

Modelización del desarrollo postembrionario de *Docio-staurus maroccanus* (Thunberg, 1815)

P. BARRANCO, F. PASCUAL Y T. CABELLO

Se realiza el ajuste de los datos del desarrollo en campo de una población de *Docio-staurus maroccanus* del Cabo de Gata (Almería) durante los años 1994, 1995 y 1996. La simulación se hace mediante la aplicación de tres modelos logísticos autónomos clásicos: Verhulst-Pearl, Gomperz y Richards; y uno no autónomo: modelo de Carreño.

Los ajustes siempre fueron altamente significativos ($P < 0.01$). En el 80% de los casos $r^2 > 0.99$ y en ningún caso r^2 es inferior a 0.9. Por lo que cualquiera de los modelos elegidos es válido para la simulación del desarrollo de la langosta en sus diferentes estadios.

Se establece la duración de cada estadio aplicando estos modelos, siendo la duración en días para cada uno de los estadios 7-10, 6-7, 4-8, 4-12 y 7-11, y la duración total del desarrollo 37-44 días.

P. BARRANCO Y T. CABELLO: Dpto. Biología Aplicada. Escuela Politécnica Superior. Universidad de Almería. 04120 La Cañada (Almería), España. pbvega@filabres.ualm.es, tcabello@filabres.ualm.es.

F. PASCUAL: Dpto. Biología Animal y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 14071 Granada, España. fpascual@goliat.ugr.es.

Palabras clave: *Docio-staurus maroccanus*, desarrollo postembrionario, modelos matemáticos, Almería.

INTRODUCCIÓN

Los modelos matemáticos contribuyen al manejo y esclarecimiento de la dinámica de las poblaciones y revisten especial interés como herramientas predictivas en las especies plaga, siendo cada vez más frecuentes los trabajos en los que se utilizan los modelos analíticos aplicados a la ecología de poblaciones.

La modelización del desarrollo postembrionario se puede realizar mediante el ajuste de la fenología en días o en grados-día acumulados (que establece una tasa de crecimiento en función del tiempo y temperatura). Los datos de campo contienen valores de distintos estadios simultáneamente, cuyas pro-

porciones van variando en cada muestra. El modelo fenológico se expresa como un conjunto de ecuaciones predictivas, donde cada ecuación describe la proporción de insectos que han alcanzado un determinado estadio conforme pasa el tiempo (HUDES & SHOEMAKER, 1988). Además, al ajustar independientemente cada estadio se pueden aplicar tasas de crecimiento diferentes para cada uno de ellos (DENNIS *et al.*, 1986).

Al expresar el modelo fenológico como un conjunto de ecuaciones predictivas, donde cada una describe la proporción de insectos que han alcanzado un determinado estadio, se consiguen una serie de propiedades. Por un lado, la variabilidad en la duración de los estadios es considerada; se permite la aco-

