoptera exigua* a partir de 100 pupas de la línea *Oxford*, proporcionadas por el Dr. Juan Ferré (Departament de Genètica, Facultat de Ciències Biològiques, Universitat de València).

La duración total del experimento fue de 135 días, desde el 15 de noviembre de 2011, hasta el 29 de marzo de 2012, día en que emergió el último adulto contabilizado para esta memoria.

#### Biología de Spodoptera exigua

*S. exigua* es una especie multivoltina, con un número de generaciones variable según las condiciones de la región geográfica. En la Península Ibérica suele completar tres generaciones al año en condiciones normales (BELDA *et al.*, 1994b). Además es una especie migratoria, lo que facilita su expansión por todo el mundo y dificulta el control de la plaga. Los adultos de esta especie pueden recorrer distancias de hasta 3.500 km en 9 u 11 días (MIKKOLA, 1970), posiblemente en condiciones de viento favorables. Las polillas pasan el invierno en la Península Ibérica o llegan a ésta desde el norte de África al comienzo de la primavera, donde están presentes todo el año, y desde España migran a las Islas Británicas (ZHENG *et al.*, 2011b). De modo que la Península Ibérica actúa de puente para los desplazamientos entre África y Europa (GUIMARÃES *et al.*, 1995).

Las hembras de *S. exigua* suelen ovopositar entre 300 y 600 huevos, que depositan en plastones de 50 a 150 huevos en el envés de las hojas y que recubren con escamas blanquecinas de su abdomen (CAPINERA, 2011). Los huevos son de color variable entre amarillo crema y verde grisáceo, y cuando están próximos a la eclosión toman un color negro debido a la coloración oscura de la cápsula cefálica de las larvas (Figura 1; WILSON, 1932).

La gardama pasa normalmente por cinco estadios larvarios (Figura 2), aunque algunos individuos pueden tener uno o más (hasta tres) estadios supernumerarios

(AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN, 2006b). Las larvas de los estadios 1 y 2 son de color verde pálido o amarillento con el cuerpo recubierto de quetas, y suelen tejer unos hilos de seda con los que se ayudan para mudar (WILSON, 1932). Las larvas del tercer estadio presentan unas bandas pálidas en el dorso, en el estadio 4 las bandas del dorso toman un tono más oscuro y adquieren una franja lateral también oscura (CAPINERA, 2011). Las larvas del quinto estadio tienen una coloración más variable. Normalmente tienen el dorso de color verde grisáceo, con dos bandas longitudinales en posición subdorsal, una de color amarillento y otra blanquecina (COTO, 1997). Cuando la densidad poblacional es elevada pueden tener un color verde más oscuro o incluso negro (CATIE, 1993). Las larvas del último estadio pueden llegan a medir entre 25 y 30 mm de longitud (HEPPNER, 1998). Tienen los espiráculos de color blanco amarillento, débilmente bordeados de negro (AMATE *et al.*, 1998), y el cuerpo está prácticamente desprovisto de quetas (CAPINERA, 2011).

Las larvas de los primeros estadios, L1 y L2, tienen hábitos gregarios y conforme crecen se hacen solitarias (BELDA *et al.*, 1994a, CAPINERA, 2011). El comportamiento alimenticio de las larvas también varía según la edad, las larvas de los estadios 1, 2 y 3 se alimentan mayoritariamente de flores y frutos, mientras que las larvas de los estadios 4 y 5 tienden a localizarse en las hojas de las plantas (BELDA *et al.*, 1994a).

Cuando la larva va a pupar se entierra en el suelo y construye una cámara pupal con fragmentos de tierra unidos mediante secreciones de seda, esto le permite protegerse del ataque de depredadores y de las bajas temperaturas del invierno (ZHENG *et al.*, 2011a). Según hemos podido comprobar en el laboratorio, las orugas en cautividad construyen la cámara pupal con fragmentos de papel de filtro y restos de dieta. Después de formar la cámara pupal la larva entra en fase de prepupa, se acorta, se oscurece y termina por dar lugar a la pupa. La pupa es de color verde al principio, después toma un color marrón claro que se va oscureciendo conforme avanza el desarrollo. Mide entre 9 y 15 mm de longitud (DOMÍNGUEZ, 1976). El estado de pupa es el que mejor sobrevive a las bajas temperaturas, por ello se considera que éste es el estado de hibernación de *S. exigua* (ZHENG *et al.*, 2011a).

Los adultos emergen durante la noche, extienden las alas, vuelan y seguidamente se aparean. El periodo de preovoposición dura 2 o 3 días (WILSON, 1932), y el de ovoposición dura entre 3 y 7 días (CAPINERA, 2011). Las polillas no suelen vivir más de 9 o 10 días (CAPINERA, 2011).

La envergadura alar de las polillas varía entre 25 y 30 mm (CARTER, 1993). Las alas anteriores son estrechas y tienen un color entre gris y marrón. En el dibujo del ala destacan dos manchas, una oval y otra reniforme, de color rosa pálido o anaranjado (TOWNSEND *et al.*, 2007). Las alas posteriores son blancas y translúcidas, con venación marcada y una línea oscura en el margen (CARTER, 1993) (Figura 3). Los adultos de *S. exigua* presentan muy poco dimorfismo sexual (HEPPNER, 1998).



**FIGURA 1.** *Puesta de* S. exigua. a, *huevos eclosionados;* b, *huevos próximos a la eclosión;* c, *huevos infértiles.* 



FIGURA 2. Fases larvarias de S. exigua.



FIGURA 3. Adulto de S. exigua.

#### Procedimiento de cría

Se criaron los insectos individualmente, desde la fase de huevo hasta la emergencia del adulto, a tres temperaturas constantes (30, 25 y 20 °C) y un fotoperiodo de 12 horas de luz / 12 horas de oscuridad. Para criar a los insectos se usaron cámaras Ibercex<sup>®</sup> modelo V-450-B, con una oscilación térmica máxima de  $\pm$  0,5 °C.

Las larvas neonatas eran transferidas el día de su emergencia, con ayuda de un pincel fino, a placas de Petri de plástico (6 cm de diámetro  $\times$  1,5 cm de altura) con un disco de papel de filtro en la base, donde se criaban individualmente. Las placas de Petri se marcaron con un número que identificaba a la larva y la temperatura de desarrollo. Las larvas se mantuvieron dentro de estas placas durante todo su desarrollo con comida abundante, por lo que la humedad ha sido permanentemente alta. Las orugas eran alimentadas con bloques de papilla de 1 cm<sup>3</sup> aproximadamente, que eran remplazados conforme se consumían o cuando mostraban signos de desecación. Se procuraba que los bloques de comida tuvieran forma alargada para evitar que al mover las placas pudieran rodar y aplastar a las larvas del primer estadio.

Las larvas se revisaron diariamente durante todo su desarrollo con el fin de conocer el día exacto en que tenía lugar la muda. El día de muda se estableció como aquel en que se observaba la exuvia y la cápsula cefálica desprendidas (Figura 4), para ello se utilizó un estereomicroscopio Olympus<sup>®</sup> SZ30. Se registró la fecha de muda de los sucesivos estadios de cada larva, también se anotó la fecha de ovoposición y de eclosión de los huevos, y las fechas de pupación y de emergencia de los adultos. Asimismo, se recogieron las cápsulas cefálicas de las larvas conforme iban mudando, y cada serie de cápsulas cefálicas de cada larva se guardó en un vial independiente identificado con el número de individuo y temperatura de desarrollo.

Los adultos, conforme emergían de la pupa, eran transferidos a un recipiente cilíndrico de plástico (12 cm  $\emptyset \times 20$  cm) donde se apareaban y realizaban la puesta, y eran mantenidos a una temperatura constante de 25 ± 0,5 °C con un fotoperiodo de 12:12 h. Para la alimentación de los adultos se dispusieron varios viales de plástico (3 cm de longitud y unos 4 mm de diámetro) tapados con algodón, que funcionaban como bebederos. Unos bebederos contenían aguamiel (una mezcla de agua y miel en una proporción de 3:1) y otros bebederos contenían solo agua. Para facilitar la ovoposición y la recogida de los huevos se colocaban varias tiras de papel de filtro en el interior del recipiente. Las tiras de papel se observaban diariamente y se cambiaban por unas nuevas

siempre que se encontraba alguna puesta en ellas. Las puestas eran recortadas de las tiras de papel y depositadas en placas de Petri de plástico (9 cm  $\emptyset \times 1,5$  cm) con papel de filtro en la base. Las placas de Petri con las puestas se repartían entre las tres temperaturas del ensayo. Cuando los huevos estaban próximos a la eclosión (se oscurecen y se observa por transparencia la larva) se ponía una pequeña porción de comida dentro de la placa para que las larvas neonatas pudieran alimentarse, y evitar así que escaparan de la placa. Además, la papilla aporta humedad y ayuda a que los huevos no se desequen.

Simultáneamente a la cría individual se realizaba de forma continua una cría semi-masiva a 30, 25 y 20 °C para tener un aporte continuado de adultos, y disponer de huevos para la cría individual. Para la cría semi-masiva se usaron cajas de plástico transparente de 8×22×14 cm, para los primeros estadios larvarios, y cajas de 8×30×20 cm para las larvas de los estadios L4 y L5. Las cajas tenían orificios en la tapa para facilitar la aireación y una base de papel de filtro.

Dada la laboriosidad del procedimiento de cría se estableció como objetivo obtener al menos 50 individuos para cada temperatura de desarrollo, para que los resultados fueran estadísticamente significativos en cada uno de los seis lotes de individuos que se esperaba obtener (tres temperaturas diferentes de cada sexo).



**FIGURA 4.** Larva 2 de S. exigua recién mudada. Obsérvese la exuvia y la cápsula cefálica desprendidas.

#### Pesado de las pupas

Todas las pupas se pesaron de forma individual a las 48 horas de la pupación. Hay que tener en cuenta que, como indican TISDALE & SAPPINGTON (2001), las pupas pierden peso por transpiración del agua a través de los espiráculos, y de ahí la importancia de pesarlas todas el mismo día después de la pupación. Además, no es conveniente manipular las pupas en el primer día después de la pupación, ya que la cutícula pupal no está suficientemente endurecida y se corre el riesgo de dañarlas.

Para pesar las pupas se usó una balanza electrónica Mettler Toledo AT261 Delta Range<sup>®</sup>, con una precisión de  $\pm$  0,01 mg.

#### Sexado de los individuos

El sexo de los individuos se determinó en la fase de pupa, en función de la forma y posición del gonóporo. Para ello se empleó una lupa binocular Olympus<sup>®</sup> SZ30.

El gonóporo se sitúa en la línea media ventral del noveno segmento abdominal. Las pupas macho poseen dos protuberancias, en el centro de las cuales se sitúa la abertura genital. En las pupas hembra la abertura genital se sitúa en una posición más elevada que en los machos, y de ella parten dos pliegues en dirección al último segmento (Figura 5; OCETE & MOLINA, 1985; AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN, 2006a).



**FIGURA 5.** *Vista ventral de la pupa hembra (izquierda) y macho (derecha) de* S. exigua, *y detalle del extremo abdominal. Las flechas señalan la posición de la abertura genital.* 

#### Preparación de la dieta artificial

Las larvas fueron alimentadas con una dieta artificial adaptada de la dieta de POITOUT & BUES (1974). Los ingredientes de la dieta se muestran en la Tabla I.

Para preparar el alimento se siguió el protocolo que se usa en varios centros de investigación españoles (Pedro del Estal, com. per.; Juan Ferré, com. per.). En primer lugar, se calienta el agua destilada, y antes de que llegue a hervir se añade el ácido benzoico y el agar. Se espera a que ambos componentes estén disueltos, y cuando el líquido comienza a hervir se añaden el resto de ingredientes excepto el formaldehído y se remueve la mezcla. En último lugar, se añade el formaldehido y se pone toda la mezcla en una batidora de cocina y se tritura. Una vez que la papilla está perfectamente homogénea se vierte en una fiambrera de plástico o un recipiente similar, se deja enfriar a temperatura ambiente, y se conserva en el frigorífico a una temperatura de 5 °C. De este modo puede aguantar en buen estado durante una semana.

**TABLA I.** Composición de la dieta usada para alimentar a las larvas de S. exigua. Se indican los gramos necesarios de cada ingrediente para preparar un kilogramo de comida.

Ingredientes	Cantidad (g)	Marca comercial
Agua destilada	779,5	_
Agar	18,3	Scharlau Chemie S.A.®
Ácido benzoico	1,3	_
Sémola de maíz	128,4	El Granero Integral S.L. <sup>®</sup>
Levadura de cerveza	34,3	El Granero Integral S.L.®
Germen de trigo	32,1	El Granero Integral S.L.®
Ácido ascórbico	4,5	Merck <sup>®</sup>
Nipagín	1,1	_
Formaldehido	0,5	—

#### Modelos de duración del desarrollo

La duración del desarrollo del ciclo biológico de *S. exigua* se ha analizado con dos modelos fenológicos ampliamente empleados: el modelo de Blunck-Bodenheimer y el modelo de Davidson.

El modelo de Blunck-Bodenheimer fue formulado por H. Blunck en 1923 (citado por MUÑIZ & GIL, 1984), y fue aplicado con éxito por F. S. Bodenheimer en 1924 en el estudio del ciclo de desarrollo de *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (HARPAZ, 1984), desde entonces se conoce como modelo de Blunck-Bodenheimer, Ley de la constante térmica de Blunck-Bodenheimer o hipérbola biotérmica de Blunck-Bodenheimer.

La ley de la constante térmica postula que el producto de la duración del ciclo de desarrollo de un insecto por la temperatura a la que ha estado sometido es un valor constante para cada especie (COSCOLLÁ, 1980). La representación gráfica de este modelo es una hipérbola, conocida como hipérbola biotérmica, y su formulación matemática es:

$$y(T-c) = K ,$$

donde y es la duración del desarrollo (en días), T es la temperatura ambiental (en grados centígrados), K es la constante térmica (expresada en unidades de grados-día), y c es el cero de desarrollo o temperatura umbral mínima de desarrollo (°C). Dicho de otro modo, el producto del tiempo de desarrollo multiplicado por el exceso de temperatura por encima del cero de desarrollo es un valor constante (HARPAZ, 1984).

