

EFFECTO DEL CALENTAMIENTO CLIMÁTICO

en algunos sistemas agrícolas

AUTORES



Andrew Paul Gutiérrez

Departamento de Ciencias Ambientales, Política & Gestión
137 Mulford Hall, Universidad de California, Berkeley, CA
carpediem@nature.berkeley.edu
tel.: 1 (510) 642-9186
fax: 510 - 643-5098

**Andrew Paul Gutiérrez,
Luigi Ponti,
C. Ken Ellis y
Thibaud d'Oultremont**

División de Ciencias del Ecosistema
Departamento de Ciencias Ambientales, Política y Administración
Universidad de California, Berkeley, CA, EE.UU. 94707

Palabras CLAVE

Cambio climático, alfalfa, algodón, uva, olivo, malezas invasivas, modelación demográfica, Sistema de Información Geográfico (SIG).

Climate warning, Geographic Information System (GIS), alfalfa, grape, olive, invasive weeds.

Traducido por Fedepalma.
Versión original en inglés disponible en el Centro de Documentación de Fedepalma.

CLIMATE WARMING EFFECTS

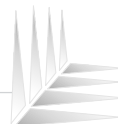
on Some Agricultural Systems



RESUMEN

Las especies de plantas y animales tienen requisitos para su crecimiento, supervivencia y reproducción, que determinan su distribución geográfica, abundancia e interacciones con otras especies. Con el fin de analizar esta complejidad, se precisa el desarrollo de modelos que incluyan los efectos de los factores bióticos y abióticos en la dinámica de las especies. Este es un aspecto de creciente importancia al tener que enfrentar la amenaza del calentamiento global. En este artículo, se utilizan los modelos del sistema tritrófico de la alfalfa, el algodón, la uva, el olivo y la maleza nociva cardo estrellado amarillo, para explorar varios aspectos del calentamiento climático sobre la agricultura en California. Los modelos fisiológicos generales basados en la demografía que se aplican a todas las especies en todos los niveles tróficos, se utilizan para simular los efectos en la dinámica del sistema meteorológico observado y aquellos modelos proyectados de cambio climático. La tecnología del sistema de información geográfica (SIG) se utiliza para cartografiar los efectos previstos a lo largo de variadas zonas ecológicas de California, y el análisis marginal de los modelos de regresión lineal múltiple del resultado de simulación, se utiliza para analizar las interacciones biológicas y el efecto del clima. Los pronósticos de los modelos biológicos en la distribución y abundancia geográficas de las diversas especies examinadas, concuerdan bien con las observaciones en el terreno. Además, los modelos permiten predecir cómo el rango geográfico de las diferentes especies en el sistema, que se presenta anteriormente, puede verse afectado por los cambios climáticos. Entre los resultados se encuentran:

1. Los cultivos anuales pueden desplazarse fácilmente a nuevas áreas a medida que cambia la favorabilidad regional, mientras que el re-establecimiento de especies de ciclo largo (es decir, la uva y el olivo) sería costoso en términos de tiempo y dinero. El rango geográfico de las especies arbóreas que requieren enfriamiento para romper la latencia (vernalización) puede ser limitado en algunas áreas, debido al calentamiento climático, pero el rango podría ampliarse para otras. Por ejemplo, el rango del olivo se reduciría en la parte sur del estado debido a la falta de frío, y se ampliaría en las partes del norte hasta que se encuentre limitado por las bajas temperaturas del invierno. Predicciones similares pueden hacerse para los cultivos de frutas como el pomo y las frutas de hueso.
2. Así mismo, se afectaría la distribución y abundancia de plagas. Por ejemplo, el calentamiento del clima podría permitir la expansión del gusano rosado del algodón, a áreas que anteriormente eran poco hospitalarias para su aparición, en el valle de San Joaquín, y la tasa de daño podría aumentar en toda la zona de cultivo del algodón. Además, podría afectarse la distribución y abundancia de plagas de



importancia económica, como la mosca de los olivos, la mosca mediterránea de las frutas y otras. Igualmente, el predominio de las especies en las redes alimentarias podría cambiar (por ejemplo, en la alfalfa) y el control biológico de especies invasivas podría sufrir un efecto adverso (por ejemplo, el piojo harinoso de la vid en la uva). La distribución y abundancia de las malezas invasivas, como el cardo amarillo estrellado, se verían afectadas y sería difícil predecir su control por su existencia y los nuevos agentes de control biológico, debido a los diferentes efectos del cambio climático en cada especie y en sus interacciones biológicas. 3. Se identificaron deficiencias mayores en nuestra capacidad de predecir los efectos del cambio climático sobre los sistemas biológicos. Por ejemplo, se precisa mejorar y desarrollar los modelos fisiológicos basados en sistemas, de los principales sistemas de cultivo con el fin de poder predecir mejor los efectos del cambio climático en los componentes del sistema. Los modelos podrían utilizarse como una guía en los esfuerzos de control biológico por existencia y por plagas exóticas. Un resultado inesperado fue la necesidad de ampliar los sistemas de compilación de datos meteorológicos, especialmente la compilación de datos de irradiación solar en una rejilla fina, tanto en tiempo como en espacio.