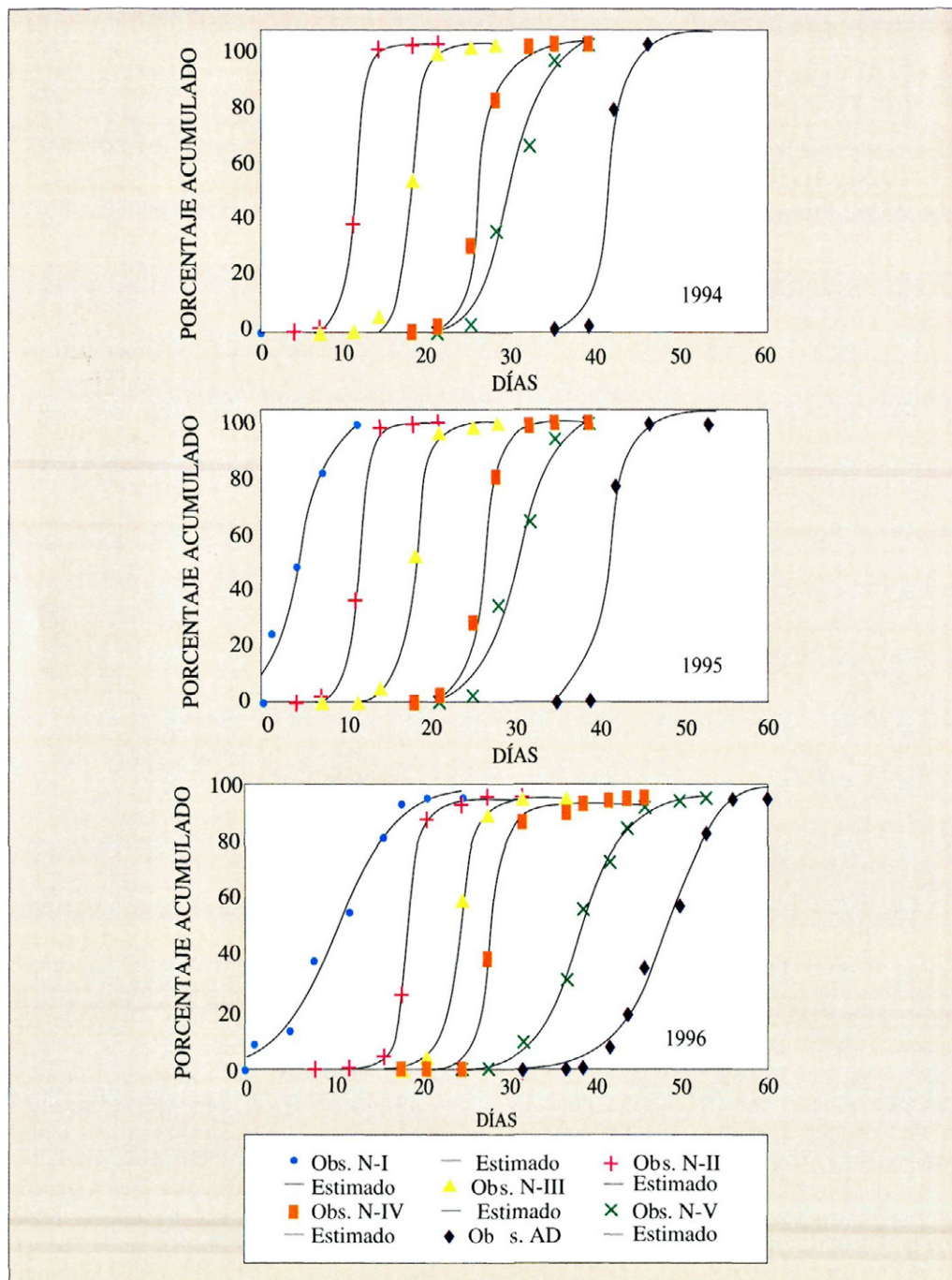


Fig. 1. - Ajuste del desarrollo postembrionario de la langosta marroquí al modelo de Verhulst-Pearl en 1994, 1995 y 1996.

modación de la correlación entre los distintos estadios, siguiendo su ritmo normal de desarrollo; y no es necesario conocer la tasa de mortalidad al asumir la supervivencia como una función temporal (HUDES & SHOEMAKER, 1988). Estos autores comparan los ajustes realizados de la fenología de un lepidóptero plaga en días y tiempo fisiológico, siendo mejor el ajuste en días en determinados estadios y en otros a tiempo fisiológico. Cuando las tasas de crecimiento de los insectos no son funciones estrictamente lineales de la temperatura las escalas simples de tiempo fisiológico no dan resultados exactos (STINNER *et al.*, 1974).

METODOLOGÍA

La modelización del desarrollo postembrionario se ha realizado en días, utilizando los datos de seguimiento en campo. Para ello se tomaron muestras cada tres días desde el comienzo de la avivación de la langosta hasta que todos los individuos alcanzaban el estado adulto. En cada uno de las fechas se obtuvo el porcentaje de individuos que se encontraba en los distintos estadios. De este modo se estableció una estructura de edades a lo largo del tiempo para las poblaciones del Haza de la Veedora durante los años 1994 y 1995 y la de los alrededores de Fernán-Pérez en 1996.

Se utilizan los modelos matemáticos logísticos como herramienta para el conocimiento de la dinámica poblacional. Estos modelos se basan en la tasa de crecimiento de las poblaciones sometidas a una capacidad de carga que viene determinada por las limitaciones físicas y biológicas del ecosistema.

Se aplican a los datos de desarrollo postembrionario de las poblaciones de langosta de Almería una serie de modelos logísticos para conocer su ajuste a una determinada curva y comparar los distintos ajustes. Se emplean dos tipos de modelos: los clásicos y autónomos, y uno no autónomo. Los autónomos consideran el tiempo como una función periódica que se repite y que se presenta en la

naturaleza con pequeñas variaciones y no está recogido en sus ecuaciones diferenciales. Los modelos no autónomos, por el contrario, si consideran el tiempo.

Los modelos logísticos clásicos exigen que exista uniformidad entre los individuos y que la tasa de crecimiento de la población cambie instantáneamente con su densidad. El modelo logístico no autónomo de CARREÑO (1996) utilizado, establece que el comportamiento dinámico de la población está determinado por el tamaño de ésta y por el tiempo. Se han aplicado tres modelos logísticos clásicos de los más usuales señalados por MORENO (1994): VERHULST-PEARL, GOMPERZ y RICHARDS. Estos cuatro modelos y sus curvas solución están recogidos en CARREÑO *et al.* (1997b).

Para poder aplicar a los datos los modelos matemáticos se han utilizado los siguientes programas informáticos: STATISTIC, Ver. 4.1, Analytical Software, 1994; STATGRAPHICS, Ver. 7.1, Statistical Graphics Corporation, 1994 y Table Curve 2D™, JANDEL SCIENTIFIC, AISN Software, 1994.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados de estos ajustes están recogidos en los Cuadros 1, 2, y 3; y en las Figuras 1, 2, 3 y 4.

El desarrollo postembrionario de la langosta sigue una función logística que se ajusta de forma significativa a todos los modelos utilizados (Figs. 1-4). En el 80% de los casos $r^2 > 0.99$ y en ningún caso r^2 es inferior a 0.9 siendo la significación siempre alta ($P < 0.001$) (Cuadros 1-4). Por lo que cualquiera de los modelos elegidos es válido para la simulación del desarrollo de la langosta por estadios. Sin embargo, no todos los modelos se comportan de igual modo. En el 83% de los casos, el modelo de Carreño ha presentado una r^2 mayor, aunque este modelo no es logístico, y si continuamos la función al infinito, no se mantiene estable, sino que dependiendo del parámetro que actúa de freno de la función μ ésta continúa creciendo o se extingue.