Davidson propuso en 1942 (DAVIDSON, 1944) un modelo de desarrollo cuya representación gráfica es una curva logística y su ecuación es:

$$\frac{1}{y} = \frac{K}{1 + e^{a - bx}}$$

siendo y el tiempo requerido para completar un estadio del ciclo de vida de un insecto a una temperatura x; K, a y b son constantes. No debe confundirse esta constante K con la constante térmica del modelo de Blunck-Bodenheimer.

La ecuación logística de Davidson no funciona bien para temperaturas elevadas, a las que el desarrollo se ralentiza, ya que genera una curva que se aproxima a una asíntota a temperaturas superiores a la temperatura óptima (WAGNER *et al.*, 1991). Y aunque muestra un mayor ajuste matemático que el modelo de Blunck-Bodenheimer, sus variables (K,  $a ext{ y } b$ ) no tienen un significado biológico directo como en el caso de este último.

#### Medición de las cápsulas cefálicas

De cada cápsula cefálica se tomaron dos medidas: el diámetro de la cápsula cefálica y la anchura del labro (Figura 6). El diámetro, o anchura, de la cápsula cefálica se midió de acuerdo a la técnica morfométrica de DYAR (1890), esto es, se tomó la distancia entre las dos genas, que son los puntos más externos de los bordes laterales de la cápsula (FLORES *et al.*, 2005; IANNACONE & ALVARIÑO, 2007).

En ciertos casos no se pudieron tomar algunas de las medidas, porque a veces las larvas destruían la cápsula cefálica, bien durante el proceso de ecdisis o bien al alimentarse de ella. Hay que decir también que frecuentemente las cápsulas cefálicas del último estadio se encontraban abiertas por las suturas (véase la cápsula cefálica final de la Figura 6), en estos casos la medida del diámetro se tomó de forma aproximada.

Las mediciones se llevaron a cabo con un estereomicroscopio Wild Heerbrugg<sup>®</sup> TYP 308700 a 50 aumentos, con un ocular Nikon<sup>®</sup> (10x/20) con retícula graduada. Y para convertir las medidas en milímetros se usó un portaobjetos calibrado Motic<sup>®</sup> (1 Div. = 0,01 mm). De modo que al máximo aumento del estereomicroscopio, una división del retículo ocular equivalía a 0,0195 mm.



**FIGURA 6.** Cápsulas cefálicas de S. exigua. a, anchura del labro; b, diámetro de la cápsula cefálica. Nótese que la última cápsula cefálica se ha abierto.

#### <u>Regla de Dyar</u>

La regla (o ley) de DYAR (1890) dicta que "la anchura de la cabeza de una larva en sus sucesivas etapas sigue una progresión geométrica regular". Esta regla permite determinar la edad larvaria de un individuo y predecir el número y tamaño de los

estadios larvarios de una especie (BERG & MERRITT, 2003). La ecuación de la regla de Dyar es:

$$D_i = D_1 \cdot f^{i-1}$$

donde  $D_i$  es el diámetro de la cápsula cefálica de la larva de edad *i*, y *f* es el factor de crecimiento o coeficiente de Dyar.

#### Análisis de los datos

Se ha calculado la media y la desviación estándar muestral, y se indican también los valores máximos y mínimos, para todos los parámetros estudiados, estos son: duración de las fases de desarrollo, diámetro de la cápsula cefálica, anchura del labro y peso de las pupas. Igualmente, se indica en todos los casos el número total de individuos (N) para cada grupo de datos. Para el cálculo de estos parámetros estadísticos se ha empleado el programa Microsoft<sup>®</sup> Excel 2010.

Para elaborar las curvas de los modelos de crecimiento (Blunck-Bodenheimer y Davidson) y de la regla de Dyar, así como para obtener los valores de las constantes de dichos modelos, se ha usado el programa STATISTICA<sup>®</sup> versión 10 (StatSoft, Inc. 1984-2011). Los histogramas de distribución de frecuencias del tamaño de la cápsula cefálica y del labro se han obtenido con el programa Microsoft<sup>®</sup> Excel 2010.

El análisis de la varianza se llevó a cabo mediante el test de ANOVA de un factor con una probabilidad del 95%, y se usó para ello el software estadístico STATISTICA<sup>®</sup> v. 10.

#### **RESULTADOS**

En el tiempo que duró el experimento se consiguieron criar un total de 190 imagos a partir de 208 larvas que llegaron a la fase de pupa, procedentes de 256 huevos. En la Tabla II se muestra de forma global el número de individuos que conforma cada uno de los cuatro grupos para cada temperatura considerados en este estudio. Estos cuatro grupos son: hembras con 5 edades larvarias ( $\[mathbb{Q}5$ ), hembras con 6 edades ( $\[mathbb{Q}6$ ), machos con 5 edades ( $\[mathbb{Q}6$ )) y machos con 6 edades larvarias ( $\[mathbb{Q}6$ ).

No se incluyen en los resultados los individuos que, por diferentes causas, no alcanzaron la fase de pupa, es decir, solo se incluyen los datos de individuos de los que se conoce con exactitud su sexo y su número de edades larvarias. Así pues, se han descartado los datos parciales de 9 larvas a 30 °C, de 21 larvas a 25 °C y de 18 larvas a 20 °C que murieron, o escaparon de las placas de Petri, antes de alcanzar la fase de pupa. Hay que decir que la mayoría de las muertes ocurrieron durante los estadios larvarios 1 y 2, y tuvieron lugar bien durante el proceso de muda o bien por aplastamiento por el bloque de comida.

En cambio, puesto que sí se pudo conocer su sexo, se han incluido en los resultados los datos parciales de los 18 individuos (11 con 5 estadios larvarios y 7 con 6 estadios) muertos en fase de pupa a 20 °C, posiblemente por contaminación por hongos.

#### Proporción de machos-hembras y de larvas con muda supernumeraria

El *sex ratio* a 30 °C es 1,30 y a 25 °C es 1,83, sesgado hacia los machos en ambos casos. Mientras que a 20 °C la proporción de sexos es de 1,08 hembras por cada macho (Tabla II).

El 18,75% de las larvas del ensayo tuvieron 6 estadios larvarios, frente a los 5 estadios que es lo habitual en esta especie. A 30 °C el 16,13% de los individuos presentan una muda adicional, a 25 °C el 7,69%, y a 20 °C el 29,63% tienen un estadio larvario adicional. Teniendo en cuenta el sexo, se observa que a 30 °C el 18,52% de las hembras y el 14,29% de los machos pasaron por una edad larvaria adicional, a 25 °C el 8,70% de las hembras y el 7,14% de los machos, y a 20 °C el 23,81% de las hembras y el 35,90% de los machos tuvieron una edad supernumeraria (Tabla II).

Temperatura (°C)	Sexo	Edades larvarias	Núr	nero de individuo	S
	0	5	22	27 (13.55%)	
30	¥	6	5	27 (43,33%)	า
30	7	5	30	25 (56 45%)	2
	0	6	5	33 (30,43%)	
	0	5	21	23(3530%)	
25	Ť	6	2	23 (33,39%)	5
23	7	5	39	A2 (64.62%)	5
	0	6	3	42 (04,02%)	
	0	5	32	12 (51 85%)	
20	¥	6	10	42 (31,83%)	1
20	7	5	25		1
	0	6	14	39 (40,13%)	

**TABLA II.** Número de individuos de S. exigua, hembras y machos con 5 y 6 estadios larvarios, a 30, 25 y 20 °C.

#### Duración del desarrollo

Los datos relativos a la duración de las fases del ciclo de vida de *S. exigua* y a la duración total del desarrollo, desde la ovoposición a la emergencia del adulto, a distintas temperaturas se muestran en la Tabla III. Se observa que en todos los casos la duración total del ciclo y de cada una de las fases de éste aumenta conforme disminuye la temperatura. Los individuos que antes completaron su desarrollo fueron cinco hembras con 5 estadios larvarios criadas a 30 °C, que alcanzaron la etapa adulta en tan solo 16 días, mientras que el ciclo más largo duró 72 días, y se registró para una hembra con 6 estadios larvarios a 20 °C (Tabla III).

El análisis de la varianza para la duración de las distintas fases evolutivas y para el total del desarrollo en función de la temperatura (Tabla IV) arroja unos valores de pmuy bajos, lo que significa que las diferencias observadas en la duración del ciclo a las distintas temperaturas son estadísticamente significativas para los cuatro grupos de individuos. Esta duración aumenta conforme desciende la temperatura para todos los estadios evolutivos y para todos los grupos de individuos.

La duración total del desarrollo es ligeramente superior en los machos en todos los casos, con la excepción del grupo de individuos con 6 estadios larvarios criados a 20 °C, ya que en este caso las hembras tienen un desarrollo 2,49 días más largo. En los demás grupos, el desarrollo es entre 0,31 y 4,04 días más largo en los machos (Tabla III). Sin embargo solo se observan diferencias estadísticamente significativas en la duración total del desarrollo en función del sexo para el grupo de larvas con 5 estadios a 30 °C (Tabla V), y aun así, las diferencias en este caso no llegan a un día (0,95 días más de duración en los machos; Tabla III). En ningún caso hay diferencias significativas en la duración de la fase de huevo en función del sexo (Tabla V). A 30 °C la etapa de huevo dura 2 días en todos los individuos, motivo por el cual no puede hacerse el análisis de la varianza para estos datos (Tabla V y Tabla VI), aunque, por otra parte, la ausencia de diferencias significativas es obvia. A 25 °C el periodo de incubación dura entre 4 y 2 días, y es algo mayor en los machos, y a 20 °C la etapa de huevo dura entre 13 y 6 días (Tabla III). A 30 y 20 °C la etapa de larva dura ligeramente más en los machos, aunque estas diferencias no resultan significativas (Tabla V). Sin embargo, a 25 °C la fase de larva es aproximadamente un día más larga en las hembras que en los machos (0,96 días más larga en hembras para las larvas con 5 edades y 1 día más larga para las larvas con 6 edades; Tabla III), siendo estas diferencias significativas para el grupo de larvas con 5 edades pero no para las larvas con muda supernumeraria (Tabla V). En promedio, la fase de crisálida dura más en los machos que en las hembras, y estas diferencias son significativas en todos los casos excepto para las larvas con 6 edades criadas a 30 y 25 °C (Tabla V).

En promedio, la duración del desarrollo de los individuos con un estadio supernumerario es mayor que en los que tienen 5 estadios (Tabla III). Y estas diferencias son significativas para todos los grupos, excepto para los machos criados a 20 °C (Tabla VI). La duración de la fase de huevo para 25 y 20 °C es ligeramente mayor para las larvas con una muda supernumeraria, aunque estas diferencias solo son estadísticamente significativas para las larvas de 20 °C (Tabla VI). A 20 °C la fase de huevo en individuos con 6 edades larvarias dura 2,53 días más para las hembras, y 2,39 días más para los machos, que en individuos de 5 edades (Tabla III). La fase larvaria es significativamente más larga en todas las larvas con 6 edades que en las que tienen 5 estadios (Tabla VI). A 20 °C el estadio larvario de las hembras con 6 edades es 8,13 días más largo que para las que tienen 5 edades, esta diferencia es de 5,91 días para los machos a 20 °C, a 30 °C estas diferencias son de 2,62 días para las hembras y de 3,43 días para machos, y a 25 °C estas diferencias son de aproximadamente 3 días para ambos sexos (Tabla III). Para la duración de la fase de crisálida respecto del número de estadios larvarios no se observan diferencias significativas en ninguno de los grupos (Tabla IV).

Temp.	Sexo	Edades	Fase del	Ν	Duración (días)	Máximo	Mínimo
(°C)	БСАО	larvarias	desarrollo	11	Duración (unus)	maximo	
			Huevo	22	$2,00 \pm 0,00$	2	2
			Larva	22	$10,18 \pm 1,01$	13	9
			L1	22	$2,41 \pm 0,59$	4	2
			L2	22	$1,36 \pm 0,49$	2	1
		5	L3	22	$1,\!68 \pm 0,\!48$	2	1
			L4	22	$1,91 \pm 0,53$	3	1
			L5	22	$2,82 \pm 0,50$	4	2
			Pupa	22	$5,50 \pm 0,51$	6	5
	$\bigcirc$		Total	22	$17,68 \pm 1,25$	21	16
	¥		Huevo	5	$2,00 \pm 0,00$	2	2
			Larva	5	$12,80 \pm 1,79$	16	12
			L1	5	$2,80 \pm 0,45$	3	2
			L2	5	$1,60 \pm 0,89$	3	1
		(	L3	5	$1,60 \pm 0,55$	2	1
		0	L4	5	$1,60 \pm 0,55$	2	1
			L5	5	$1,80 \pm 0,84$	3	1
			L6	5	$3,40 \pm 0,89$	4	2
			Pupa	5	$5,00 \pm 0,71$	6	4
20			Total	5	$19,80 \pm 1,92$	23	18
30			Huevo	30	$2,00 \pm 0,00$	2	2
			Larva	30	$10,77 \pm 1,31$	14	9
			L1	30	$2,70 \pm 0,60$	4	2
			L2	30	$1,43 \pm 0,50$	2	1
		5	L3	30	$1,60 \pm 0,50$	2	1
			L4	30	$1,83 \pm 0,59$	3	1
			L5	30	$3,20 \pm 0,85$	6	2
			Pupa	30	$5,87 \pm 0,68$	8	5
	7		Total	30	$18,63 \pm 1,30$	21	17
	9.		Huevo	5	$2,00 \pm 0,00$	2	2
			Larva	5	$14,20 \pm 3,63$	19	9
			L1	5	$2,80 \pm 0,84$	4	2
			L2	5	$1,80 \pm 0,84$	3	1
			L3	5	$1,80 \pm 0,84$	3	1
		0	L4	5	$1,60 \pm 0,55$	2	1
			L5	5	$2,60 \pm 1,34$	4	1
			L6	5	$3,60 \pm 1,82$	6	1
			Pupa	5	$5,80 \pm 1,30$	7	4
			Total	5	$22,00 \pm 3,81$	28	18

**TABLA III.** Duración media (± desviación estándar muestral) y valores máximos y mínimos (en días) de las fases de desarrollo de huevo, larva (completa y por estadios), pupa y total (huevo-adulto) de S. exigua a 30, 25 y 20 °C.