SUMMARY

Species of plants and animals have requirements for growth, survival and reproduction that determine their geographic distribution, abundance, and interactions with other species. To analyze this complexity requires the development of models that include the effects of biotic and abiotic factors on species dynamics. The need for such capacity has increased as we face the threat of global warming. In this paper, tri-trophic system models of alfalfa, cotton, grape, olive and the noxious weed yellow starthistle are used to explore various aspects of climate warming on agriculture in California. General physiologically based demographic models that apply to all species in all trophic levels are used to simulate the effects on system dynamics of observed weather and those projected by climate change models. Geographic Information System (GIS) technology is used to map the predicted effects across the varied ecological zones of California, and marginal analysis of linear multiple regression models of simulation output is used to analyze biological interactions as affected by weather. The predictions of the biological models on the geographic distribution and abundance of the various species examined accords well with field observations. Furthermore, the models predict how the geographic range of the different species in the system listed above would be affected by climate change. Among the findings are: 1. Annual crops can be easily moved to new areas as regional favorableness changes while reestablishment of long-lived species (e.g., grape and olive) would be costly in terms of time and money. The geographic range of tree species requiring chilling to break dormancy (vernalization) may be limited in some areas due to climate warming, but the range may expand in others. For example, the range of olive would contract in the southern part of the state due to lack of chilling, and expand in northern areas until limited by low winter temperatures. Similar predictions could be made for pome and stone fruit crops. 2. Pest distribution and abundance would also be affected. For example, climate warming would allow pink bollworm in cotton to expand its range into formerly inhospitable areas of the San Joaquin Valley, and damage rates would increase throughout cotton's range. The distribution and abundance of economically important pests such as olive fly, the Mediterranean fruit fly and others could be similarly affected. In addition, species dominance in food webs could change (e.g. in alfalfa) and the biological control of invasive species might be adversely affected (e.g. vine mealybug in grape). The distribution and abundance of invasive weeds such as yellow starthistle would also be altered, and its control by extant and new biological control agents would be difficult to predict due to the differential effects of climate change on each species and on their biological interactions. 3. Major deficiencies were identified by our capacity to predict the effects of climate change on biological systems. For example, there is a need to improve existing and develop new physiologically based system models of the major cropping systems so as to better forecast the effects of climate change on system components. The models could be used to guide biological control efforts on extant and new exotic pests. The need to expand weather data gathering systems, especially the collection of solar radiation data on a fine grid in time and space was an unexpected finding.



INTRODUCCIÓN

La mayoría de los organismos, inclusive los humanos, depende de las especies de recursos renovables (por ejemplo, los cultivos, bosque, pesca, etc.), a corto plazo de las condiciones meteorológicas y a largo plazo del clima, que son determinantes de alta importancia en la distribución y abundancia de todas las especies (Andrewartha y Birch, 1954; Walter, 2002). Los efectos potenciales del cambio climático en las especies de recursos renovables fueron examinados por Watson (2002), mientras que otros examinaron los efectos en las plagas médicas y veterinarias transmitidas por vectores (Rogers & Rogers, 2000; Sutherst, 2004) y las enfermedades de las plantas (Coakley *et al.*, 1999). Una serie reciente de artículos de Reddy y Hodges (2001) examinó los efectos potenciales del cambio climático en los sistemas agrícolas.

Este artículo se concentra en las interacciones tritróficas en los cultivos agrícolas y su modificación por los cambios meteorológicos y climáticos.

Las condiciones meteorológicas determinan la dinámica del cultivo entre estaciones, el rendimiento y calidad pero también afecta la dinámica de las plagas y su regulación por parte de los enemigos naturales, regulación que generalmente los humanos pasan por alto (DeBach *et al.*, 1964). No obstante, se desconoce cómo el cambio climático afectará directamente a las especies y el daño que ocasionarán las plagas, ya que la literatura sobre estos temas es escasa. El cambio climático podría restringir la siembra de algunos cultivos en algunas áreas pero el proceso de adaptación podría acelerarse mediante el fitomejoramiento, aunque existen límites si se dejan de lado las promesas de la biotecnología. Las plagas pueden causar molestias, enfermedades, incomodidad o pérdidas económicas a los humanos y pueden presentarse en cualquier grupo taxonómico, (por ejemplo, artrópodos, hongos, plantas, vertebrados), y su distribución y severidad podría presentar un cambio importante con el calentamiento global. En la actualidad, las plagas causan pérdidas anuales superiores a los 137.000 millones de dólares en Estados Unidos (Pimentel *et al.*, 2000) y es probable que las pérdidas en California sean mayores a 25.000 millones anuales. En los tribunales, se considera que las plagas son actos de fuerza mayor, pero la investigación muestra cada vez

más que la severidad de los brotes de las plagas depende de las condiciones meteorológicas y climáticas.