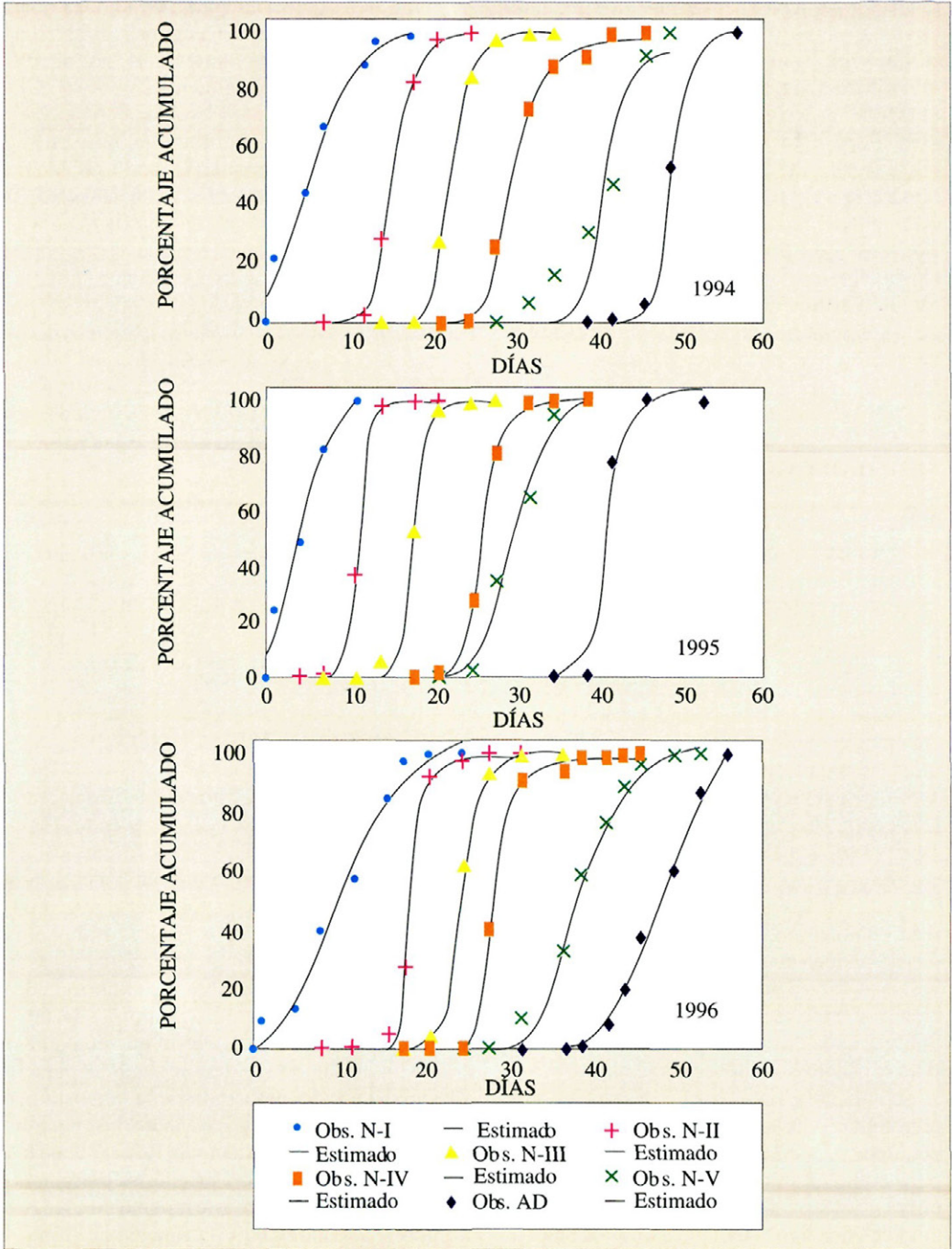


Fig. 2. - Ajuste del desarrollo postembrionario de la langosta marroquí al modelo de Gompertz en 1994, 1995 y 1996.