TABLA III. (	Continue	ación).
--------------	----------	---------

Temp.	Sexo	Edades	Fase del	Ν	Duración (día	s) Máximo	Mínimo
( ( )		larvarias	uesarrono	21	2 4 2 1 0 4	<u> </u>	2
			Huevo	21	$2,48 \pm 0,0$	10   4	2 15
			Larva T 1	$\frac{21}{21}$	$10,00 \pm 1,2$	FZ 20	15
				$\frac{21}{21}$	$3,02 \pm 0,7$	4 0	5 2
		5		$\frac{21}{21}$	$2,38 \pm 0,2$	99 4 91 5	ے 1
		5		$\frac{21}{21}$	$2,32 \pm 0,6$	31 $3$ $5$	1
			L4 15	$\frac{21}{21}$	$5,24 \pm 0,0$		2 1
			L3 Duna	$\frac{21}{21}$	$3,10 \pm 0,7$	5 0	4
			Fupa Total	$\frac{21}{21}$	$7,00 \pm 0,2$	5 0 59 21	24
	4			$\frac{21}{2}$	$\frac{20,33 \pm 1,0}{250 \pm 0.7}$	$\frac{100}{11}$ $\frac{31}{2}$	24
			Lonvo	2	$2,30 \pm 0,7$	$1 \qquad 3$	20
				2	$20,00 \pm 0,00$	$10 \qquad 20$	20
				2	$4,00 \pm 0,0$	10 4 11 2	4 2
				2	$2,30 \pm 0,7$ $3,00 \pm 0,7$	$1 \qquad 3$	2
		6		$\frac{2}{2}$	$3,00 \pm 0,0$ $3,00 \pm 1/2$	$1 \qquad 1$	2
			L4 15	2	$3,00 \pm 1,2$	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{2}$
				$\frac{2}{2}$	$2,00 \pm 0,0$	10 2 11 6	5
			LU Dupo	2	$3,30 \pm 0,7$	$1 \qquad 0 \qquad 7$	5 7
			r upa Totol	2	$7,00 \pm 0,0$	10 7 11 20	20
25				20	$\frac{29,30 \pm 0,7}{262 \pm 0.6}$	$\frac{1}{57}$ $\frac{30}{4}$	29
			Larva	30	$2,02 \pm 0,0$ 15.00 + 1.5	$\frac{37}{4}$	13
				30	$13,70 \pm 1,5$ $3.51 \pm 0.5$	54 <u>20</u>	13
				39	$3,31 \pm 0,5$ 2 31 + 0 6	5 5 5	2
		5		39	$2,31 \pm 0,0$ $2,23 \pm 0.4$	19 3	1
		U	L3 1.4	39	$2,25 \pm 0,$ $310 \pm 0.8$	s 5	2
			L5	39	474 + 10	)4 9	3
			Puna	39	8,71 = 1,0 8,13 + 0.7	10	5
			T upu Total	39	26.64 + 1.4	$\frac{2}{2}$ 30	24
	3		Huevo	3	$\frac{2.67 \pm 0.5}{2.67 \pm 0.5}$	$\frac{1}{100}$	2
			Larva	3	$19.00 \pm 3.6$	51 23	16
			L1	3	$3.67 \pm 1.1$	6 5	3
			$L^2$	3	$2.33 \pm 0.5$	58 3	2
		-		3	$3.33 \pm 0.5$	58 4	3
		6	 L4	3	$2.00 \pm 1.0$	0 3	1
			 L5	3	$3,33 \pm 0.5$	58 4	3
			 L6	3	4,33 ± 1.5	63 6	3
			Pupa	3	8,33 ± 1,1	6 9	7
			Total	3	$30,00 \pm 3,4$	6 34	28

TABLA III.	(Continuación).

Temp.	Sevo	Edades	Fase del	N	Duració	n	(díac)	Mávimo	Mínimo
(°C)	Sexu	larvarias	desarrollo	14	Duracio	11	(ulas)	WIAXIIIIO	
			Huevo	32	6,38 :	+	1,24	11	6
			Larva	32	26,47 :	+	5,65	40	20
			L1	32	6,34 :	+	1,54	10	4
			L2	32	4,41 :	+	1,16	7	3
		5	L3	32	3,91 :	±	1,28	8	2
			L4	32	4,41 :	<u>+</u>	1,48	10	2
			L5	32	7,41 :	<u>+</u>	1,24	11	6
			Pupa	27	12,52 =	+	1,01	15	11
	$\bigcirc$		Total	27	45,07 :	±	7,34	66	39
	¥		Huevo	10	8,90 =	+	2,60	12	6
			Larva	10	34,60 =	±	5,70	46	29
			L1	10	8,20 =	±	1,40	12	7
			L2	10	5,20 =	±	1,03	7	4
		(	L3	10	4,20 =	±	0,79	6	3
		0	L4	10	3,90 =	±	1,66	8	2
			L5	10	5,10 =	±	1,37	7	4
			L6	10	8,00 =	±	1,70	11	5
			Pupa	7	12,57 :	<u>+</u>	0,79	14	12
20			Total	7	56,29	<u>+</u>	8,34	72	51
20			Huevo	25	6,40 =	±	1,41	12	6
			Larva	25	28,80	±	4,16	35	20
			L1	25	6,96 :	±	1,34	10	4
			L2	25	4,76 =	+	1,05	6	3
		5	L3	25	4,52 =	±	1,09	6	2
			L4	25	4,96 :	±	0,84	6	3
			L5	25	7,60 =	+	1,35	13	6
			Pupa	19	14,32 =	+	0,89	16	12
	Л		Total	19	49,11 :	+	5,80	63	40
	0		Huevo	14	8,79 :	<u>+</u>	2,97	13	6
			Larva	14	34,71 :	<u>+</u>	8,09	47	22
			L1	14	7,79 :	+	1,97	11	5
			L2	14	5,29 =	+	1,54	7	3
		6	L3	14	3,86 =	+	1,29	7	2
		0	L4	14	4,79 :	+	1,93	10	2
			L5	14	5,36	+	1,65	8	3
			L6	14	7,64	+	2,31	13	4
			Pupa	10	14,20 :	+	1,69	17	12
			Total	10	53,80 =	<u>+</u>	10,42	71	41

$ \vec{\mathbf{x}} \ \vec{\mathbf{z}} \ \vec{\mathbf{z}} \ \vec{\mathbf{z}} \ \vec{\mathbf{F}} \ \vec{\mathbf{g.l.}} \ \vec{\mathbf{p}} \ \vec{\mathbf{p}} \ \vec{p} \ \vec{\mathbf{p}} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p} \ \vec{p}} \ \vec{p} \ \vec$	$ \begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	Pupa	Tot	tal
$\begin{array}{r[r]{l} \hline \hline 0 \\ 0 \\$	$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	p $F$ g.l.	p $F$ $g.l$	d
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	$37 \times 10^{-24}$ 628,141 2, 67 3,9	$64 \times 10^{-44}$ $645, 649$ 2, 85	$4,027 \times 10^{-52}$
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$		$37 \times 10^{-6}$ 170,569 2,11 5,2	57×10 <sup>-9</sup> 52,273 2,11	$2,413 \times 10^{-6}$
$^{\circ}$ 6 18.029 2. 19 4.077×10 <sup>-5</sup> 18.661 2. 19 3.286×10 <sup>-5</sup> 55.333 2. 15 1.193×10 <sup>-7</sup> 26.942 2. 15 1.083×1	$ 6  18,029 2,19 4,077 \times 10^{-5} 18,661 2,19 3,286 \times 10^{-5} 55,333 $	$92 \times 10^{-45}$ 756,159 2,85 7,1	81×10 <sup>-55</sup> 530,833 2,85	$9,424 \times 10^{-49}$
		$86 \times 10^{-5}$ 55,333 2, 15 1,1	$93 \times 10^{-7}$ 26,942 2,15	$1,083 \times 10^{-5}$

**TABLA IV.** ANOVA para la duración de las fases de huevo, larva, pupa y total del desarrollo en función de la temperatura. En todos los

TABLA V. ANOVA para la duración de las fases de huevo, larva, pupa y total del desarrollo en función del sexo. Sombreado: diferencias significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Temp.	Estadios	H	luevo		La	ırva			Pup:	a		Total	
( <b>C</b> )	larvarios	F	g.l.	d	F	g.l.	b	F	g.l.	d	F	g.l	d
30	S	Ι	I	I	3,073	1, 55	0,086	4,498	1,50	0,039	7,029	1, 50	0,011
nc	9	1	I		0,598	1, 8	0,462	1,455	1, 8	0,262	1,330	1, 8	0,282
3	S	0,627	1,58	0,432	5,602	1, 58	0,021	41,369	1, 58	$2,619 \times 10^{-8}$	0,561	1, 58	0,457
G	9	0,086	1, 3	0,789	0,138	1, 3	0,735	2,400	1, 3	0,219	0,037	1, 3	0,860
	S	$5,052 \times 10^{-3}$	1,55	0,944	2,988	1, 55	0,089	38,805	1, 44	$1,552 \times 10^{-7}$	3,976	1, 44	0,052
07	9	$9,564 \times 10^{-3}$	1, 22	0,923	$1,466 \times 10^{-3}$	1, 22	0,970	5,588	1, 15	0,032	0,274	1, 15	0,609

Temp.	C 255 C	, T	Huevo			Larv	'a		Pupa			Tota	l
(°C)	OKAC	F	g.l.	b	F	g.l.	b	F	g.l.	р	F	g.l	b
00	0+	I	I	I	20,491	1, 25	$1,271 \times 10^{-4}$	3,395	1, 25	0,077	9,606	1, 25	$4,750 \times 10^{-3}$
DC	<i>F</i> 0	I	I	I	16,318	1, 33	$3,007{\times}10^{-4}$	0,031	1, 33	0,861	14,986	1, 33	$4,842 \times 10^{-4}$
U C	0+	$2,809 \times 10^{-3}$	1, 21	0,958	9,336	1, 21	$6,007 \times 10^{-3}$	0,000	1, 21	1,000	6,727	1, 21	0,017
3	60	0,016	1,40	0,899	9,279	1,40	$4,090 \times 10^{-3}$	0,204	1,40	0,654	12,451	1,40	$1,067 \times 10^{-3}$
UC	0+	17,925	1, 40	$1,307{ imes}10^{-4}$	15,738	1,40	$2,936 \times 10^{-4}$	0,016	1, 32	0,899	12,304	1, 32	$1,364 \times 10^{-3}$
70	60	11,640	1, 37	$1,575 \times 10^{-3}$	9,168	1, 37	$4,469 \times 10^{-3}$	0,060	1, 27	0,809	2,462	1, 27	0,128

**TABLA VI.** ANOVA para la duración de las fases de huevo, larva, pupa y total del desarrollo en función del número de edades larvarias. Sombreado: diferencias significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

ī

#### Modelos de duración del desarrollo

En la Figura 7 están representadas las hipérbolas del modelo de Blunck-Bodenheimer, y en la Tabla VII se dan los valores de la constante térmica (*K*) y del cero de desarrollo (*c*) para las distintas fases evolutivas de los cuatro grupos de individuos. La Figura 8 muestra las curvas del modelo de Davidson para todas las fases del desarrollo de 25, 35, 26 y 36. Y en la Tabla VIII aparecen los valores de las constantes *K*, *a* y *b* de dicho modelo.

En las gráficas relativas a la duración del desarrollo, tanto en el modelo de Blunck-Bodenheimer (Figura 7) como en el de Davidson (Figura 8), las curvas correspondientes a la duración total del ciclo, fase de larva y de pupa siguen un trazado más o menos paralelo, mientras que las curvas correspondientes a la fase de huevo tienen un trazado distinto, con una inflexión más marcada. Este diferente trazado parece corresponderse con el mayor valor de la constante *c* del modelo de Blunck-Bodenheimer, que para la fase de huevo oscila entre 16,11 y 17,75 °C, temperatura relativamente alta, mientras que para las larvas y pupas oscila entre 12,72 y 13,94 °C (Tabla VII).

La constante térmica del periodo huevo-adulto tiene un valor de 303,26 GD para las hembras con 5 estadios larvarios, de 307,83 GD para los machos con 5 estadios larvarios, de 295,59 GD para hembras con 6 edades larvarias y de 355,52 GD para machos con una muda supernumeraria (Tabla VII). El umbral térmico inferior de desarrollo de las hembras con 5 estadios larvarios se sitúa en 13,28 °C, para 35 es 13,98 °C, para 96 es 14,53 y para 36 es 13,38 (Tabla VII). La fase de larva es la que necesita más grados-día para completarse y, en particular, la última fase larvaria es la que presenta un valor más elevado (entre 59,10 y 70,06 GD; Tabla VII). La fase de pupa en los machos tiene una constante térmica mayor que en las hembras: las pupas macho de larvas con 5 estadios requieren 8,1 GD más y las que tienen 6 estadios requieren 18,4 GD días más que las hembras (Tabla VII).



**FIGURA 7.** Curvas de Blunck-Bodenheimer para las distintas fases del desarrollo de S. exigua, para hembras y machos con 5 y 6 edades larvarias. Los puntos representan los valores medios observados de duración del desarrollo (en días) a 20, 25 y 30 °C. En las gráficas de la izquierda están representadas las curvas de las fases de huevo, larva, pupa y ciclo completo, y en la derecha las curvas de las diferentes edades larvarias.



**FIGURA 8.** Curvas de Davidson para las distintas fases del desarrollo de S. exigua, para hembras y machos con 5 y 6 edades larvarias. Los puntos representan los valores medios observados de duración del desarrollo (en días) a 20, 25 y 30 °C. En las gráficas de la izquierda están representadas las curvas de las fases de huevo, larva, pupa y ciclo completo, y en la derecha las curvas de las diferentes edades larvarias.

**TABLA VII.** Valores de las constantes K (constante térmica, en grados-día: GD) y c (cero de desarrollo, °C) del modelo de Blunck-Bodenheimer para las fases evolutivas de S. exigua.