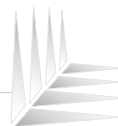
Un análisis de los efectos de los cambios previstos de las condiciones meteorológicas y climáticas en los cultivos, insectos y plagas y sus enemigos naturales, requiere la elaboración de modelos holísticos de la biología y la dinámica de la población de las especies en los sistemas de cultivo y sus interacciones. Los modelos deben explicar cómo las especies responden a las condiciones meteorológicas existentes y esto podría extrapolarse para examinar los efectos potenciales del cambio climático.

SIMULACIÓN DE LOS EFECTOS METEOROLÓGICOS SOBRE LAS ESPECIES

Enfoque de clima envolvente

En los siglos XIX y XX, se utilizaron las series de tiempo de la temperatura semanal o mensual, la precipitación, el déficit de presión de vapor y otras variables para crear gráficos que caracterizaban las zonas climáticas favorables para una especie. Una innovación importante fue la caracterización de la respuesta de la tasa de crecimiento de las especies a las variables abióticas, que incluyen aspectos meteorológicos (Fitzpatrick y Nix, 1968). Por ejemplo, el índice de la tasa de crecimiento normalizado cóncavo (es decir, con giba) de una especie sobre la temperatura, podría predecirse que tendría umbrales superiores e inferiores y un nivel óptimo para el desarrollo. Funciones similares podrían desarrollarse para otras variables abióticas como humedad (es decir, déficit de presión de vapor), pH del suelo y contenido de nutrientes y otros factores. Cualquiera de estos factores por sí solo, podría influir en la distribución y abundancia de las especies (von Liebig, 1840), mientras que los efectos combinados pueden resumirse matemáticamente como el producto de sus efectos (ecuación 1). La favorabilidad global de las condiciones, es decir para el crecimiento de la planta (GI) frente a la temperatura (TI), nitrógeno (NI), agua del suelo (WI) y otros factores por el tiempo t , en un sitio coordinado i, j es el producto de índices individuales, cada uno de los cuales tiene valores entre 0 y 1.

$$0 < GI_{ij}(t) = TI_{ij}(t) \times NI_{ij}(t) \times WI_{ij}(t) \dots < 1 \quad (1)$$



Cualquier factor que descienda a cero, indica que el sitio es desfavorable, pero es obvio que puede haber efectos parciales combinados del déficit de varios factores. Un sitio presenta una mayor marginalidad a medida que Gij(t)'10. El enfoque del índice de crecimiento es una modificación de dos antiguas ideas, es decir, la Ley del Mínimo de von Liebig (1840) y la Ley de Tolerancia de Shelford (1931).

Modelos de índices similares podrían desarrollarse para especies animales, pero es claro que las variables limitantes serían diferentes (White, 1984). Una primera explicación de este enfoque fue el estudio del efecto de las condiciones meteorológicas, en los áfidos, en las pasturas de Australia. (Figura 1, Gutiérrez *et al.*, 1974; Gutiérrez y Yaninek, 1983). Sutherst *et al.* (1991) utilizaron este enfoque para la elaboración del software CLIMEX, de amplio uso a escala comercial.

Davis *et al.* (1998) caracterizaron este enfoque como de "clima envolvente", donde la distribución actual de una especie se cartografía en el espacio climático y postularon que si la posición del espacio climático cambia debido al cambio climático, cambiará, en consecuencia, la distribución de las especies (por ejemplo, Figura 1). Se criticó la tentativa de predecir las respuestas bióticas de las especies al cambio climático en caso de que las interacciones entre las especies se alteren, debido a él. Se señala que las distribuciones actuales pueden ser el resultado de

fuentes y receptáculos, donde las especies parecen prosperar en sitios donde persisten solo porque las personas proceden a su dispersión (por ejemplo, el áfido del caupí en Australia, Gutiérrez *et al.*, 1974). El enfoque de base fisiológica que se resume a continuación, evita la mayoría de estas limitaciones.

Modelos demográficos de base fisiológica (PBDM)

Para entender cómo las condiciones meteorológicas afectan la dinámica de las especies de plantas y animales que interactúan, debemos simular el crecimiento, desarrollo, reproducción y conducta de las diversas especies, resultantes de dichas condiciones y las interacciones entre estas, de una forma general, que permita realizar predicciones independientes del tiempo y lugar (Gutiérrez y Baumgärtner 1984; Gutiérrez, 1992, 1996; Gutiérrez *et al.*, 1975, 1984, 2005). Las premisas básicas de PBDM son que todos los organismos, que incluyen las plantas y los humanos, son consumidores (es decir, depredadores, en un sentido general), y todos tienen los mismos problemas de adquisición y asignación de recursos en orden prioritario frente a la defecación, los costos de conversión, respiración, reproducción y crecimiento (incluidas las reservas). La identificación de estos procesos comunes y la determinación de su incidencia en la dinámica poblacional de las especies, simplifica el problema y permite que los mismos modelos de