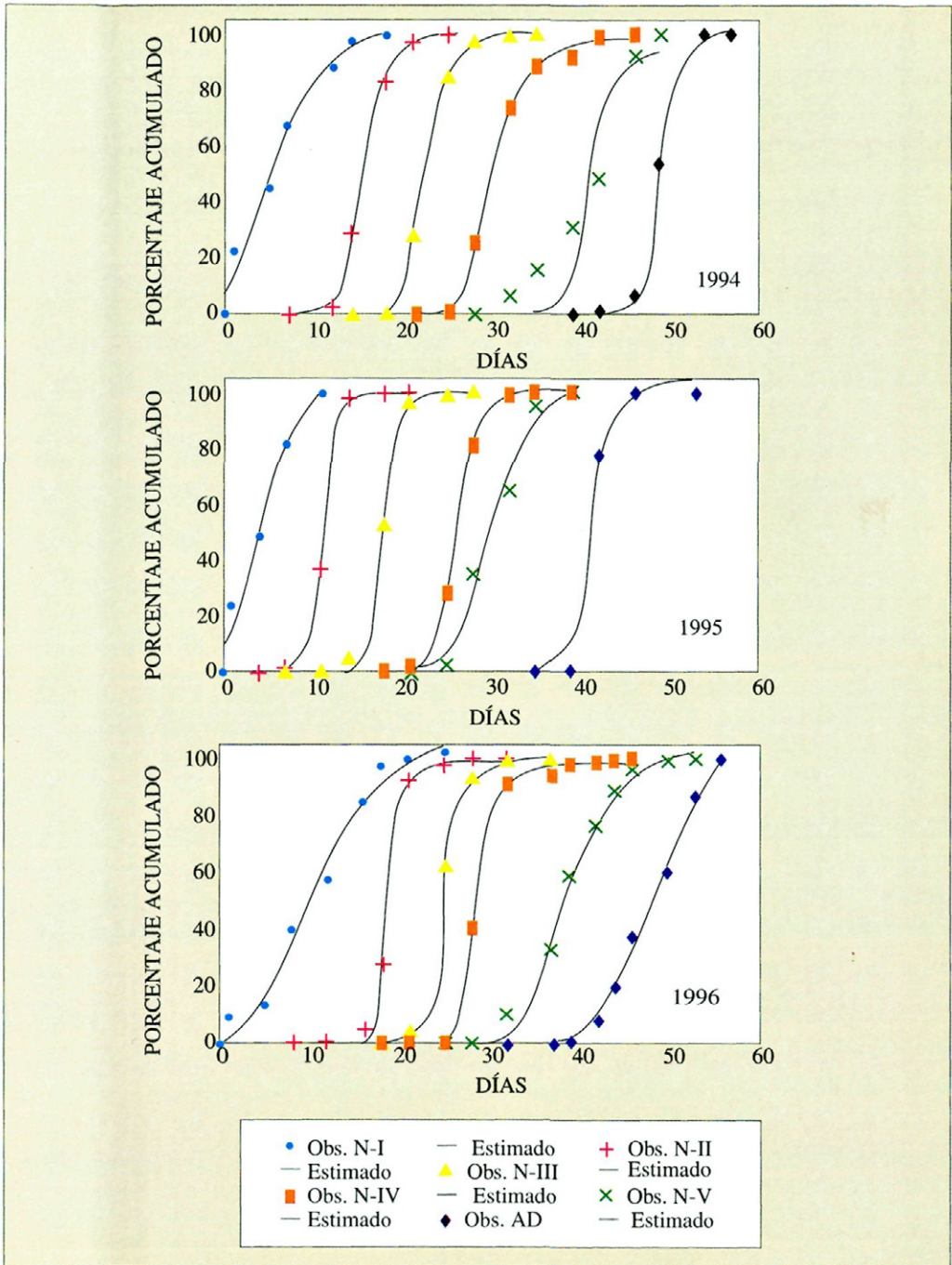


Fig. 3. - Ajuste del desarrollo postembrionario de la langosta marroquí al modelo de Richards en 1994, 1995 y 1996.

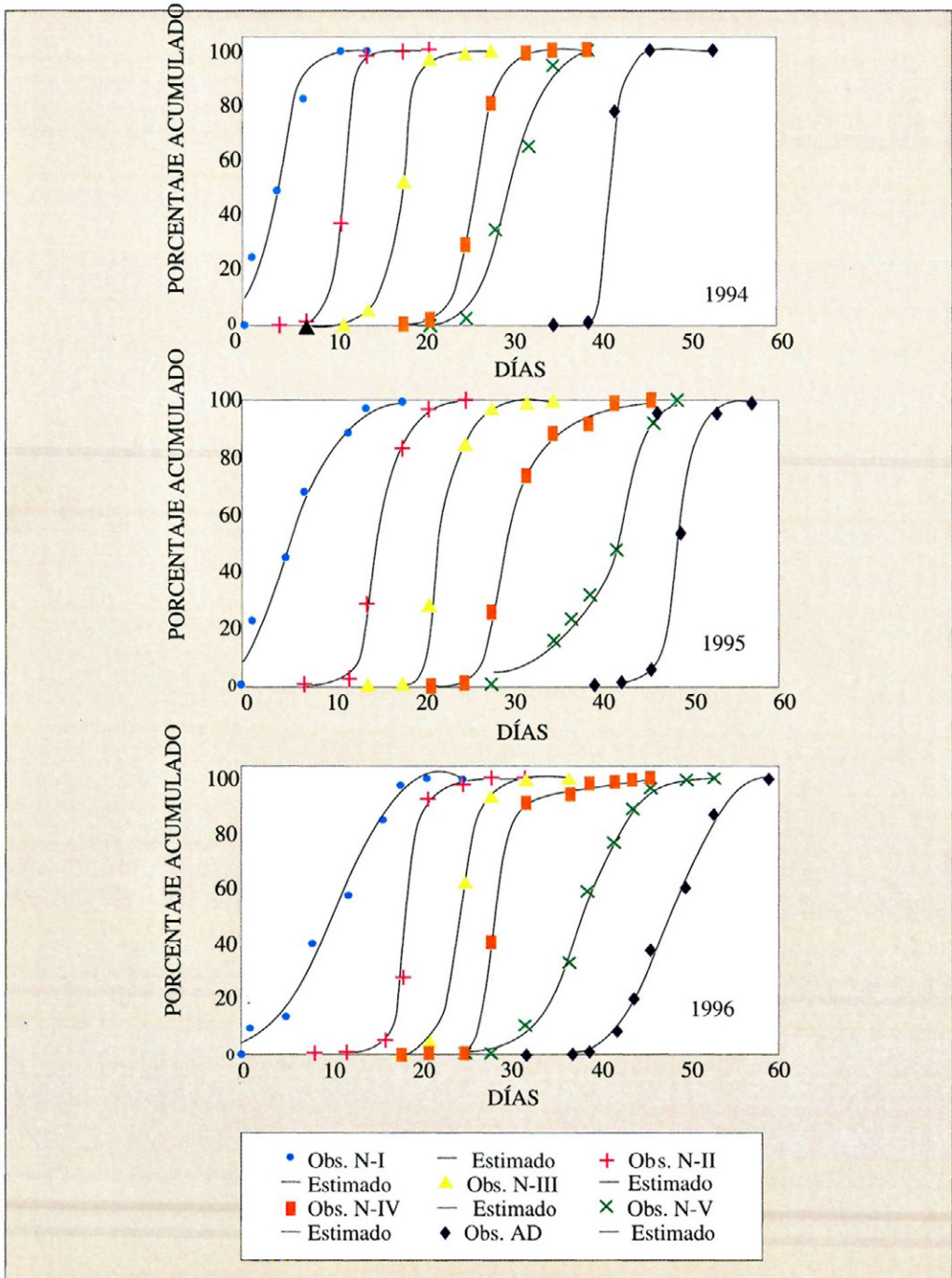


Fig. 4. - Ajuste del desarrollo postembrionario de la langosta marroquí al modelo de Carreño en 1994, 1995 y 1996.