	<u></u>	5	8	5	Ŷ.	6	3	6
	K	с	K	С	K	С	K	С
Huevo	23,54	16,30	24,79	16,12	19,99	17,75	14,24	17,57
Larva	194,01	12,72	174,72	13,94	219,50	13,67	224,69	13,51
L1	40,45	13,63	39,38	14,32	40,58	15,05	38,53	15,04
L2	22,91	14,82	21,56	15,48	23,65	15,45	23,48	15,54
L3	32,12	11,81	23,25	14,85	35,15	11,76	49,54	7,56
L4	42,67	10,46	34,50	13,09	38,09	10,44	19,85	15,84
L5	59,10	12,12	58,74	12,29	20,65	15,93	47,65	11,07
L6	—	—	—	—	70,06	11,33	59,06	12,22
Pupa	88,67	12,89	96,75	13,24	80,99	13,55	99,38	13,01
Total	303,26	13,28	295,59	13,98	307,83	14,53	355,52	13,38

**TABLA VIII.** Valores de las constantes K, a y b del modelo de Davidson para las fases evolutivas de S. exigua.

		<b>\$</b>			ె5	
	K	a	b	K	a	b
Huevo	1,93	9,91	0,42	1,88	8,78	0,36
Larva	-4,96	4,91	0,07	7,38	6,75	0,18
L1	1,44	4,84	0,16	2,45	7,29	0,29
L2	0,34	4,16	0,14	0,95	5,46	0,21
L3	0,37	3,25	0,10	1,36	6,31	0,26
L4	-48,66	4,07	0,01	-0,91	3,29	0,08
L5	-41,65	4,09	0,01	1,38	4,29	0,12
Pupa	4,94	7,24	0,26	4,57	6,31	0,20
Total	10,27	6,64	0,16	14,20	7,68	0,21
		<b>♀6</b>			ð6	
	K	a	b	K	a	b
Huevo	1,96	12,14	0,51	1,92	10,79	0,44
Larva	5,80	6,19	0,14	12,09	7,86	0,24
L1	2,32	6,78	0,25	2,57	7,89	0,31
L2	1,15	5,79	0,22	1,68	8,13	0,34
L3	-51,38	4,11	0,01	-93,17	4,62	0,00
L4	-76,51	4,45	0,00	1,53	8,94	0,39
L5	1,79	12,17	0,55	2,18	5,22	0,20
L6	-5,33	3,44	0,04	3,39	7,48	0,30
Pupa	3,88	6,26	0,21	3,88	5,69	0,17
Total	14,30	7,80	0,20	17,95	7,94	0,22

#### Diámetro de las cápsulas cefálicas

Durante el transcurso de este ensayo se recogieron 1065 cápsulas cefálicas, y se midió el diámetro de 1047 de ellas, del total de 1079 cápsulas pertenecientes a las 208 larvas que alcanzaron la fase de pupa. Los valores del tamaño de las cápsulas cefálicas (distancia entre genas) de las larvas a las distintas temperaturas del ensayo se muestran en la Tabla IX.

Las larvas que pasaron por una muda supernumeraria tienen en promedio una cápsula cefálica final de mayor tamaño que las larvas con 5 estadios larvarios, excepto en el caso de los machos a 25 °C (Tabla IX). Las diferencias en el tamaño de las cápsulas cefálicas de las larvas criadas a distinta temperatura no resultan estadísticamente significativas, excepto para las cápsulas cefálicas 2 y 3 de los machos con 6 estadios larvarios (Tabla X).

Al comparar las cápsulas cefálicas de las larvas con 5 y 6 estadios larvarios se observan diferencias significativas en el tamaño de las cápsulas cefálicas para todas las edades, y para ambos sexos (Tabla XI).

En general, las hembras presentan diámetros de cápsula cefálica mayores que los machos, esto se observa sobre todo en la última cápsula cefálica, que es en promedio entre 0,3 y 0,02 mm más grande en hembras que en machos (Tabla IX). Sin embargo estas diferencias no son significativas en la mayoría de los casos (Tabla XII). Solamente se han encontrado diferencias significativas en el diámetro de las cápsulas cefálicas en función del sexo para la segunda cápsula de las larvas con 6 estadios a 30 °C, y para las dos primeras cápsulas de las larvas con 5 estadios a 20 °C (Tabla XII), y en este último caso los machos son los que poseen las cápsulas de mayor tamaño (0,005 mm más grande la primera cápsula y 0,010 mm más grande la segunda cápsula; Tabla IX).

En la Figura 9 podemos observar los histogramas de distribución de frecuencias para los tamaños de las cápsulas cefálicas. Para hacer la distribución de frecuencias más amplia, y puesto que la temperatura no condiciona el tamaño de las cápsulas cefálicas, se han unificado las medidas de las distintas temperaturas. En los histogramas se observan 5 o 6 picos distintos que representan los 5 o 6 estadios por los que pasan las larvas, según cada caso. No se observan solapamientos entre las distribuciones de las distintas cápsulas cefálicas de machos y hembras, considerando por separado las larvas

según su número de estadios. Y las distribuciones de los diámetros de las cápsulas cefálicas son, salvo para la cápsula final, bastante uniformes (Figura 9).

Los rangos de variación del diámetro de las cápsulas cefálicas de las larvas con 5 estadios son: para CC1: 0,234-0,283 mm; CC2: 0,341-0,449 mm; CC3: 0,546-0,761 mm; CC4: 0,878-1,316 mm; y CC5: 1,365-1,970 mm (Tabla IX). No se solapan las distribuciones de ninguna cápsula cefálica, aunque los extremos de las distribuciones de las cápsulas cuarta y quinta quedan muy próximos (Figura 9). Para las larvas con 6 edades: CC1: 0,234-0,273 mm; CC2: 0,312-0,449 mm; CC3: 0,429-0,683 mm; CC4: 0,722-0,819 mm; CC5: 1,014-1,365 mm; y CC6: 1,755-2,028 mm (Tabla IX). Las distribuciones de las cápsulas segunda, tercera y cuarta, aunque no llegan a solaparse, quedan muy cerca unas de otras (Figura 9).

**TABLA IX.** Valores medios (± desviación estándar muestral), máximos y mínimos del diámetro de la cápsula cefálica (mm) de las larvas de S. exigua criadas a 30, 25 y 20 °C.

Temperatura	Sexo	Ed	ades	Ν	Diámetro cápsula	Máximo	Mínimo
( )		lal v		22		0.070	0.044
			1	22	$0,260 \pm 0,009$	0,273	0,244
			2	22	$0,399 \pm 0,026$	0,449	0,351
		5	3	20	$0,665 \pm 0,038$	0,722	0,585
			4	21	$1,119 \pm 0,081$	1,209	0,878
	$\bigcirc$		5	22	$1,684 \pm 0,113$	1,950	1,560
	¥		1	5	$0,255 \pm 0,011$	0,273	0,244
			2	5	$0,353 \pm 0,033$	0,390	0,312
		6	3	5	$0,521 \pm 0,032$	0,556	0,488
		0	4	4	$0,804 \pm 0,046$	0,839	0,741
			5	5	$1,271 \pm 0,044$	1,326	1,229
20			6	5	$1,853 \pm 0,069$	1,950	1,755
30			1	30	$0,260 \pm 0,009$	0,273	0,244
			2	30	$0,398 \pm 0,023$	0,449	0,351
		5	3	30	$0,667 \pm 0,039$	0,761	0,575
			4	28	$1,115 \pm 0,065$	1,209	0,936
	7		5	29	$1,654 \pm 0,096$	1,853	1,463
	Ó		1	4	$0,251 \pm 0,005$	0,254	0,244
			2	5	$0,316 \pm 0,005$	0,322	0,312
		6	3	5	$0,474 \pm 0,038$	0,527	0,429
		U	4	5	$0,774 \pm 0,050$	0,848	0,722
			5	4	$1,211 \pm 0,041$	1,268	1,170
			6	4	$1,706 \pm 0,126$	1,853	1,560

Temperatura	Sovo	Ed	ades	N	Diámetro cápsula	Mávimo	Mínimo
(°C)	Sexo	larv	arias	IN	cefálica (mm)	Maximo	<b>WIIIIIIO</b>
			1	21	$0,260 \pm 0,011$	0,283	0,244
			2	20	$0,398 \pm 0,018$	0,429	0,351
		5	3	18	$0,673 \pm 0,035$	0,741	0,605
			4	21	$1,116 \pm 0,056$	1,190	0,975
	$\bigcirc$		5	21	$1,713 \pm 0,167$	1,970	1,404
	¥		1	2	$0,254 \pm 0,028$	0,273	0,234
			2	2	$0,400 \pm 0,069$	0,449	0,351
		6	3	2	$0,556 \pm 0,069$	0,605	0,507
		U	4	2	$0,800 \pm 0,028$	0,819	0,780
			5	2	$1,233 \pm 0,007$	1,238	1,229
25			6	2	$1,853 \pm 0,138$	1,950	1,755
23			1	38	$0,261 \pm 0,010$	0,283	0,234
			2	36	$0,406 \pm 0,024$	0,439	0,341
		5	3	39	$0,674 \pm 0,045$	0,761	0,546
			4	36	$1,121 \pm 0,074$	1,316	0,887
	7		5	39	$1,651 \pm 0,104$	1,853	1,365
	0		1	3	$0,257 \pm 0,006$	0,263	0,254
			2	3	$0,387 \pm 0,020$	0,410	0,371
		6	3	3	$0,579 \pm 0,092$	0,683	0,507
		U	4	3	$0,835 \pm 0,050$	0,878	0,780
			5	3	$1,238 \pm 0,026$	1,268	1,219
			6	2	$1,560 \pm 0,000$	1,560	1,560
			1	31	$0,257 \pm 0,006$	0,273	0,254
			2	31	$0,391 \pm 0,018$	0,429	0,351
		5	3	32	$0,655 \pm 0,043$	0,731	0,575
			4	31	$1,121 \pm 0,061$	1,248	0,975
	Q		5	32	$1,673 \pm 0,092$	1,853	1,560
	+		1	9	$0,252 \pm 0,008$	0,263	0,234
			2	10	$0,362 \pm 0,021$	0,400	0,332
		6	3	10	$0,532 \pm 0,030$	0,585	0,497
			4	10	$0,821 \pm 0,045$	0,907	0,741
			5	10	$1,281 \pm 0,039$	1,346	1,229
20			6	10	$1,802 \pm 0,123$	1,950	1,658
			1	25	$0,262 \pm 0,008$	0,273	0,254
		_	2	23	$0,401 \pm 0,017$	0,429	0,371
		5	3	25	$0,655 \pm 0,041$	0,712	0,556
			4	24	$1,129 \pm 0,065$	1,209	0,956
	3		5	24	$1,053 \pm 0,102$	1,853	1,560
	0		1	14	$0,255 \pm 0,008$	0,273	0,244
			2	14	$0.362 \pm 0.036$	0,429	0,312
		6	3	13	$0.532 \pm 0.039$	0,585	0,449
			4	13	$0.827 \pm 0.053$	0,887	0,722
			5	14	$1,259 \pm 0,092$	1,365	1,014
			6	14	$1,758 \pm 0,166$	2,028	1,560

TABLA IX. (Continuación).

TABLA X. ANOVA para el diámetro de las cápsulas cefálicas en función de la temperatura. Sombreado: diferencias significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Cápsula		<b>S</b>			<b>9</b> ⊖+			<b>S</b>			50	2
cefálica	F	g.l.	b	F	g.l.	b	F	g.l.	d	F	g.l.	d
-	1,141	2, 71	0,325	0,114	2, 13	0,893	0,221	2, 90	0,802	0,669	2, 18	0,525
7	1,271	2, 70	0,287	1,743	2, 14	0,211	1,257	2, 86	0,290	6,064	2, 19	$9,188 \times 10^{-3}$
e	1,209	2, 67	0,305	0,726	2, 14	0,501	1,531	2, 91	0,222	4,957	2, 18	0,019
4	0,033	2, 70	0,967	0,327	2, 13	0,727	0,269	2, 85	0,765	2,079	2, 18	0,154
S	0,679	2, 72	0.510	1,221	2, 14	0,325	$9,096 \times 10^{-3}$	2, 89	0,991	0,563	2, 18	0,579
9	I	Ι	I	0,425	2, 14	0,662	Ι	I	I	1,486	2, 17	0,254

TABLA XI. ANOVA para el diámetro de las cápsulas cefálicas en función del número de estadios larvarios. Se comparan las cápsulas cefálicas de las larvas con 5 estadios con las cápsulas de las larvas con 6 estadios, y las cápsulas cefálicas de la última edad entre sí. En todos los casos las diferencias son significativas (p < 0.05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Cápsula	cefálica		0+			۴0	
5 estadios	6 estadios	F	g.l.	d	F	g.l.	d
1	1	5,029	1, 88	0,027	8,794	1, 104	$3,735 \times 10^{-3}$
7	7	26,399	1, 88	$1,665 \times 10^{-6}$	59,407	1, 105	8,336×10 <sup>-12</sup>
e	e	154,903	1,85	$7,535 \times 10^{-21}$	165,137	1, 101	$2,010 \times 10^{-23}$
4	4	321,394	1, 87	$5,872 \times 10^{-31}$	346,259	1, 107	$2,080 \times 10^{-34}$
u	S	189,181	1, 90	$7,620{\times}10^{-24}$	281,862	1, 103	$1,672 \times 10^{-31}$
n	9	17.562	1,90	$6.484 \times 10^{-5}$	9,371	1,106	$2.806 \times 10^{-3}$

				Larvas co	on 5 est	adios			
Cápsula	т Э	O °C		0	S °C		5(	0 °C	
cefálica	F	g.l.	d	F	g.l.	d	F	g.l.	d
	$3,206 \times 10^{-3}$	1,50	0,955	0,028	1, 57	0,867	5,338	1, 54	0,025
7	0,049	1,50	0,826	1,881	1, 54	0,176	4,142	1, 52	0,047
e	0,030	1,48	0,862	$1,425 \times 10^{-3}$	1,55	0,970	$2,614 \times 10^{-3}$	1, 55	0,959
4	0,036	1, 47	0,850	0,075	1,55	0,785	0,224	1, 53	0,638
S	1,046	1, 49	0,312	3,169	1,58	0,080	0,584	1, 54	0,448
				Larvas co	on 6 est	adios			
Cápsula	3(	$\mathbf{O} \circ \mathbf{C}$		0	5 °C		2(	$\mathbf{D}_{\circ} 0$	
cefálica	F	g.l.	d	F	g.l.	Ρ	F	g.l.	d
1	0,568	1,7	0,476	0,046	1, 3	0,844	0,589	1, 21	0,451
7	6,278	1, 8	0,037	0,109	1, 3	0,763	$2,314 \times 10^{-3}$	1, 22	0,962
e	4,500	1, 8	0,067	0,086	1, 3	0,789	$1,643 \times 10^{-3}$	1, 21	0,968
4	0,858	1,7	0,385	0,798	1, 3	0,438	0,070	1, 21	0,793
S	4,328	1,7	0,076	0,062	1, 3	0,819	0,497	1, 22	0,488
9	5,000	1,7	0,060	9,000	1, 2	0,095	0,504	1, 22	0,485

**TABLA XII.** ANOVA para el diámetro de las cápsulas cefálicas en función del sexo. Sombreado: diferencias significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.