respuesta funcional y numérica incorporados en los modelos de dinámica poblacional se utilicen para describir la dinámica de todas las especies en los sistemas de dinámica poblacional tritrófica (Gutiérrez y Baumgärtner, 1984a, b; Gutiérrez *et al.*, 1987; Gutiérrez, 1992, 1996). El éxito de un organismo en la obtención de los recursos se determina por su adaptación conductual y fisiológica y por tanto será más evidente la necesidad de contar con detalles biológicos, al examinar los diferentes sistemas. Recientemente, este modelo básico se amplió a los sistemas económicos (Regev *et al.*, 1998; Gutiérrez y Regev 2005).

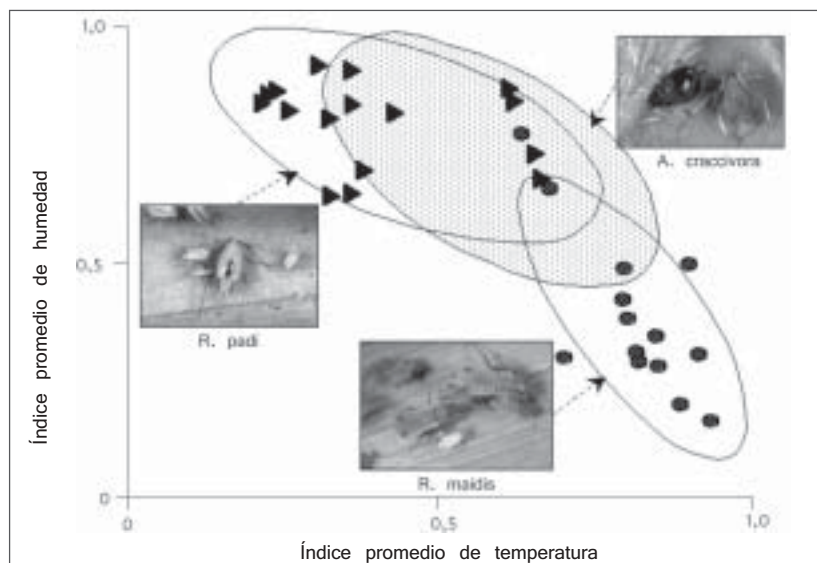


Figura 1. Ajuste normal bi-variable de índices de humedad y temperatura en tres plagas de áfidos exóticos (cf, Gutiérrez *et al.*, 1974).

Utilizamos el modelo de tiempo de maduración distribuida de Vansickle (1977) para simular la demografía de todas las especies, inclusive de las plantas. Aquí se presenta solamente una breve introducción (ver a Gutiérrez 1996, y Gutiérrez *et al.*, 2005 para detalles completos). El uso de un modelo de base fisiológica permite la incorporación de una rica biología, para la simulación de los datos del terreno. La anotación matemática de Di Cola *et al.* (1999, p 523-524) se utiliza aquí para la elaboración de una breve descripción de los sistemas. El modelo demográfico se caracteriza por la suposición que aparece a continuación.

$$v_i(t) = \frac{k}{\text{del}(t)} \Delta a \quad (2)$$

El parámetro k es el número de los intervalos de edad, $\text{del}(t)$ es el tiempo medio esperado de emergencia del modelo de desfase y “ e ” es el cambio en edad. Del (2) se obtiene:

$$\frac{dN_i}{dt} = \frac{k}{\text{del}(t)} [N_{i-1}(t) - N_i(t)] - \mu_i(t) N_i(t) \quad (3)$$

N_i es la densidad en el cohorte de edad i y $-\infty < \mu_i(t) < \infty$ es la mortalidad proporcional neta específica por edad (ganancias – pérdidas). En $\mu_i(t)$ se incorporan las fluctuaciones poblacionales biológicamente ricas. El envejecimiento se presenta a través de las tasas de flujo $r_{i+1}(t)$ de N_{i+1} o N_i , los nacimientos entran en la primera clase etaria de la población y las muertes se presentan en último lugar, en la clase etaria k . De la media del tiempo de desarrollo del y de su varianza V , puede calcularse el número de clases etarias $k = V^2 / V$ para reproducir la distribución observada del tiempo de desarrollo de las cohortes. Si k es pequeña, la varianza del tiempo de desarrollo es grande y *viceversa*. El rango de edad de una clase etaria es $\text{del}(t)/k$, por tanto, el número de individuos (o unidades de masa) en la clase etaria

i es $N_i(t) = \frac{r_i(t)\text{del}(t)}{k}$, y la de la población es

$$\sum_{i=1}^k N_i(t) = \frac{v(t)}{k} \sum_{i=1}^k r_i(t).$$

El tiempo y la edad en el modelo están en unidades de tiempo y temperatura por encima de umbrales específicos (es decir, días grados o desarrollo proporcional).