Cuadro 1 - Valores de los parámetros obtenidos del ajuste y significación de los distintos modelos matemáticos para el año 1994

Estadio	FUNCIÓN	COEFICIENTES					G.L.	r ²	des. est.	signif.
		X ₀	K	R	v	μ				
N _I	Verhulst-Pearl	9.846	98.785	0.415	-	-	6	0.9790	6.932	< 0.001
	Gompertz	8.035	103.993	0.244	-	-	6	0.9719	6.433	< 0.001
	Richards	8.165	103.551	0.252	0.056	-	6	0.9818	7.453	< 0.001
	Carreño	9.03	107	0.24	0.016	0.0019	6	0.9818	9.102	< 0.001
N _{II}	Verhulst-Pearl	1.002	99.410	0.699	-	-	5	0.9962	3.756	< 0.001
	Gompertz	0	101.037	0.479	-	-	5	0.9997	1.089	< 0.001
	Richards	0	100.988	0.483	0.013	-	5	0.9997	1.378	< 0.001
	Carreño	0	102	0.48	0.011	0.0005	6	0.9996	1.917	< 0.001
N _{III}	Verhulst-Pearl	1.26 ⁻⁵	99.442	0.709	-	-	6	0.9987	2.080	< 0.001
	Gompertz	0	100.262	0.511	-	-	6	0.9999	0.325	< 0.001
	Richards	0	100.260	0.512	0.004	-	6	0.9999	0.372	< 0.001
	Carreño	0	103	0.518	0.102	0.00103	6	0.9999	0.294	< 0.001
N _{IV}	Verhulst-Pearl	0.5 ⁻⁵	96.259	0.559	-	-	7	0.9949	3.688	< 0.001
	Gompertz	0	98.031	0.372	-	-	7	0.9980	2.323	< 0.001
	Richards	0	98.025	0.373	0.002	-	7	0.9980	2.600	< 0.001
	Carreño	0	97	0.48	0.114	-0.0087	7	0.9991	1.984	< 0.001
N _V	Verhulst-Pearl	7.3 ⁻⁴	121.665	0.280	-	-	6	0.9894	5.079	< 0.001
	Gompertz	0	94.663	0.494	-	-	6	0.9174	14.208	< 0.001
	Richards	0.002	119.291	0.310	1.234	-	6	0.9902	5.638	< 0.001
	Carreño	2.8	27	7.09	50	-0.02	6	0.9969	1.728	< 0.001
A	Verhulst-Pearl	14 ⁻⁶	100.794	0.841	-	-	5	0.9995	1.380	< 0.001
	Gompertz	0	102.393	0.536	-	-	5	0.9990	1.924	< 0.001
	Richards	0	102.946	0.508	2.5 ⁻⁶	-	5	0.9991	2.219	< 0.001
	Carreño	0	100	1.91	2.59	0.029	6	0.9999	0.593	< 0.001

Su estabilidad depende de que μ sea suficientemente pequeño, y cuando se hace cero, este modelo se convierte en el de Richards.

Por otro lado, a pesar de que en la mayoría de los casos el modelo de Carreño es el mejor, su interpretación biológica al igual que en el de Richards es difícil, pues aparte de los parámetros ecológicos reconocidos, K (capacidad de carga del sistema) y r (tasa de crecimiento de la población), los otros dos parámetros, v y μ , tienen un sentido única-

mente matemático. Además, en el modelo de Carreño la tasa de crecimiento tiene valores demasiado altos, comparados con los otros ajustes, para los estadios quinto y adulto en 1994, así como para el tercero y adulto en 1995.

Esta primera aproximación a la modelización del crecimiento de la langosta ha de servir de base para futuros trabajos en campo, para los que previamente en laboratorio se determinen los umbrales térmicos de desa-

Cuadro 2 - Valores de los parámetros obtenidos del ajuste y significación de los distintos modelos matemáticos para el año 1995

Estadio	FUNCIÓN	COEFICIENTES					G.L.	r ²	des. est.	signif.
		X ₀	K	r	v	μ				
N _I	Verhulst-Pearl	10.197	101.929	0.529	-	-	4	0.9741	9.311	< 0.001
	Gompertz	8.122	109.048	0.311	-	-	4	0.9789	8.400	< 0.001
	Richards	8.151	108.955	0.312	0.008	-	5	0.9789	11.892	< 0.001
	Carreño	9.5	105	0.274	0.011	0.002	6	0.9834	11.989	< 0.001
N _{II}	Verhulst-Pearl	1.05*10 ⁻⁵	100.054	1.414	-	-	5	0.9998	0.800	< 0.001
	Gompertz	0	100.137	1.207	-	-	5	0.9998	0.953	< 0.001
	Richards	0	99.896	1.318	0.00079	-	5	0.9998	1.022	< 0.001
	Carreño	0	98	1.47	0.035	-0.00075	6	0.9998	1.42	< 0.001
N _{III}	Verhulst-Pearl	8.9*10 ⁻⁷	100.426	0.910	-	-	6	0.9991	1.776	< 0.001
	Gompertz	0	99.951	0.938	-	-	6	0.9978	2.808	< 0.001
	Richards	0	99.767	0.992	0.0002	-	6	0.9978	3.211	< 0.001
	Carreño	0	92.5	1.66	2.85	-0.0027	6	0.9999	0.4493	< 0.001
N _{IV}	Verhulst-Pearl	1.6*10 ⁻⁷	99.690	0.774	-	-	6	0.9999	0.098	< 0.001
	Gompertz	0	100.362	0.581	-	-	6	0.9997	0.978	< 0.001
	Richards	0	100.362	0.581	0.0004	-	6	0.9997	1.129	< 0.001
	Carreño	0	106.5	0.56	0.004	0.0016	6	0.9997	1.309	< 0.001
N _V	Verhulst-Pearl	2.3*10 ⁻⁴	103.221	0.420	-	-	5	0.9859	6.734	< 0.001
	Gompertz	0	108.074	0.271	-	-	6	0.9844	6.176	< 0.001
	Richards	0	107.706	0.277	0.029	-	5	0.9905	6.783	< 0.001
	Carreño	0	168	0.25	0.006	0.01	6	0.9906	9.502	< 0.001
A	Verhulst-Pearl	14*10 ⁻¹¹	103.969	0.675	-	-	4	0.9524	15.821	< 0.001
	Gompertz	0	104.907	0.546	-	-	4	0.9787	10.596	< 0.001
	Richards	0	100.311	0.953	8.4*10 ⁻¹²	-	5	0.9999	0.575	< 0.001
	Carreño	0	100	5.81	3.58	0.00003	5	1	0.0008	< 0.001