**FIGURA 9.** *Histogramas de distribución de frecuencias del diámetro de las cápsulas cefálicas (mm) de las larvas de* S. exigua, *para las hembras y machos con 5 y 6 edades.* 

#### Anchura del labro

En la Tabla XIII están representados los valores medios de la anchura del labro de las diferentes edades de las larvas criadas a 30, 25 y 20 °C. En total, se midió la anchura de 1050 labros de un conjunto de 1065 cápsulas cefálicas.

El ANOVA (Tabla XIV) muestra que la temperatura no tiene una influencia significativa en el tamaño del labro, salvo para el labro de la segunda cápsula cefálica del grupo de larvas macho con 6 estadios. Tampoco se observan diferencias significativas en función del sexo (Tabla XVI). En cambio, sí existen diferencias significativas en la anchura del labro de las cápsulas cefálicas entre las larvas con 5 y con 6 edades, tanto en machos como en hembras y para todas las edades larvarias (Tabla XV). Se observa que en las larvas con 6 edades la anchura del labro de la última cápsula es entre 0,058 y 0,010 mm mayor en todos los grupos (Tabla XIII). Asimismo, se aprecia que el labro de la primera cápsula cefálica es entre 0,011 y 0,002 mm menor de media en las larvas con 6 estadios respecto de las larvas con 5 estadios (Tabla XIII).

En la Figura 10 se muestran los histogramas de distribución de frecuencias del tamaño del labro, diferenciando entre hembras y machos con 5 y 6 edades larvarias, pero sin tener en cuenta la temperatura de cría. Se puede observar que las distribuciones son mucho más homogéneas, también para la última cápsula cefálica, que en el caso del diámetro de la cápsula cefálica (Figura 9). En las larvas macho con 6 estadios las anchuras de los labros segundo y tercero solapan, en el resto de los casos no se observan solapamientos entre las distribuciones de ningún labro para cada grupo de individuos (Figura 10).

La amplitud de variación de la anchura del labro para las larvas con 5 estadios es: para el labro 1: 0,059-0,088 mm; labro 2: 0,098-0,137 mm; labro 3: 0,176-0,234 mm; labro 4: 0,293-0,410 mm; y labro 5: 0,566-0,761 mm (Tabla XIII). Para las larvas con 6 estadios: labro 1: 0,059-0,088 mm; labro 2: 0,098-0,137 mm; labro 3: 0,117-0,224 mm: labro 4: 0,224-0,312 mm; labro 5: 0,341-0,527 mm; y labro 6: 0,585-0,770 mm (Tabla XIII).

Temperatura (°C)	Sexo	Ed larv	ades varias	Ν	Anchui labro (	ra del mm)	Máximo	Mínimo
( 0)			1	22	0.077 +	0.007	0.088	0.059
			2	22	0.119 ±	0.006	0.137	0.107
		5	3	20	0,208 ±	0,013	0,234	0,176
			4	21	0.373 ±	0,032	0,449	0,302
	$\sim$		5	22	0,675 ±	0,028	0,722	0,634
	Ŷ		1	5	0,074 ±	0,009	0,078	0,059
			2	5	0,107 ±	0,010	0,117	0,098
		(	3	5	0,179 ±	0,028	0,224	0,156
		0	4	4	0,271 ±	0,012	0,283	0,254
			5	5	0,433 ±	0,016	0,449	0,410
20			6	5	0,733 ±	0,043	0,761	0,663
30			1	30	0,078 ±	0,003	0,088	0,068
			2	30	0,120 ±	0,007	0,137	0,107
		5	3	30	0,211 ±	0,011	0,234	0,195
			4	28	0,372 ±	0,022	0,410	0,312
	7		5	30	0,661 ±	0,036	0,722	0,585
	0		1	4	0,076 ±	0,005	0,078	0,068
			2	5	0,098 ±	0,000	0,098	0,098
		6	3	5	0,158 ±	0,028	0,195	0,117
		U	4	5	0,254 ±	0,018	0,273	0,224
			5	4	0,407 ±	0,017	0,429	0,390
			6	4	0,683 ±	0,050	0,741	0,624
			1	21	0,079 ±	0,005	0,088	0,068
			2	20	0,117 ±	0,007	0,137	0,107
		5	3	19	0,214 ±	0,018	0,254	0,185
			4	21	0,371 ±	0,025	0,429	0,332
	0		5	21	0,672 ±	0,038	0,751	0,605
	+		1	2	$0,068 \pm$	0,014	0,078	0,059
			2	2	0,122 ±	: 0,021	0,137	0,107
		6	3	2	0,180 ±	0,021	0,195	0,166
		Ū	4	2	0,273 ±	0,028	0,293	0,254
			5	2	$0,414 \pm$	: 0,007	0,419	0,410
25			6	2	$0,697 \pm$	0,021	0,712	0,683
			1	39	$0,081 \pm$	: 0,005	0,088	0,068
		_	2	36	$0,118 \pm 0.215$	0,008	0,137	0,098
		5	3	39	$0,215 \pm 0.270$	0,019	0,254	0,1/6
			4	36	$0,3/9 \pm 0.669$	0,031	0,468	0,293
	3		<u> </u>	39	$0.008 \pm$	0,049	0,70	0,079
			1	3	$0,0/8 \pm$	0,000	0,078	0,0/8 0.117
			4	3	$0,11/ \pm$	0,000	0,117	0,11/
		6	Э л	3	$0,189 \pm 0.282$	0.026	0,215	0,100
			4 5	3	$0,283 \pm 0.420$	0,020	0,302	0,254
			3	3	$0,429 \pm 0.679$	: 0,020	0,449	0,410
			6	2	0,678 ±	: 0,090	0,741	0,614

**TABLA XIII.** Valores medios (± desviación estándar muestral), máximos y mínimos para la anchura del labro (mm) de las larvas de S. exigua criadas a 30, 25 y 20 °C.

# TABLA XIII. (Continuación).

Temperatura (°C)	Sexo	Ed larv	ades varias	Ν	Anchura del labro (mm)	Máximo	Mínimo
			1	31	$0,078 \pm 0,004$	0,088	0,068
			2	31	$0,118 \pm 0,006$	0,127	0,107
		5	3	32	$0,210 \pm 0,018$	0,254	0,176
			4	31	$0,384 \pm 0,025$	0,429	0,312
	$\bigcirc$		5	32	$0,683 \pm 0,039$	0,751	0,585
	¥		1	9	$0,076 \pm 0,007$	0,078	0,059
			2	10	$0,110 \pm 0,008$	0,117	0,098
		6	3	10	$0,172 \pm 0,012$	0,185	0,156
		U	4	10	$0,279 \pm 0,020$	0,312	0,244
			5	10	$0,446 \pm 0,025$	0,488	0,410
20			6	10	$0,733 \pm 0,027$	0,770	0,673
20			1	25	$0,079 \pm 0,003$	0,088	0,078
			2	23	$0,117 \pm 0,007$	0,137	0,098
		5	3	25	$0,209 \pm 0,015$	0,234	0,176
			4	24	$0,384 \pm 0,024$	0,419	0,332
	7		5	24	$0,676 \pm 0,035$	0,722	0,585
	0		1	14	$0,077 \pm 0,005$	0,088	0,068
			2	14	$0,109 \pm 0,010$	0,127	0,098
		6	3	13	$0,170 \pm 0,012$	0,195	0,146
		U	4	13	$0,278 \pm 0,023$	0,312	0,234
			5	14	$0,441 \pm 0,051$	0,527	0,341
			6	14	$0,713 \pm 0,051$	0,770	0,585

**TABLA XIV.** ANOVA para la anchura del labro en función de la temperatura. Sombreado: diferencias significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

I ahua		<b>S</b> +			<b>9</b> †			°3 €			9∕0	
Lauro	${f F}$	g.l.	d	F	g.l.	d	F	g.l.	d	F	g.l	d
-	0,674	2, 71	0,513	0,738	2, 13	0,497	2,688	2, 91	0,073	0,320	2, 18	0,730
2	0,248	2, 70	0,781	1,574	2, 14	0,242	0,803	2, 86	0,452	5,754	2, 19	0,011
3	0,716	2, 68	0,493	0,382	2, 14	0,690	1,537	2, 91	0,221	2,566	2, 18	0,105
4	1,840	2, 70	0,166	0,290	2, 13	0,752	1,393	2, 85	0,254	2,584	2, 18	0,103
S	0,635	2, 72	0,533	1,866	2, 14	0,191	0,891	2,90	0,414	0,923	2, 18	0,415
9	Ι	Ι	Ι	1,121	2, 14	0,354	Ι	Ι	Ι	0,751	2, 17	0,487

**TABLA XV.** ANOVA para la anchura del labro en función del número de estadios larvarios. Se comparan los labros de las larvas con 5 estadios con los labros de las larvas con 6 estadios, y los labros de la última edad entre sí. En todos los casos las diferencias son significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Lat	)r0		0+			40	
5 estadios	6 estadios	${f F}$	g.l.	d	F	g.l.	d
1	1	5,685	1, 88	0,019	5,035	1, 113	0,027
7	7	15,436	1,88	$1,695 \times 10^{-4}$	30,456	1, 109	$2,331 \times 10^{-7}$
e	æ	58,533	1, 86	$2,677 \times 10^{-11}$	111,175	1, 113	$1,636 \times 10^{-18}$
4	4	196,479	1, 87	$4,930 \times 10^{-24}$	275,887	1, 107	2,156×10 <sup>-31</sup>
ų	S	700,107	1, 90	$3,121 \times 10^{-44}$	531,866	1, 112	$2,403 \times 10^{-44}$
n	9	30,293	1,90	$3,468 \times 10^{-7}$	11,015	1, 111	$1.223 \times 10^{-3}$

				Larv	as con	5 estadic	SC		
T abut		30 °C			25 °C		5	J°C	
Lauro	F	g.l.	d	F	g.l.	b	F	g.l.	d
1	0,766	1, 50	0,386	1,193	1, 58	0,279	0,250	1, 54	0,619
6	0,376	1,50	0,543	0,080	1, 54	0,779	0,082	1, 52	0,775
æ	0,706	1, 48	0,405	0,060	1,56	0,807	0,047	1, 55	0,830
4	0,034	1, 47	0,857	1,280	1, 55	0,263	$3,113 \times 10^{-4}$	1, 53	0,986
S	2,346	1, 50	0,132	0,125	1, 58	0,725	0,416	1, 54	0,522
				Larv	as con	6 estadic	S		
Labua		<b>30</b> °C			$25  ^{\circ}C$		5	$\mathbf{D} \circ \mathbf{C}$	
Lauro	F	g.l.	d	F	g.l.	d	F	g.l.	d
-	0,089	1,7	0,775	1,800	1, 3	0,272	0,403	1, 21	0,533

0,859

1, 22

0,032 0,068

0,685

 $0,200 \\ 0,146$ 

0,056

1, 8

5,000

2

0,797

 $\begin{array}{c} 0.948 \\ 0.789 \\ 0.273 \end{array}$ 

 $\begin{array}{c}
 1, 21 \\
 1, 21 \\
 1, 22 \\
 1, 22 \\
 \end{array}$ 

 $4,340 \times 10^{-3}$ 

0,728 0,713

> 0,1640,953

 $\frac{0,260}{0,155}$ 0,052

1, 81, 7

 $\omega$  4

1, 71, 7

1,467 2,541 5,476

ิง

2,683

0,073
1,265

0,401 0,793

060,0

0,145

**TABLA XVI.** ANOVA para la anchura del labro en función del sexo. En todos los casos las diferencias son no significativas (p > 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.



**FIGURA 10.** *Histogramas de distribución de frecuencias de la anchura del labro (mm) de las larvas de* S. exigua, *para las hembras y machos con 5 y 6 edades.* 

#### <u>Regla de Dyar</u>

En la Figura 11 están representadas las curvas de crecimiento de las cápsulas cefálicas y del labro. Y en la Tabla XVII están recogidos los valores del factor de crecimiento (*f*) obtenidos según la regla de Dyar.

Como se aprecia en la Figura 11, los tamaños de las cápsulas cefálicas se ajustan bastante bien a la curva de Dyar. Aunque el valor del diámetro de la cápsula penúltima, la cuarta o quinta según el caso, queda por encima de la curva en todos los grupos. A simple vista este ajuste es algo mejor para el labro. Por otra parte, se observa que las curvas de crecimiento del labro y de la cápsula cefálica a las tres temperaturas solapan perfectamente en todos los casos (excepto para la cápsula cefálica del grupo 36; Figura 11), lo que nos indica que la temperatura a la que ha sido criado el insecto no condiciona el tamaño de su cápsula cefálica.

El factor del crecimiento del labro es aproximadamente una décima superior que el de la cápsula cefálica (Tabla XVII). El factor de crecimiento, tanto del labro como de la cápsula cefálica, es entre 0,11 y 0,16 unidades menor para las larvas con una muda supernumeraria (Tabla XVII). También se observa que el factor de crecimiento es ligeramente superior en las hembras para ambos caracteres morfométricos analizados.

Temperatura	Sexo	Edades	Factor de creci	le crecimiento		
(°C)		larvarias	Cápsula cefálica	Labro		
	0	5	1,60	1,71		
20	¥	6	1,49	1,58		
30	8	5	1,60	1,70		
		6	1,47	1,54		
25	Ŷ	5	1,61	1,70		
		6	1,49	1,59		
	8 -	5	1,59	1,69		
		6	1,45	1,54		
20 -	0	5	1,60	1,72		
	Ť	6	1,49	1,57		
	<u> </u>	5	1,59	1,71		
		6	1,48	1,56		

**TABLA XVII.** Valores del factor de crecimiento de la regla de Dyar para el diámetro de la cápsula cefálica y la anchura del labro de las larvas de S. exigua criadas a 30, 25 y 20 °C.