La estacionalidad es un factor importante en la dinámica de las especies de plantas y animales. Por ejemplo, la habilidad de entrar o romper la latencia durante períodos de temperatura extrema y/o de estrés de humedad y/o debido al estímulo del fotoperíodo puede determinar si una especie sobrevive en una área (Nechols *et al.*, 1999). Las enfermedades de las plantas pueden requerir factores adicionales (por ejemplo, períodos de humedad foliar).

Variables de las condiciones meteorológicas

Las condiciones meteorológicas se utilizan para promover los modelos de enemigos naturales cultivo-plaga. Entre las variables se encontraron la temperatura diaria mínima-máxima, la irradiación solar, la precipitación, la velocidad diaria de los vientos (km d⁻¹) y la humedad relativa. Se utilizaron los datos meteorológicos de 108 sitios en California y de 17 en Arizona para el período de enero 1 de 1995 a 31 de diciembre de 2005, para simular el crecimiento bajo las condiciones existentes (Figura 2). Además, en algunos estudios se utilizaron corridas que aumentaban la temperatura promedio diaria.

Adicionalmente, se utilizaron pronósticos de la temperatura y precipitación de dos modelos climáticos globales altamente sofisticados (PCM y GFDL) para el período de 1950-2100, con el fin de examinar los efectos del calentamiento climático en siete sitios, con un corte transversal a través del centro de California (símbolo O en la Figura 2). Los dos modelos establecen supuestos diferentes sobre el nivel de emisiones de gas de efecto invernadero (es decir, los niveles de CO₂). Estos son los modelos de baja sensibilidad de Clima Paralelo (PCM) (Washington *et al.*, 2000) y el de mediana sensibilidad del Laboratorio Geofísico de Dinámica de Fluidos (GFDL) (Delworth *et al.*, 2005).² Un examen de estos modelos se presenta en Hayhoe *et al.* (2004), Maurer (2005), Maurer y Duffy (2005) y en http://meteora.ucsd.edu/cap/cccc_model.html. Cada modelo climático presenta dos escenarios, pero solo se utilizaron los escenarios que suponen bajos niveles de gases de efecto invernadero (escenarios PCMB1 con un rango de +1.7-3°C y GFDLB1 con un rango de +2.2-4°C).

Se espera una disminución de las precipitaciones anuales en ambos escenarios con una magnitud de reducción de GFDLB1 > PCMB1. Los modelos climáti-

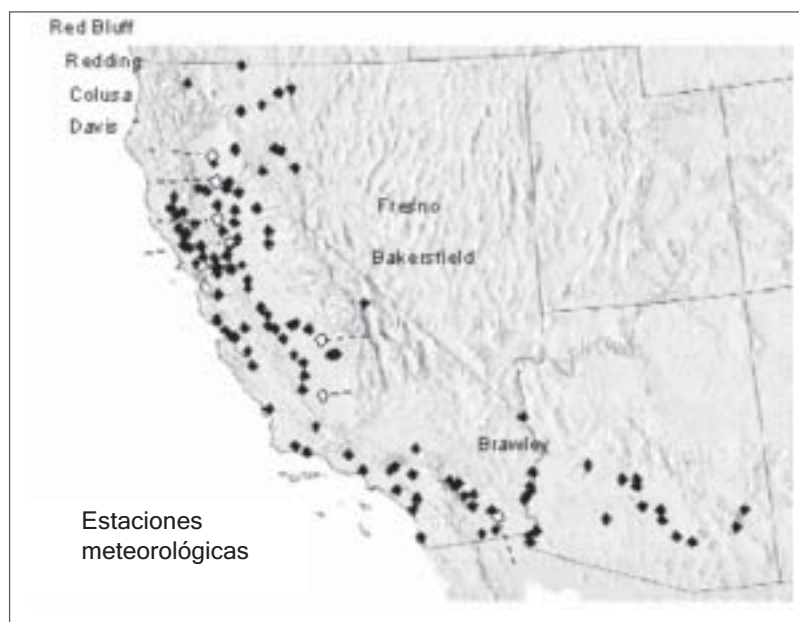
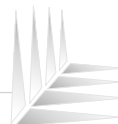


Figura 2. Estaciones meteorológicas (•) con datos completos del clima para el período de 1995–2005. Además, en los análisis se utilizaron siete sitios (i) con modelos de proyecciones climáticas a 150 años (ver el texto para mayores detalles).

cos no predicen la radiación solar, por tanto se utilizaron modelos de regresión lineal de la radiación solar diaria observada sobre la diferencia de las temperaturas diarias mínimas y máximas, en siete sitios.

Los pronósticos del modelo biológico en el amplio y variado paisaje de California, se cartografiaron utilizando el GRASS GIS (sistema de información geográfica). Se utilizaron los modelos lineales múltiples de regresión de los datos de simulación y el análisis marginal de los modelos de regresión para el cálculo del efecto de los diversos factores en la dinámica del sistema.