rollo de la misma para precisar en el ajuste a tiempo fisiológico.

Un modelo completo de la dinámica poblacional para saltamontes necesitaría no sólo datos cuantitativos de los factores bióticos y abióticos que afectan a la densidad, sino también consideraciones de la variación regional de los factores clave (CAPINERA & HORTON, 1989).

Hay que precisar que no importa cuán bueno sea un modelo ya que nunca podrá susti-

tuir a los datos de campo. Aunque la mayor precisión en la información biológica disponible permite igualmente una mayor precisión en la predicción (NAILAND & HANRAHAN, 1993).

El conocimiento de la duración exacta de cada estadio en campo es frecuentemente complicado pues las mudas se producen en un periodo dilatado de varios días o semanas, dependiendo de lo sincronizada que se encuentre la población. Por regla general la

Cuadro 3 - Valores de los parámetros obtenidos del ajuste y significación de los distintos modelos matemáticos para el año 1996

Estadio	FUNCIÓN	COEFICIENTES						G.L.	r ²	des. est.	signif.
		X ₀	K	r	v	μ					
N _I	Verhulst-Pearl	4.655	104.011	0.290	-	-	8	0.9903	4.735	< 0.001	
	Gompertz	1.134	110.110	0.178	-	-	8	0.9879	5.282	< 0.001	
	Richards	4.606	104.628	0.272	0.845	-	8	0.9903	5.194	< 0.001	
	Carreño	4.25	110	0.091	0.056	0.079	8	0.9925	5.089	< 0.001	
N _{II}	Verhulst-Pearl	5.1*10 ⁻⁸	99.222	1.135	-	-	7	0.9996	1.124	< 0.001	
	Gompertz	0	99.221	0.924	-	-	7	0.9983	2.347	< 0.001	
	Richards	0	99.115	0.944	0.00021	-	7	0.9981	2.793	< 0.001	
	Carreño	0	89	1.44	1.597	-0.0036	7	0.9998	2.883	< 0.001	
N _{III}	Verhulst-Pearl	1.2*10 ⁻⁷	99.563	0.842	-	-	5	0.9997	1.039	< 0.001	
	Gompertz	0	101.406	0.500	-	-	5	0.9991	1.832	< 0.001	
	Richards	0	101.404	0.501	0.003	-	5	0.9991	2.230	< 0.001	
	Carreño	0	130	0.45	0.007	0.0071	6	0.9997	1.819	< 0.001	
N _{IV}	Verhulst-Pearl	9.1*10 ⁻¹⁰	97.639	0.894	-	-	9	0.9975	2.614	< 0.001	
	Gompertz	0	98.302	0.593	-	-	9	0.9989	1.732	< 0.001	
	Richards	0	98.225	0.602	0.00025	-	9	0.9989	1.868	< 0.001	
	Carreño	0	96	1	0.175	-0.0059	9	0.9997	0.993	< 0.001	
N _V	Verhulst-Pearl	5.9*10 ⁻⁵	100.724	0.372	-	-	9	0.9972	2.507	< 0.001	
	Gompertz	0	104.311	0.245	-	-	9	0.9937	3.780	< 0.001	
	Richards	1.5*10 ⁻²⁹	104.430	0.253	0.149	-	9	0.9945	3.816	< 0.001	
	Carreño	0	122	0.33	0.83	0.0037	9	0.9972	3.353	< 0.001	
A	Verhulst-Pearl	2.4*10 ⁻⁵	110.092	0.314	-	-	8	0.9930	3.757	< 0.001	
	Gompertz	0	131.373	0.161	-	-	8	0.9967	2.600	< 0.001	
	Richards	0	110.841	0.203	0.016	-	9	0.9940	3.986	< 0.001	
	Carreño	0	112	0.136	0.051	0.049	8	0.9962	3.032	< 0.001	

mayoría de los autores señalan un intervalo de tiempo en el que tiene lugar la muda de cada estadio, o bien la fecha en la que se observa la primera muda de un estadio. READ & ASHFORD (1968) elaboran un modelo no logístico para estimar la duración en días del ciclo, (excluyendo el estado de huevo), de otro Gonfocerino (*Chorthippus parallelus*), y establecen la duración de los estadios como el período global en el que aparecen estos. Lo cual es erróneo, pues ni la eclosión ni las

mudas están sincronizadas (ONSAGER & HEWITT, 1982).