**FIGURA 11.** Curvas de crecimiento de la cápsula cefálica y del labro de S. exigua, para hembras y machos con 5 y 6 edades larvarias. Se representan los valores medios del diámetro de la cápsula cefálica y de la anchura del labro (en mm) para las distintas edades larvarias a 20, 25 y 30 °C.

#### Peso de las pupas

Los pesos medios de las 208 pupas obtenidas a las tres temperaturas del experimento están recogidos en la Tabla XVIII. Los datos muestran una variación muy amplia en el peso de las pupas, la pupa más grande correspondía a una hembra y alcanzó un pesó de 142,25 mg mientras que la pupa más pequeña pesó tan solo 27,63 mg (Tabla XVIII), ésta última dio lugar a una polilla macho que murió durante la emergencia.

En general, las pupas hembra pesan más que las pupas macho, excepto en el grupo de larvas con 6 edades a 25 °C (Tabla XVIII). Sin embargo, al hacer el análisis de la varianza entre el peso de las pupas de hembras y de machos solo se observan diferencias significativas para el grupo de larvas con 5 estadios criadas a 30 °C, para el resto de grupos las diferencias no resultan estadísticamente significativas (Tabla XX). Tampoco se observan diferencias significativas en el peso de la pupa en función de la temperatura (Tabla XIX) ni en función del número de estadios larvarios (Tabla XXI).

Temperatura (°C)	Sexo	Edades larvarias	Ν	Peso (mg)	Máximo	Mínimo
30	4	5	22	$110,06 \pm 16,91$	142,25	78,28
		6	5	$101,55 \pm 22,70$	135,78	73,04
	3	5	30	96,48 ± 19,11	133,60	27,63
		6	5	$93,55 \pm 15,50$	105,76	69,97
25	9	5	21	$103,00 \pm 21,34$	139,42	60,55
		6	2	$103,40 \pm 4,10$	106,30	100,50
	3	5	39	95,99 ± 15,54	131,72	61,65
		6	3	$106,79 \pm 25,23$	126,21	78,27
20	0	5	32	$111,42 \pm 11,25$	133,97	85,96
	¥	6	10	118,60 ± 13,00	136,05	95,51
	7	5	25	105,13 ± 14,45	136,05	72,16
	Ó	6	14	$107,76 \pm 22,26$	132,93	43,24

**TABLA XVIII.** Valores medios (± desviación estándar muestral), máximos y mínimos (en mg) para el peso de las pupas de S. exigua criadas a 30, 25 y 20 °C.

**TABLA XIX.** ANOVA para el peso de las pupas en función de la temperatura. En todos los casos las diferencias son no significativas (p > 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Sexo	Estadios larvarios	F	g.l.	р
0	5	1,811	2,72	0,171
¥	6	2,197	F         g.l.           1,811         2,72           2,197         2,14           2,690         2,91           0,836         2,19	0,148
7	5	2,690	2, 91	0,073
Ó	6	0,836	2, 19	0,449

**TABLA XX.** ANOVA para el peso de las pupas en función del sexo. Sombreado: diferencias significativas (p < 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Temp. (°C)	Estadios larvarios	F	g.l.	р
30	5	7,054	1, 50	0,011
	6	0,423	1, 8	0,534
25	5	2,128	1, 58	0,150
	6	0,032	1, 3	0,869
20	5	3,419	1, 55	0,070
	6	1,896	1, 22	0,182

**TABLA XXI.** ANOVA para el peso de las pupas en función del número de estadios larvarios. En todos los casos las diferencias son no significativas (p > 0,05). g.l.: grados de libertad, entre grupos y dentro de los grupos.

Temp. (°C)	Sexo	F	g.l.	р
30 -	4	0,914	1, 25	0,348
	5	0,105	1, 33	0,748
25 -	4	6,600×10 <sup>-4</sup>	1, 21	0,980
	5	1,244	1,40	0,271
20 -	4	2,893	1, 40	0,097
	5	0,201	1, 37	0,657

#### **DISCUSIÓN**

#### Número de estadios larvarios

Se ha demostrado la influencia que tiene la dieta sobre el número de estadios larvarios en *S. exigua* (AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN, 2006b), sin embargo, en nuestro estudio todas las larvas fueron criadas utilizando la misma dieta artificial y en las mismas condiciones a las tres temperaturas del ensayo. Por lo que, a priori, los principales factores que podrían causar estas diferencias serían la temperatura y las características genéticas propias de cada individuo.

Según nuestros resultados, las larvas que tienen una muda supernumeraria presentan una primera cápsula cefálica que es, en promedio, más pequeña que la de las larvas con 5 edades. Estas diferencias son significativas tanto para el diámetro de la cápsula cefálica (Tabla XI) como para la anchura del labro (Tabla XV). Además, a 20 °C la fase de huevo dura significativamente más en larvas con 6 edades (Tabla VI), aproximadamente dos días y medio más (Tabla III). Esto parece indicar que la condición de desarrollar un estadio larvario adicional está determinada muy tempranamente en el desarrollo.

La temperatura también influye en el desarrollo de estadios larvarios supernumerarios. En algunas especies de insectos las temperaturas extremas, altas y bajas, tienden a incrementar el número de estadios larvarios (véase la revisión de ESPERK *et al.*, 2007). Y según indican nuestros resultados esto parece ser cierto también en *S. exigua*, ya que a 20 y 30 °C el 29,63% y 16,13% de los individuos, respectivamente, presentan una edad larvaria adicional, mientras que a 25 °C solo el 7,69% de las larvas tuvieron un estadio más (Tabla II). FYE & MCADA (1972) también encontraron que a temperaturas altas y bajas había mayor incidencia de larvas con muda supernumeraria. Estos autores encontraron que un 6,5% de las hembras (3 de 46) criadas a 20 °C tuvieron un estadio larvario extra, a 30 °C el 3,1% de las hembras (1 de 32) alcanzaron un sexto estadio larvario, y a 33 °C el 4,9% de los machos (2 de 41) y el 3,7% (1 de 27) sufrieron una sexta muda. Mientras que a 25 °C todas las larvas presentaron 5 estadios.

En un ensayo anterior (MARIÑO, 2011) llevado a cabo con la misma línea de *S. exigua* que hemos usado nosotros (línea *Oxford*), a las mismas temperaturas, mismo fotoperiodo e igual dieta artificial todas las larvas presentaron cinco estadios larvarios. Aunque hay que tener en cuenta que el número de individuos criados en ese ensayo fue más bajo (36 adultos frente a los 190 de nuestro estudio) y, además, las larvas fueron criadas de forma gregaria y no de forma individual como hemos hecho nosotros. Y se ha señalado (Long, 1953 en ESPERK *et al.*, 2007) que algunas especies de noctuidos tienden a desarrollar más estadios larvarios en condiciones de cría solitaria, como es nuestro caso.

#### Duración del desarrollo a diferentes temperaturas y en función del sexo

Como se observa en esta especie (FYE & MCADA, 1972; KIM, 1991; HAN *et al.*, 2003; MARIÑO, 2011) y en otras especies de lepidópteros noctuidos (FYE & MCADA, 1972; CABELLO, 1988; HONĚK *et al.*, 2002; etc.) la duración del ciclo evolutivo está inversamente relacionada con la temperatura. Es decir, si la temperatura es favorable para el crecimiento, como es el caso del rango de temperaturas ensayadas, al aumentar ésta el insecto completa antes su desarrollo.

Los resultados de la duración del desarrollo obtenidos en el presente estudio son congruentes con los de estudios previos, salvo ligeras variaciones producidas seguramente por diferencias en las condiciones de cría, en la población de *S. exigua* utilizada, o en otros parámetros como la humedad relativa o el fotoperiodo. AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN (2006b) y FARAHANI *et al.* (2011) encuentran que el periodo de incubación de *S. exigua* es de 3 días a 25,7 y 26 °C respectivamente. HAN *et al.* (2003) obtienen un periodo de incubación a 20 °C de 5,56 días, algo menor que en nuestro caso (que varía entre 6,38 y 8,90 días de media; Tabla III); y de 2,01 días a 32 °C, al igual que obtenemos nosotros a 30 °C. KIM (1991) encuentra que la duración de la fase de huevo a 30 °C es, igual que en nuestro caso, de 2 días de media.

FYE & MCADA (1972) estudiaron la duración del desarrollo de una población de *S. exigua* de Arizona (EE. UU.) a 20, 25, 30 y 33 °C. Y encontraron que a una temperatura constante de 30 °C la duración de los sucesivos estadios larvarios es 2,4; 1,6; 1,1; 1,5; y 3,2 días en las hembras; y 2,7; 1,4; 1,2; 1,5; y 2,9 días en los machos; unos periodos de duración muy similares a los nuestros. WILSON (1932) da una

duración para los 5 estadios larvarios de la gardama en condiciones de calor (durante los meses de verano en Florida) de: 2,34; 2,16; 1,83; 2,03; y 3,09 días; unos valores próximos a los que obtenemos nosotros a temperatura constante de 30 °C. Para FYE & MCADA (1972) la duración de los estadios larvarios a 25 °C es 3,1; 1,9; 1,7; 2,1; y 4,2 días en hembras; y 3,3; 1,9; 1,6; 2; y 3,9 días en machos. Y para ELVIRA et al. (2010) el tiempo de desarrollo larvario a 25 °C es de 13 días para hembras y 12,9 días para machos, para una colonia de S. exigua procedente de Oxford (Reino Unido). En comparación con nuestros resultados, tanto FYE & MCADA (1972) como ELVIRA et al. (2010) obtienen a 25 °C una duración de la fase larvaria menor, que es 3,8-3,9 días más corta para hembras y 3-3,2 días más corta para machos (Tabla III). La duración de los estadios larvarios que dan FYE & MCADA (1972) a una temperatura constante de 20 °C es 3,6; 2,9; 2,7; 3,3 y 6,1 días para las hembras; y 3,6; 2,9; 2,8; 3,2 y 6 días para los machos. Esta duración es también más corta que en nuestro caso (7,7 días más corta en las hembras y 10,3 días más corta en los machos; Tabla III). En cambio, la duración del periodo de larva que ofrece HAN et al. (2003) a 20 °C (30,61 días) está dentro del rango de variación de nuestros datos (entre 26,47 y 34,71 días de media; Tabla III). Mientras que KIM (1991) da un periodo larvario (36,8 días de media a 20 °C) que es más largo que el nuestro. En nuestro estudio encontramos que a 25 °C, y para las larvas con 5 edades, el estado larvario es significativamente más largo en las hembras (dura 0,96 días más que en los machos; Tabla III). AMATE et al. (2000) encuentran algo similar en una especie próxima, Spodoptera littoralis (Boisduval, 1833). En S. littoralis la duración del estadio larvario varía según el sexo, al menos a una temperatura de 25 °C, puesto que en las hembras la fase de larva dura 1,72 días más que en los machos (AMATE et al., 2000).

En nuestro estudio encontramos que la fase de crisálida es significativamente más larga en los machos (dura de media entre 0,4 y 1,8 días más que en las hembras; Tabla III) para todos los grupos de individuos excepto para las pupas con 6 estadios larvarios criadas a 30 y 25 °C (Tabla V), aunque esto seguramente se deba al bajo número de individuos que conforman ambos grupos (Tabla II). La fase de pupa, según los datos que ofrecen FYE & MCADA (1972), tiene una duración a 30 °C de 4,8 días en hembras y 5,4 días en machos; a 25 °C dura 7,2 días en hembras y 8,2 días en machos; y a 20 °C dura 9,6 días para las hembras y 11,2 días para los machos. Estos valores son muy similares a los nuestros para 30 y 25 °C, aunque para 20 °C la fase de pupa es 3 días más larga que en nuestro caso (Tabla III). Y como se aprecia en los resultados de FYE & MCADA (1972) la fase de pupa tiene también una duración menor en las

hembras. ELVIRA *et al.* (2010) encuentran también que la duración del estadio de pupa a 25 °C es significativamente mayor en los machos (8,1 días en machos frente a 7,3 días en hembras), y obtienen unos valores muy similares a los nuestros (8,13 días de duración para machos y 7 días para hembras, Tabla III). Otros autores (HAN *et al.*, 2003) encuentran igualmente que la duración de la fase de pupa es mayor en los machos. En otras especies próximas de noctuidos también se observa una duración mayor de la fase de pupa en los machos, por ejemplo, en *Agrotis ipsilon* (Hufnagel, 1766) y en *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) la fase de pupa es un día más larga en los machos y en *S. littoralis* es casi dos días más larga, a una temperatura de 25 °C (AMATE *et al.*, 2000).

La duración del desarrollo preimaginal a 30 y 20 °C es mayor en los machos. Para los individuos con 5 estadios larvarios, el desarrollo en los machos dura 0,95 días más de media que en las hembras a 30 °C, y a 20 °C los machos emergen 4,04 días más tarde que las hembras (Tabla III). Mientras que a 25 °C, hembras y machos emergen casi simultáneamente (en promedio los machos emergen entre 0,31 y 0,5 días antes; Tabla III). Según los resultados aquí presentados, S. exigua parece no ser una especie protándrica. HAN et al. (2003) obtuvieron también una duración total del desarrollo a 20 °C casi un día más larga para machos que para hembras. Para estos autores, la duración del ciclo en hembras es 51,81 días y en machos 52,71 días en promedio, valores intermedios a los que obtenemos nosotros para individuos con 5 y con 6 estadios larvarios (Tabla III). A 29 °C HAN et al. (2003) obtienen unos valores de duración total del desarrollo de 17,13 días para hembras y 17,39 días para machos, unos valores próximos a los que obtenemos nosotros para 30 °C. A 26 °C la duración del desarrollo que obtienen estos autores es de 20,81 días para hembras y de 20,66 días para machos. Y a 23 °C es de 27,03 días para hembras y de 27,69 días para machos. Los valores de duración del desarrollo que ofrecen HAN et al. (2003) a 23 °C se aproximan más a los valores que obtenemos nosotros a 25 °C que los que dan para 26 °C.