LOS EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS CULTIVOS Y PLAGAS

Los modelos de sistemas de interacciones de las especies en algunos cultivos de importancia económica (por ejemplo, alfalfa, algodón, uvas, olivos) y el maleza nociva el cardo amarillo estrellado, se utilizaron para el examen de los diferentes aspectos del cambio climático en la dinámica de las especies (Figura 3). Todos los modelos son de construcción modular y permiten correr cualquier combinación de especies, durante cualquier número de años. No obstante, un

análisis completo de cada sistema va más allá del alcance de este estudio, por tanto, los lectores interesados pueden consultar la literatura que se cita para cada sistema.

ALFALFA/PLAGAS DE LA ALFALFA — EFECTOS DEL CLIMA EN EL PREDOMINIO DE LAS ESPECIES

Aunque existen unas 1.500 especies de artrópodos en la alfalfa, solo unas pocas causan daño económico, ya que se cuenta con un buen control natural. La mayoría de las especies interactúan solamente a través de los efectos en el crecimiento y desarrollo de la planta (Gilbert *et al.*, 1976). Desde la introducción de la alfalfa (*Medicago sativa* L) a California,

se han introducido varias especies de plagas exóticas, por accidente (Figura 3 a), que se han controlado con enemigos naturales exóticos (es decir, el control biológico). No obstante, el cambio climático podría cambiar esta situación al alterar las interacciones entre las especies en esta y en otras redes alimentarias. En este caso, utilizamos el sistema de áfidos azules exóticos de la alfalfa y la arveja, como ilustración a la situación que podría presentarse (Figura 4).

Entre las plagas que se introdujeron a la alfalfa (símbolo A), se encuentran el áfido de la arveja (*Acyrtosiphon pisum* (P)) y el áfido azul de la alfalfa (*A. kondoi* (B)). En ausencia de un control natural efectivo, los áfidos colmaron la capacidad de las mariquitas nativas (*C. Coccinellidae*) para su control y causaron daños importantes a la alfalfa, en el oeste de los EE.UU. Dos parasitoides (*Aphidius smithi* (S) y *A. ervi* (E)) y un hongo patógeno de los áfidos, *Pandora neoaphidis* (F) se introdujeron y dieron como resultado un control exitoso. La secuencia de introducciones (las flechas hacia arriba, en la Figura 4) y el predominio de las especies se exploraron utilizando diagramas de conjuntos para los escenarios de inviernos secos y húmedos respectivamente (Screiber y Gutiérrez, 1998).

El parasitoide *A. smithii* es específico para el áfido de la arveja y mientras ambos áfidos sufren el ataque de *E. ervi*, éste prefiere el áfido de la arveja. Además, el áfido de la arveja es 10 veces más susceptible a los

problemas micóticos que el áfido azul (Pickering y Gutiérrez, 1991), por tanto durante el invierno normalmente húmedo de California del Norte, el patógeno causa una alta mortalidad al áfido de la arveja, pero

durante los períodos calientes y secos, el impacto del patógeno disminuye y el áfido de la arveja tiene una ventaja competitiva sobre el áfido azul. Así, durante el invierno seco, se presentaría un predominio del áfido de la arveja y *A. smithii* (es decir, los símbolos oscuros de mayor tamaño), pero durante los inviernos húmedos, predominarían los áfidos azules y *A. ervi*. El áfido de la arveja tiene un mayor umbral térmico que el áfido azul y si California presenta una reducción de la precipitación (como lo pronostica el modelo climático), entonces es más probable que se presente una mayor abundancia del áfido de la arveja, que la actual.