DEMPSTER (1957) realiza la estima de la duración de los estadios de cuatro modos diferentes: tiempo transcurrido entre la primera aparición de dos estadios consecutivos, el que transcurre entre la última aparición de cada estadio, tiempo que transcurre entre los picos de máxima aparición de los estadios y tiempo entre los días medios de aparición de los estadios. El problema de estos sistemas



Fig. 5. - Ninfas de *Doclostaurus maroccanus* tomando el sol. (Foto: P. Barranco).



Fig. 6. - Adultos de *Doclostaurus maroccanus*. (Foto: P. Barranco).

de estima, a excepción del tercero (Cuadro 5), es que se basan únicamente en días sin tener en cuenta la tasa de desarrollo de la población.

En este estudio, se ha optado por establecer la duración de cada estadio como el tiempo que transcurre desde que el 50% de la población está en determinado estadio hasta que ese porcentaje alcanza el siguiente (ONSAGER & HEWITT, *op. cit.* y DENNIS & KEMP, 1988). Para ello se han utilizado los ajustes a los modelos matemáticos, despejando la t en cada modelo y haciendo $x = 50\%$. En el caso del modelo de Carreño, no es posible despejar el tiempo, por lo que se ha calculado la duración del estadio mediante interpolación. La duración estimada resultante para cada estadio y la total del desarrollo se recogen en el Cuadro 4. Para cada año la duración total del desarrollo apenas varía de un ajuste a otro, lo que pone de manifiesto la idoneidad de todos los modelos utilizados (CARREÑO, *et al.*, 1997). La duración del crecimiento es semejante en 1995 y 96 y algo más largo en 1994. La variación máxima entre años es de casi ocho días y se produce entre 1994 y 1996. Las causas que ocasionan estas diferencias son las señaladas en el punto anterior.

La duración media de cada estadio es sin embargo muy variable entre años, como se aprecia en el Cuadro 4. Aunque dentro de un mismo año los ajustes proporcionan estimas muy semejantes, a excepción del modelo de Richards que establece duraciones anómalas para los estadios IV y V en 1994, y I en 1996.

En el Cuadro 5 se han recogido los datos ofrecidos por los distintos autores sobre la duración de los estadios ninfales de la langosta marroquí, incluyendo en último lugar los promedios de los obtenidos a partir de los ajustes de nuestros datos. Se puede apreciar que la variabilidad es muy amplia, además se ignora cómo se han calculado en la mayoría de los casos, a excepción de los DEMPSTER (1957), ya mencionado. Y precisamente este autor realiza, en el caso recogido, una estima semejante a la nuestra. De todos los datos expuestos, son lógicamente, los de las zonas europeas los más próximos a los del Cabo de Gata: La Baume (1918), Melis (1934), Jannone (1934) y Dempster (1957).

Es importante señalar, que en los datos tomados de otros autores, los límites del intervalo que indica la duración total del desarrollo embrionario, son producto de la suma de los valores máximos y mínimos para cada estadio. Se considera que este

Cuadro 4. - Duración estimada en días para cada estadio y total del desarrollo postembrionario en *Doclostaurus maroccanus* en condiciones de campo en el sureste de España

Año	Modelo	N-I	N-II	N-III	N-IV	N-V	Total
1994	Verhulst-Pearl	10.18	6.89	7.69	11.54	7.19	43.49
	Gomperz	10.12	6.93	7.84	11.3	7.44	43.63
	Richards	9.94	6.92	7.63	15.23	3.54	43.26
	Carreño	10.4	5.6	8.8	12.4	6.8	44
1995	Verhulst-Pearl	7.29	6.47	8.32	3.96	10.93	36.97
	Gomperz	7.39	6.64	8.15	3.78	11.18	37.14
	Richards	7.46	6.69	8.1	3.82	10.51	36.58
	Carreño	7.5	6.4	8.3	3.8	11.2	37.2
1996	Verhulst-Pearl	8.56	5.55	4.09	10.04	9.71	37.95
	Gomperz	8.81	5.5	4.24	9.91	10.11	38.57
	Richards	6.08	5.53	4.32	10.12	10.03	36.08
	Carreño-	8.1	5.9	3	11.1	9.4	37.5

Cuadro 5. - Duración de los distintos estadios ninfales y total del desarrollo postembrionario en *D. maroccanus* según los distintos autores

Autor	N-I	N-II	N-III	N-IV	N-V	Total
LA BAUME, 1918*	6	5	9	15	10	45
MELIS, 1934*	7-11	5-8	4-5	4-7	7-16	27-47
JANNONE, 1934	10	8	8	8	11	45
ZHDANOV, 1934+	7	5-6	4-6	5	9-13	30-37
TARBINSKI, 1940+	5-8	8-9	7	6	9	35-3+
EVSTROPOV, 1948+	7-9	6-7	5-7	7-9	8-10	33-42
SVIRIDENKO, 1924+	5-8	8-9	7	6	9	35-39
BOUSHOÏEV, 1905+	10	5	8	8	10	41
SÍAZOV, 1912+	5-6	6-7	6-7	6-8	12-14	35-42
PLOTNIKOV, 1917+	5-7	5-7	5-7	5-7	10-14	30-42
POUKHOV, 1925+	5-7	8-9	8-9	8-9	10	39-44
PODOVKINE, 1931+	5-6	5-6	6-7	6-7	7-10	29-36
IVANOV, 1946+	4-6	5-6	5-6	5-6	5-6	24-30
TOKGAÏEV, 1966+	6	5-6	6-12	8	6-8	31-40
SHAMONINE, 1964+	8-10	5	5-7	6-7	3-7	27-36
LATCHININSKY, 1992	6	6-8	7	6-7	8-11	33-39
BODENHEIMER, 1944	8	6	7	6	6	33
DEMPSTER, 1957	6-11	5-8	4-7	5-8	8-10	23-44
	7-10	6-7	4-8	4-12	7-11	37-44

(*) Tomado de PAOLI (1937)

(+) Tomado de LATCHININSKY y LAUNOIS-LUONG (1992).

modo es incorrecto, puesto que en condiciones de campo, si un estadio tiene una duración breve por determinadas causas, el resto no tiene por qué estar sometido a esas cir-

cunstancias. Por eso en nuestro caso ese modo no se cumple, porque se han considerado los valores totales independientemente de los parciales.