#### Constante térmica y cero de desarrollo

Usando el modelo fenológico de Blunck-Bodenheimer, hemos obtenido que el umbral térmico inferior para el desarrollo total (desde el huevo hasta la emergencia del adulto) oscila entre 13,28 y 14,53 °C (Tabla VII), y el calor requerido para alcanzar la etapa

adulta oscila entre 295,59 y 355,52 GD (Tabla VII). MARIÑO (2011) obtiene un valor de *c* más bajo, 10,76 °C, y un valor de *K* más alto, 411,76 GD. En cambio, KIM (1991) ofrece unos valores más similares a los nuestros, c = 14,2 °C y K = 344,1 GD. Y el cero de desarrollo que dan FYE & MCADA (1972), 14,1 °C para las hembras y 13,8 °C para los machos, también se aproxima mucho al del presente ensayo.

En nuestro ensayo la fase de huevo es la que presenta el cero de desarrollo más alto, entre 16,12 y 17,75 °C (Tabla VII), y se requieren entre 24,79 y 14,24 GD para completar dicha fase (Tabla VII). En comparación con los valores de la bibliografía consultada, obtenemos un valor de *c* más elevado y un valor de *K* más bajo que el que ofrecen otros autores para la fase de huevo. HAN *et al.* (2003) estudiando el desarrollo de *S. exigua* a cinco temperaturas constantes (20, 23, 26, 29 y 32 °C) mediante un modelo logístico obtienen un valor de *c* = 13,73 °C y *K* = 37,9 GD. Para KIM (1991) estos valores son c = 14,4 °C y K = 33,4 GD estudiando el ciclo a temperaturas constantes de 20, 23, 27 y 30 °C. Otros autores (FYE & MCADA, 1972) ofrecen un valor para la fase de huevo de c = 15,8 °C.

La larva es la fase del ciclo que necesita más grados-día para completarse, el umbral mínimo de desarrollo se sitúa entre 12,72 y 13,94 °C (Tabla VII) y el calor requerido para completar el desarrollo larvario oscila entre 174,72 y 224,69 GD (Tabla VII). KIM (1991) ofrece unos valores de *c* y *K* muy similares a los que obtenemos nosotros (c = 13,7 °C y K = 229,5 GD). Ali & Gaylor (1992, en HONĚK *et al.*, 2002), estudiando el desarrollo de la gardama a tres temperaturas constantes entre 18 y 26 °C, obtienen un valor de *c* de entre 11,4 y 13,1 °C y un valor de *K* de entre 128,0 y 185,9 GD para el periodo de larva. Butler (1966, en HONĚK *et al.*, 2002) obtiene un valor de *c* = 10,2 °C y K = 231,6 GD para el desarrollo larvario estudiado a cuatro temperaturas de entre 15 y 25 °C. HAN *et al.* (2003) ofrece unos valores para la fase de larva algo más alejados de los nuestros (c = 15,68 °C y K = 126,3 GD).

De acuerdo a nuestros resultados los valores de *c* y *K* para la fase de pupa son 12,89–13,55 °C y 80,99–99,38 GD, respectivamente (Tabla VII). Hemos encontrado que la constante térmica de las pupas macho es más elevada que en las pupas hembras, lo cual está en consonancia con la mayor duración de este estadio en los machos. KIM (1991) ofrece un valor de la constante térmica semejante al que obtenemos nosotros (83,1 GD), sin embargo, el cero de desarrollo que obtiene es algo más elevado (*c* = 15,1 °C). Los valores de HAN *et al.* (2003) para la fase de pupa (*c* = 15,09 °C y *K* = 73,8 GD) vuelven a ser algo distintos de los nuestros.

Como se puede apreciar existe una gran variación en los valores de las constantes térmicas según los datos aportados por distintos autores. Como demuestra el trabajo de HONĚK *et al.* (2002, una revisión de 48 estudios sobre el desarrollo larvario de especies de noctuidos de zonas templadas) esta variación en las constantes K y c entre estudios de diferentes autores es normal. Estas diferencias son fruto tanto de la variabilidad genética entre poblaciones como de las distintas condiciones de experimentación. Según HONĚK *et al.* (2002) el cero de desarrollo (c) tiende a ser más constante para las distintas fases evolutivas dentro de la misma especie, en cambio la K es un valor plástico que varía con las condiciones ambientales, principalmente a causa de diferencias en la calidad del alimento (contenido en agua y nutrientes –nitrógeno–).

El modelo de Davidson ofrece un mayor ajuste de las curvas de crecimiento a los valores observados (Figura 8). Sin embargo las constantes K,  $a ext{ y } b$  de este modelo (Tabla VIII) son variables matemáticas que no tienen un significado biológico directo.

Los valores de estas constantes para el desarrollo completo (huevo-adulto) oscilan para *K* entre 10,27 y 17,95; para *a* entre 6,64 y 7,94; y para *b* entre 0,16 y 0,22 (Tabla VIII). MARIÑO (2011) usa también la ecuación de Davidson para modelizar el desarrollo de *S. exigua* a tres temperaturas (30, 25 y 20 °C) y obtiene unos valores para las constantes del modelo algo más altos que los nuestros (K = 22,12; a = 9,32; y b = 0,31).

#### Crecimiento de la cápsula cefálica

Los resultados de este ensayo muestran que las cápsulas cefálicas en los sucesivos estadios larvarios crecen siguiendo una progresión geométrica de acuerdo a lo expresado por DYAR (1890). Esto se cumple tanto para las cápsulas cefálicas en general como para el labro dentro de éstas (Figura 11).

CAPINERA (2011) da unas medidas para las cápsulas cefálicas de los 5 estadios larvarios de *S. exigua* de 0,25, 0,45, 0,70, 1,12, y 1,80 mm. Estos valores quedan dentro de nuestro rango de variación, aunque las medidas de la segunda, tercera y quinta cápsulas son algo más elevadas que las que obtenemos nosotros. MARIÑO (2011), utilizando la misma variedad de *S. exigua* y las mismas temperaturas de cría que hemos

empleado nosotros, obtiene unos rangos de tamaño para las cápsulas cefálicas muy similares a los nuestros: CC1: 0,237-0,282 mm; CC2: 0,356-0,445 mm; CC3: 0,481-0,797 mm; CC4: 0,825-1,365 mm; y CC5: 1,428-2,095 mm. Aunque la última cápsula cefálica tienen un diámetro medio más grande que el nuestro, que oscila entre 1,723 y 1,825 mm para MARIÑO (2011) y entre 1,651 y 1,713 mm para el presente estudio (Tabla IX). GOH et al. (1991) dan unos valores para el diámetro de las cápsulas cefálicas de larvas con 6 estadios de 0,246, 0,350, 0,546, 0,809, 1,242 y 2,185 mm. Todas las medidas quedan dentro del rango de variación de nuestros resultados y son muy similares a las que obtenemos aquí. Aunque, nuevamente, la última cápsula cefálica tiene un tamaño medio mayor que el que obtenemos nosotros para 6 edades (entre 1,755 y 2,028 mm; Tabla IX). El motivo por el que la última cápsula tiene un tamaño menor que el que aparece en los trabajos mencionados puede ser que en la mayoría de las veces la cápsula final se encontraba abierta (Figura 6) y no se podía medir correctamente. Ya que en la última muda, durante el proceso de pupación, las larvas suelen romper la cápsula cefálica. Las cápsulas abiertas las medimos cerrándolas con ayuda de unas pinzas. En los textos consultados no se dice nada al respecto, por lo que no sabemos cómo tomaron las medidas otros autores.

No se ha encontrado ningún estudio en la bibliografía consultada en el que se analice el tamaño del labro en *S. exigua*. Para la anchura del labro los picos de la distribución de frecuencias que se obtiene son más limpios que para el diámetro de la cápsula cefálica, sobre todo para el último estadio larvario (Figura 10). Ya que la medida del labro de la última cápsula no se ve afectada por que ésta se rompa durante la ecdisis pupal. El inconveniente de tomar la anchura del labro es que, debido a su pequeño tamaño, sobre todo en la primera y segunda cápsula, se requiere de un instrumental más preciso para obtener una distribución de frecuencias de los dos primeros labros más exacta.

Según nuestros resultados podemos afirmar que la temperatura no tiene una influencia significativa sobre el diámetro de la cápsula cefálica ni sobre la anchura del labro. Ya que las diferencias que aparecen para las cápsulas 2 y 3 (Tabla X) y el labro 2 de 36 (Tabla XIV) pueden explicarse por el bajo número de muestras para los grupos de larvas con muda supernumeraria. Tampoco observamos diferencias claras en el tamaño de las cápsulas en función del sexo. Solo en unos pocos casos las diferencias son significativas (Tabla XII). En cambio, para el labro no existen diferencias de tamaño entre machos y hembras en ningún caso (Tabla XVI).

El coeficiente de Dyar, o factor de crecimiento de la cápsula cefálica, suele oscilar entre 1,3 y 1,7 para la mayoría de las especies (BERG & MERRITT, 2003). En nuestro caso el coeficiente de Dyar para la cápsula cefálica de las larvas con 5 estadios tiene un valor de 1,59-1,61, mientras que para las larvas con 6 estadios varía entre 1,45 y 1,49 (Tabla XVII). Estos valores son similares a los que obtienen otros autores: 1,61-1,66 para larvas con 5 estadios (MARIÑO, 2011) y 1,54 para larvas con 6 estadios (GOH *et al.*, 1991). Para el labro también obtenemos un coeficiente más alto en las larvas con 5 estadios (1,69-1,72) que en las que tienen un estadio larval suplementario (1,54-1,59; Tabla XVII), lo que significa que las larvas con mayor número de estadios presentan una menor tasa de crecimiento.

Los tamaños de las cápsulas cefálicas (diámetro de la cápsula y anchura del labro) son relativamente constantes para cada estadio larvario, y no se observan solapamientos entre las medidas de las cápsulas de las sucesivas edades, tanto en las larvas con 5 (Figura 9) como en las de 6 edades (Figura 10). Sin embargo, si no separamos las larvas con 6 estadios de las que tienen 5 las distribuciones de ambas se superponen y no se observan clases de tamaño discretas. Por lo tanto, el método de Dyar solo resulta útil como herramienta de determinación del número de estadios larvarios cuando la población de larvas es muy homogénea. Este es el motivo por el que algunos investigadores no recomiendan la regla de Dyar cuando en la especie, o población, hay variación en el número de edades larvales (Gaines & Campbell, 1935 citado por SCHMIDT *et al.*, 1977).

#### Peso de las pupas

El peso de las pupas refleja el tamaño final alcanzado por las larvas en su desarrollo (GARCÍA-BARROS, 2006). Como ya se ha señalado, en nuestro estudio las larvas alcanzan un tamaño similar a las tres temperaturas ensayadas, por este motivo tampoco obtenemos diferencias significativas en el peso de la pupa en función de la temperatura (Tabla XIX). En cambio, hay autores (HONĚK *et al.*, 2002) que sí encuentran influencia de la temperatura en el peso de la pupa para otras especies de noctuidos.

Las pupas hembra pesan de media algo más que las pupas macho, pero solo encontramos diferencias significativas a 30 °C y para pupas de larvas con 5 estadios (en este caso las hembras pesan 13,58 mg más de media que los machos; Tabla XVIII). Posiblemente, debido a la amplia variación en el peso de las pupas y a que el número de individuos quizás no sea suficientemente grande, las diferencias no son significativas para todos los grupos de individuos. Existe una relación significativa entre el peso de la pupa de la hembra y la fecundidad del adulto (AZIDAH & SOFIAN-AZIRUN, 2006a), por este motivo es de esperar que las pupas hembra tengan un peso más elevado que las pupas macho. ELVIRA *et al.* (2010) encuentran también que las pupas hembra tienden a ser más pesadas que las de machos. Estos autores dan unos pesos medios algo más elevados que los nuestros, 131,2 mg para las pupas hembras y 118,1 mg para los machos. Estas diferencias posiblemente se deban a las distintas condiciones de cría.

# **CONCLUSIONES**

# Número de estadios larvarios:

• A temperaturas altas (30 °C) y bajas (20 °C) hay mayor incidencia de larvas con una muda supernumeraria que a temperatura media (25 °C).

# Duración del desarrollo en función de la temperatura:

• El aumento de la temperatura supone una mayor velocidad del desarrollo en todas sus fases.

# Duración del desarrollo en función del sexo:

- La fase de huevo dura lo mismo en ambos sexos.
- La fase de larva dura significativamente más en las hembras a 25 °C, mientras que a 30 y 20 °C no hay diferencias significativas en función del sexo.
- La fase de pupa dura más en los machos que en las hembras a las tres temperaturas del ensayo.
- La emergencia de los imagos a 25 °C ocurre casi simultáneamente en ambos sexos. Mientras que a 30 y 20 °C la duración total del desarrollo es mayor en los machos.

# Duración del desarrollo en función del número de estadios larvarios:

- La fase larvaria dura marcadamente más en las larvas con 6 estadios que en las que tienen 5 estadios larvarios, en las tres temperaturas ensayadas.
- A 20 °C la fase de huevo es significativamente más larga en individuos con 6 estadios larvarios que en los que tienen 5.

# Constante térmica y cero de desarrollo:

- Para que *S. exigua* complete el desarrollo se requieren entre 295,59 y 355,52
   GD, y el cero de desarrollo se sitúa entre 13,28 y 14,53 °C.
- La fase de huevo es la que presenta el cero de desarrollo más alto (16,12-17,75 °C), y la fase de larva es la que necesita más grados-día para completarse (174,72-224,69 GD).

# Tamaño de la cápsula cefálica y del labro:

- Los valores del diámetro de la cápsula cefálica y de la anchura del labro son constantes para cada estadio larvario y no se observan solapamientos entre las sucesivas edades larvarias, siempre y cuando consideremos por separado las larvas con 5 y 6 edades. Si no separamos las larvas en función del número de estadios larvarios, la distribución de frecuencias del tamaño de la cápsula cefálica es más o menos continua, por lo que no podemos asignar con certeza una determinada cápsula cefálica a una edad larvaria concreta.
- La temperatura no tiene un efecto significativo en el diámetro de la cápsula cefálica ni en la anchura del labro. Tampoco se observan diferencias significativas en estos parámetros en función del sexo.