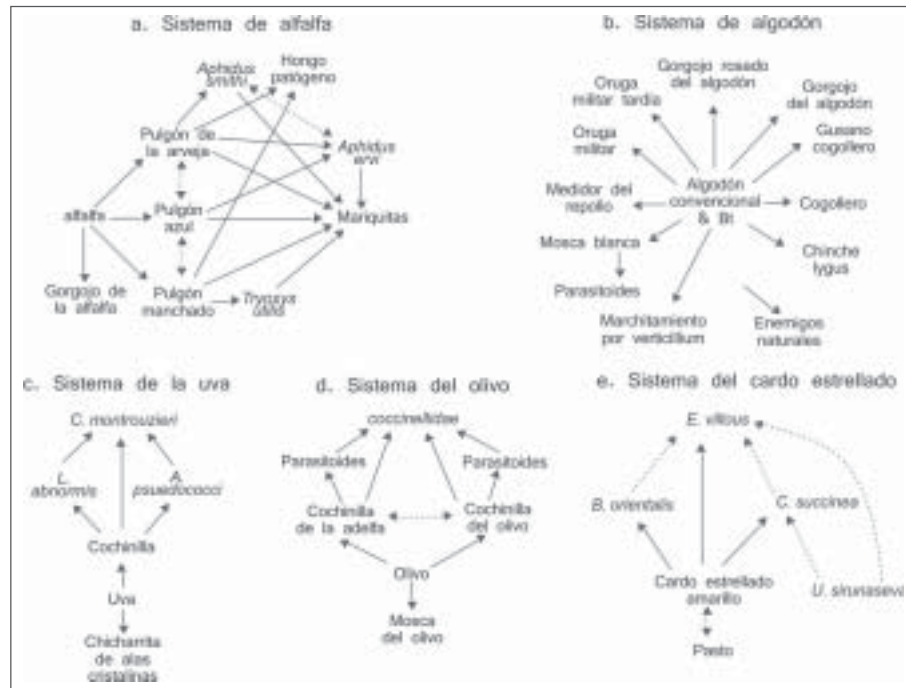


Figura 3. Redes de alimentos del sistema agrícola que se utilizan para analizar los efectos del calentamiento climático.

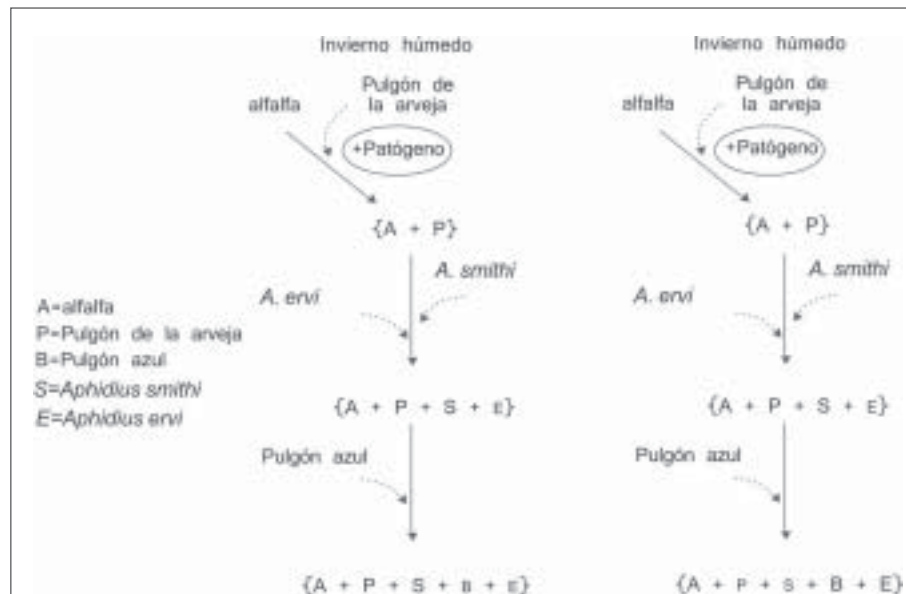
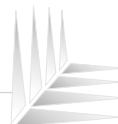


Figura 4. Diagramas de conjunto (secuencia de introducción) para la arveja y los áfidos azules y sus enemigos naturales en la alfalfa de California y el predominio posterior de las diferentes especies bajo inviernos secos y húmedos (ver el texto para la explicación).

El punto importante y muy general es que el cambio climático alterará el equilibrio entre las especies no solamente en esta situación, sino en muchas otras redes alimentarias agrícolas y naturales, situación que conduciría a muchas otras nuevas redes alimentarias y/o nuevas distribuciones geográficas. Algunos de los resultados podrían ser dañinos para el bienestar humano en la medida en que los recursos naturales están amenazados directamente por los cambios climáticos y por un mayor daño de las plagas.



GUSANO ROSADO DEL ALGODÓN — AMPLIACIÓN DEL RANGO GEOGRÁFICO DE LA PLAGA DEBIDO AL CALENTAMIENTO CLIMÁTICO

El algodón se siembra como cultivo anual en California, principalmente en la parte sur y central del Great Valley (es decir, el valle de San Joaquín) y en los valles desérticos del sur de California (Figura 2). Varias especies de plagas atacan al algodón (Figura 3b), pero de estas, el gusano rosado del algodón (*Pectinophora gossypiella*, PBW) es una plaga de importancia. El rango geográfico del gusano rosado se limita a los valles desérticos del sur de California (es decir, los valles imperiales y de Coachella), a lo largo del río Colorado y en la parte central y sur de Arizona. Cada año, el viento transporta los migrantes del final del verano, hacia el sur del valle de San Joaquín, pero el establecimiento de PBW debería evitarse con las heladas del invierno (Gutiérrez *et al.*, 1977; Gutiérrez *et al.*, en prensa).