ABSTRACT

BARRANCO P., F. PASCUAL y T. CABELLO, 1999: Modelling postembryonary development of *Docioctaurus maroccanus* (Thunberg, 1815). *Bol. San Veg. Plagas*, **25** (2): 241-253

Postembryonary development field data of a population of Moroccan locust from Cabo de Gata (Almería, SE Spain) during 1994, 1995 and 1996 are modelled. Simulation is made by three classic and autonomous logistic models: Verhulst-Pearl, Gompertz and Richards, and one not autonomous: model of Carreño. All adjust had a high significance ($P < 0.01$). In 80% of the cases $r^2 > 0.99$ and never was lower than 0.9. So any of the models chosen is valid to simulate the development of locust in each instar.

The duration of the different instars is calculated by these models, and it is for each one: 7-10, 6-7, 4-8, 4-12 and 7-11 days. The whole postembryonary development is 37-44 days.

Key words: *Docioctaurus maroccanus*, postembryonary development, mathematical models, Almería, Spain.

REFERENCIAS

- BODENHEIMER, F. S., 1944: Studies on the ecology and control of the Moroccan locust (*Docioctaurus maroccanus*) in 'Iraq. I. Results of a mission of the 'Iraq Department of Agriculture to N. 'Iraq in spring 1943. *Bull. Dir. Gen. Agric. Iraq.*, **29**: 121 pp.
- CAPINERA, J. L. & HORTON, D. R., 1989: Geographic variation in effects of weather on grasshopper infestation. *Environ. Entomol.*, **18**(1): 8-14.
- CARREÑO, R., 1996: Modelos logísticos. Aplicaciones a la agronomía. Tesis doctoral. Universidad de Almería. 168 pp.
- CARREÑO, R.; BARRANCO, P.; GÁMEZ, M. y CABELLO, T., 1997a: Modelos logísticos aplicados a la biología de Artrópodos. Resúmenes del I Congreso Internacional sobre «Modelos y métodos matemáticos aplicados a la Biología y Medicina», Alicante, 62-64.
- CARREÑO, R.; GÁMEZ, M.; BARRANCO, P.; BELDA, J. y CABELLO, T., 1997b: Modelos analíticos aplicados a la dinámica de población de especies plagas. Actas de la VI Conferencia Española de Biometría, Córdoba, 291-304.
- DEMPSTER, J. S., 1957: The population dynamics of the moroccan locust (*Docioctaurus maroccanus* Thunberg) in Cyprus. *Anti-Locust Bull.*, London, **27**: 60 pp.
- DENNIS, B., KEMP, W. P., 1988: Further statistical inference methods for a stochastic model of insect phenology. *Environ. Entomol.*, **17**(5): 887-893.
- DENNIS, B.; KEMP, W. P. & BECKWITH, R. C., 1986: Stochastic model of insect phenology: estimation and testing. *Environ. Entomol.*, **15**: 540-546.
- HUDES, E. S. & SHOEMAKER, C. S., 1988: Inferential method for modeling insect phenology and its application to spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.*, **17**(1): 97-108.
- LATCHININSKY, A. V. y LAUNOIS-LUONG, M. H., 1992: *Le Criquet marocain, Docioctaurus maroccanus* (Thunberg, 1815), dans la partie orientale de son aire de distribution. *Étude monographique relative à l'ex-URSS et aux pays proches*. CIRAD-GERDAT-PRIFAS, Montpellier, / VIZR, Saint-Petersbourg, 270 pp.
- MORENO, R., 1994: El papel de la epidemiología en la protección fitosanitaria. *En: R. MORENO (Ed.): Sani-*

- dad vegetal en la horticultura protegida*. Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Sevilla, 263-276.
- NAILAND, P. & HANRAHAN, S. A., 1993: Modelling brown locust, *Locustana pardalina* (Walker), outbreaks in the Karoo. *S. Afr. J. Sci.*, **89**: 420-424.
- ONSAGER, J. A. & HEWITT, G. B., 1982: Rangeland grasshoppers: average longevity rate of mortality among six species in Nature. *Environ. Entomol.*, **11**: 127-133.
- PAOLI, G., 1937: Studi sulle cavallette di foggia (*Dociosaurus maroccanus* Thnb.) e sui loro ofagi (*Ditteri Bombiliidi e Coleotteri Meloidi*) ed acari ectofagi (*Eritreii e Trombidiidi*). *Redia*, **23**: 27-206.
- READ, K. L. Q. & ASHFORD, J. R., 1968: A system of models for the life cycle of a biological organism. *Biometrika*, **55**(1): 211-221.
- STINNER, R. E., GUTIÉRREZ, A. P. & BUTLER, G. D., 1974: An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. *Can. Ent.*, **106**: 519-524.

(Recepción: 9 abril 1999)

(Aceptación: 13 julio 1999)