# Crecimiento de la cápsula cefálica y del labro:

- El factor de crecimiento del labro es mayor que el de la cápsula cefálica.
- Las hembras tienen una tasa de crecimiento mayor que los machos.
- Las larvas con 5 estadios, tanto machos como hembras, tienen una tasa de crecimiento mayor que las larvas con una muda adicional.

# Peso de las pupas:

- Las pupas hembra pesan de media más que las pupas macho.
- No se observa una influencia significativa de la temperatura sobre el peso de la pupa.

#### **AGRADECIMIENTOS**

Quisiera dar las gracias, en primer lugar, a los doctores José Martín y Pilar Gurrea (Universidad Autónoma de Madrid) por brindarme la oportunidad de realizar bajo su supervisión este Trabajo Fin de Máster. No solo han resuelto todas las dudas que me han surgido durante el trabajo de laboratorio y la escritura del texto, si no que también se han encargado de proporcionarnos los ingredientes necesarios para preparar la papilla de las larvas. Sin su atenta ayuda no podría haber hecho este trabajo.

Al doctor Juan Ferré (Universitat de València) por proporcionarnos las 100 pupas de *S. exigua* con las que comenzamos la cría.

Y como no, a mi compañera de laboratorio Lucía Barragán. Juntos hemos compartido la tarea de criar las larvas, recoger las cápsulas cefálicas, sexar y pesar las pupas de nuestras respectivas especies, *S. exigua* y *S. littoralis*, durante nueve meses. Gracias por hacer más entretenido el cuidado de las polillas y por todos los buenos momentos que hemos pasado en este tiempo.

Por último, quiero agradecer a Laura García su apoyo incondicional y la ayuda prestada en la revisión de este manuscrito.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- ABDULLAH, M., SARNTHOY, O. & CHAEYCHOMSRI, S. 2000. Comparative study of artificial diet and soybean leaves on growth, development and fecundity of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Kasetsart Journal (Natural Science)*, 34(3): 339–344.
- AMATE, J., BARRANCO, P. & CABELLO, T. 1998. Identificación de larvas de las principales especies de noctuidos plaga de España (Lepidoptera: Noctuidae). Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas, 24(1): 101–106.
- 2000. Biología en condiciones controladas de especies de noctuidos plaga (Lepidoptera: Noctuidae). *Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas*, 26(2): 193–201.
- AZIDAH, A.A. & SOFIAN-AZIRUN, M. 2006a. Fecundity study of Spodoptera exigua (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on various host plants. Journal of Entomology, 3(3): 261–266.
- 2006b. Life history of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) on various host plants. *Bulletin of Entomological Research*, 96: 613–618.
- BELDA, J., JUSTICIA, L., PASCUAL, F. & CABELLO, T. 1994a. Distribución espacial de Spodoptera exigua (Lep.; Noctuidae) en cultivo de pimiento en invernadero. Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas, 20(2): 287–301.
- 1994b. Fenología de *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lep.; Noctuidae) en el sureste de España. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 20(2): 303–316.
- BERG, M.B. & MERRITT, R.W. 2003. Growth, individual. pp: 489–492. En: RESH, V.H.& CARDE, R.T. (Eds). *Encyclopedia of insects*. Academic Press, San Diego.
- CABELLO, T. 1988. Influencia de la temperatura y el fotoperiodo en la biología de *Trichoplusia orichalcea* F. (Lepidoptera: Noctuidae). *Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas*, 14(2): 241–247.
- CAPINERA, J.L. 2011. Beet armyworm, Spodoptera exigua (Hübner) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, EENY-105. 5 págs. <a href="http://edis.ifas.ufl.edu/in262">http://edis.ifas.ufl.edu/in262</a>> (acceso: 6 de junio de 2012).
- CARTER, D.J. 1993. Mariposas diurnas y nocturnas. Ediciones Omega, Barcelona. 304 págs.

- CATIE (CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIONES Y ENSEÑANZA). 1993. Guía para el manejo integrado de plagas del cultivo de chile dulce. CATIE, Programa de Producción y Desarrollo Agropecuario Sostenible. Turrialba, Costa Rica. 143 págs.
- COSCOLLÁ, R. 1980. Incidencia de los factores climatológicos en la evolución de las plagas y enfermedades de las plantas. *Boletín del Servicio de Plagas*, 6(2): 123–139.
- Сото, D. 1997. *Lepidoptera en cultivos anuales y perennes: manual de reconocimiento.* CATIE. Unidad de Fitoprotección. Turrialba, Costa Rica. 63 págs.
- DAHI, H. F., IBRAHEM, W.G. & ALI, M.M. 2009. Heat requirements for the development of the black cutworm, *Agrotis ipsilon* (Hüfnagel) (Noctuidae: Lepidoptera). *Egyptian Academic Journal of Biological Sciences*, 2(1): 117–124.
- DAVIDSON, J. 1944. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology*, 13(1): 26–38.
- DOMÍNGUEZ, F., 1976. *Plagas y enfermedades de las plantas cultivadas*. 5<sup>a</sup> edición. Dossat, S.A., Madrid. 955 págs.
- DYAR, H.G. 1890. The number of molts of lepidopterous larvae. *Psyche*, 5: 420–422.
- ELVIRA, S., GORRÍA, N., MUÑOZ, D., WILLIAMS, T. & CABALLERO, P. 2010. A simplified low-cost diet for rearing *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) and its effect on *S. exigua* nucleopolyhedrovirus production. *Journal of Economic Entomology*, 103(1): 18–24.
- ESPADALER, X. 2004. Técnicas de cría en el laboratorio. pp: 103–111. En: BARRIENTOS,
  J.A. (Ed.). *Curso práctico de entomología*. Asociación Española de Entomología, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Universitat Autònoma de Barcelona (Servei de Publicacions), Bellaterra (Barcelona).
- ESPERK, T., TAMMARU, T. & NYLIN, S. 2007. Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *Journal of Economic Entomology*, 100(3): 627–645.
- FARAHANI, S., NASERI, B. & TALEBI, A.A. 2011. Comparative life table parameters of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) on five host plants. *Journal of the Entomological Research Society*, 13(1): 91–101.
- FENG, G., YU, Q., HU, C., WANG, Y., YUAN, G., CHEN, Q., YANG, K. & PANG, Y. 2007. Apoptosis is induced in the haemolymph and fat body of *Spodoptera exigua* larvae upon oral inoculation with *Spodoptera litura* nucleopolyhedrovirus. *Journal of General Virology*, 88: 2185–2193.

- FLORES, L.R., BAUTISTA, N., VALDEZ, J., MORALES, O. & QUIÑONES, S. 2005. Comparación de dos técnicas de medición de cápsulas cefálicas para separar estadios larvales de *Copitarsia incommoda* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 21(2): 109–113.
- FYE, R.E. & MCADA W.C. 1972. Laboratory studies on the development, longevity, and fecundity of six lepidopterous pests of cotton in Arizona. USDA Technical Bulletin Nº 1454. Washington, D.C. 73 págs.
- GARCÍA-BARROS, E. 2006. Number of larval instars and sex-specific plasticity in the development of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology*, 103(1): 47–53.
- GOH, H.G., LEE, S.G. CHOI, K.M. & KIM, J.H. 1991. The larval development of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), (Lepidoptera: Noctuidae) by the widths of the head capsule. *Korean Journal of Applied Entomology*, 30(1): 54– 57 (en coreano con resumen en inglés).
- GOMEZ, C.A. 2003. Relación entre la acumulación de días grado y el vuelo estacional de la mariposa europea del brote del pino en Esquel, Argentina. *Bosque*, 24(3): 57–63.
- GUIMARÃES, F.R., VARGAS-OSUNA, E., MARACAJÁ, P.B. & SANTIAGO-ALVAREZ, C. 1995. Presencia de Spodoptera exigua Hb. (Lep.; Noctuidae) y sus agentes bióticos asociados en la provincia de Córdoba. Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas, 21(4): 641–646.
- HARPAZ, I. 1984. Frederick Simon Bodenheimer (1897-1959): idealist, scholar, scientist. *Annual Review of Entomology*, 29: 1–23.
- HEPPNER, J.B. 1998. Spodoptera armyworms in Florida (Lepidoptera: Noctuidae). Entomology Circular Nº 390. Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Division of Plant Industry, Florida. 5 págs.
- HERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, P. & ESCRICHE, B. 2008. Estudio de la actividad biológica de 5 proteínas Cry de *Bacillus thuringiensis* en una población española de *Spodoptera exigua* (Hübner). *Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas*, 34(1): 45– 51.
- HONĚK, A., JAROŠÍK, V., MARTINKOVÁ, Z. & NOVÁK, I. 2002. Food induced variation of thermal constants of development and growth of *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *European Journal of Entomology*, 99(2): 241– 252.

- IANNACONE, J. & ALVARIÑO, L. 2007. Crecimiento alométrico de larvas de Spodoptera eridania (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae). The Biologist (Lima), 5(2): 52–59.
- JIANG, X.F., LUO, L.Z. & SAPPINGTON, T.W. 2010. Relationship of flight and reproduction in beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), a migrant lacking the oogenesis-flight syndrome. *Journal of Insect Physiology*, 56: 1631–1637.
- HAN, L.Z., ZHAI, B.P. & ZHANG, X.X. 2003. Life table of the laboratory population of Spodoptera exigua (Hübner) at different temperatures. Acta Entomologica Sinica, 46(2): 184–189 (en chino con resumen en inglés).
- KIM, J.H. 1991. Effect of temperature on the development of beet armyworm, Spodoptera exigua (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Agricultural Science, 9(1): 1–5 (en coreano con resumen en inglés).
- LOGAN, J.A., BENTZ, B.J., VANDYGRIFF, J.C. & TURNER, D.L. 1998. General program for determining instar distributions from head capsule widths: example analysis of Mountain Pine Beetle (Coleoptera: Scolytidae) data. *Environmental Entomology*, 27: 555–563.
- MARCO, V. 2001. Modelización de la tasa de desarrollo de insectos en función de la temperatura. Aplicación al Manejo Integrado de Plagas mediante el método de grados-día. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 28: 147–150.
- MARIÑO, V. 2011. Desarrollo de Spodoptera exigua (Hübner) (Lep.: Noctuidae) y otros lepidópteros a temperatura controlada y dieta artificial. (Trabajo Fin de Máster inédito). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.
- MERKX-JACQUES, M., DESPLAND, E. & BEDE, J.C. 2008. Nutrient utilization by caterpillars of the generalist beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Physiological Entomology*, 33(1): 51–61.
- MIKKOLA, K. 1970. The interpretation of long-range migrations of *Spodoptera exigua* Hb. (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Animal Ecology*, 39(3): 593–598.
- MOHAMMADI, D., POUR ABAD, R. F., RASHIDI, M. R. & MOHAMMADI, S. A. 2010. Study of cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) using Dyar's Rule. *Munis Entomology & Zoology*, 5(1): 216-224.
- MUÑIZ, M. & GIL, A. 1984. Desarrollo y reproducción de *Ceratitis capitata* (Wied.) en condiciones artificiales. V. Método para estimar las temperaturas límites de

desarrollo. *Boletín del Servicio contra Plagas e Inspección Fitopatológica*, Fuera de serie, 2: 133–140.

- MURÚA, M.G., VIRLA, E.G. & DEFAGÓ, V. 2003. Evaluación de cuatro dietas artifíciales para la cría de Spodoptera frugiperda (Lep.: Noctuidae) destinada a mantener poblaciones experimentales de himenópteros parasitoides. Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas, 29(1): 43–51.
- OCETE, E. & MOLINA, J. M. 1985. Descripción de la pupa de Spodoptera littoralis (Boisd.) (Lep., Noctuidae) y su dimorfismo sexual. Actas do II Congresso Ibérico de Entomologia, Suplemento Nº 1, Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia, 3: 181–190.
- POITOUT, S. & BUES, R. 1974. Élevage des chenilles de vingt-huit espèces de lépidoptères Noctuidae et de deux espèces d'Arctiidae sur milieu artificiel simple. Particularités de l'élevage selon les espèces. Annales de Zoologie – Écologie Animale, 6(3): 431–441.
- SÁIZ, L., GARCÍA DE OSMA, J.L. & COMPAIRÉ, C. 1983. Animales de laboratorio: producción, manejo y control sanitario. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. Madrid. 596 págs.
- SCHMIDT, F.H., CAMPBELL, R.K. & TROTTER, S.J. JR. 1977. Errors in determining instar numbers through head capsule measurements of a lepidopteran–a laboratory study and critique. *Annals of the Entomological Society of America*, 70(5): 750– 756.
- TISDALE, R.A. & SAPPINGTON, T.W. 2001. Realized and potential fecundity, egg fertility, and longevity of laboratory-reared female beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) under different adult diet regimes. *Annals of the Entomological Society of America*, 94(3): 415–419.
- TORRES-VILA, L.M., RODRÍGUEZ-MOLINA, M.C., GRAGERA, J. & BIELZA-LINO, P. 2001. Polyandry in Lepidoptera: a heritable trait in *Spodoptera exigua* Hübner. *Heredity*, 86(2): 177–183.
- TOWNSEND, M., WARING, P. & LEWINGTON, R. 2007. Concise guide to the moths of Great Britain and Ireland. British Wildlife Publishing, Gillingham (Dorset). 160 págs.
- VILLA-CASTOREÑA, M.M. & CATALÁN-VALENCIA, E.A. 2004. Determinación de estados larvales de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) para la

construcción de un modelo de predicción. *Folia Entomológica Mexicana*, 43(3): 307–312.

- WAGNER, T.L., OLSON, R.L. & WILLERS, J.L. 1991. Modeling arthropod development time. *Journal of Agricultural Entomology*, 8(4): 251–270.
- WILSON, J.W. 1932. Notes on the biology of *Laphygma exigua* Huebner. The Florida Entomologist, 16(3): 33–39.
- ZHENG, X.L., CONG, X.P., WANG, X.P. & LEI, C.L. 2011a. Pupation behaviour, depth, and site of *Spodoptera exigua*. *Bulletin of Insectology*, 64(2): 209–214.
- 2011b. A review of geographic distribution, overwintering and migration in Spodoptera exigua Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of the Entomological Research Society, 13(3): 39–48.