Venette *et al.* (2000) utilizaron el software CLIMEX del índice de crecimiento (Sutherst *et al.* 1991) para

examinar el rango geográfico potencial de PBW en el sureste de Estados Unidos. Concluyeron que las condiciones meteorológicas no impedían su establecimiento en la mayor parte de la región y que las medidas de cuarentena impidieron su expansión a otras áreas. El modelo del gusano rosado del algodón se utilizó para simular la distribución del PBW en Arizona y California, utilizando datos meteorológicos diarios observados (Gutiérrez *et al.*, en prensa). Además, se simularon cuatro escenarios climáticos que presentaron un aumento observado en la temperatura diaria promedio de 1.0°, 1.5°, 2.0° y 2.5°C, pero solamente se presentaron los escenarios de los aumentos de 1.5 y 2.5°C (Figura 5). Durante 1995, se asumió la misma densidad inicial de las plagas en todos los sitios pero posteriormente se utilizaron las cifras simuladas de las larvas en letargo que sobrevivieron al invierno, en cada sitio, como condiciones iniciales para la plaga en la siguiente estación. La supervivencia promedio en el invierno y los días promedio cumulativos de las larvas, se utilizaron como medición de la persistencia local.

El pronóstico de la distribución geográfica del gusano rosado del algodón, utilizando las condiciones meteorológicas observadas, concuerda con las observaciones actuales en el terreno (+0°C, Figura

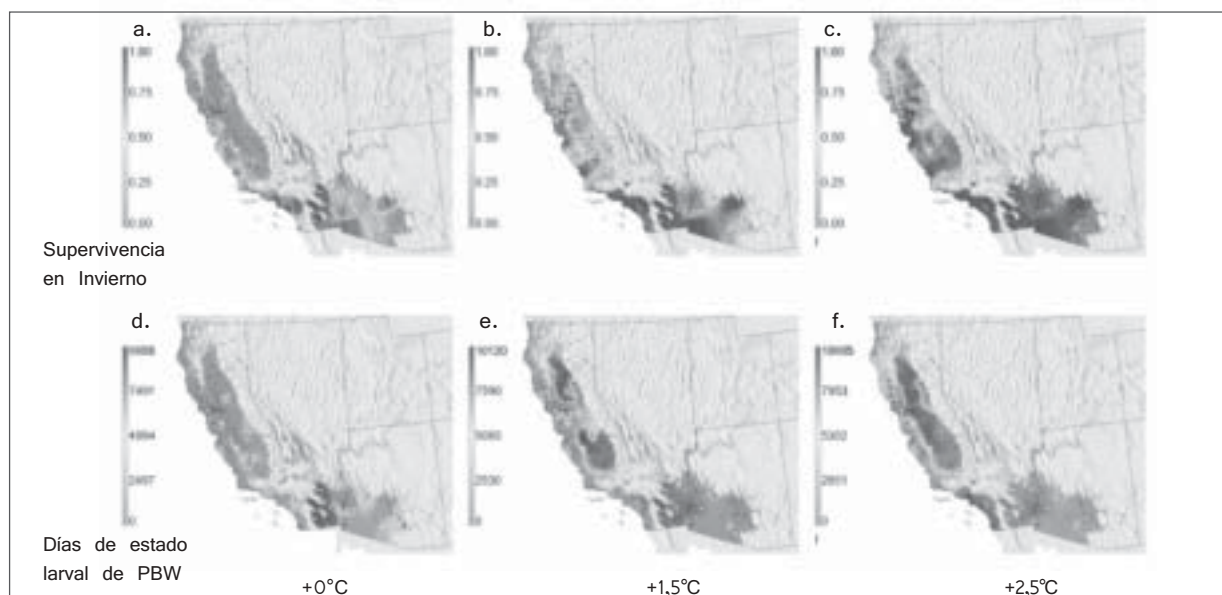


Figura 5. Gusano rosado del algodón: Pronóstico de áreas favorables por debajo de los 1000m de altura. Los efectos de la supervivencia invernal en la diapausa de la larva (a–c) y densidad total promedio estacional de larvas PBW (período larval, d, e) bajo el clima actual (a, d) y con 1.5°C (b, e) y 2.5°C (c, f) de aumento en la temperatura diaria respectivamente (Gutiérrez *et al.*, en prensa). Observe que las columnas presentan los aumentos promedios en la temperatura y las filas, las variables de simulación.

5a, d). No obstante, el aumento en las temperaturas diarias promedio, $+1.5^{\circ}\text{C}$ y $+2.5^{\circ}\text{C}$, aumenta la supervivencia en el invierno de las larvas en letargo (Figura 5b, c) en el sur de California y en Arizona y en el Gran Valle Central. Una mejor supervivencia en el invierno permite la expansión de la plaga hacia el norte y el desarrollo de poblaciones importantes en el verano (Figura 5e, f). Además, es probable que el calentamiento climático aumente el rango geográfico de otras especies limitadas por las heladas (por ejemplo, la mosca de las frutas del mediterráneo).

SISTEMA DE ENEMIGOS NATURALES DEL PIOJO HARINOSO DE LA UVA/VID — DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ABUNDANCIA RELATIVA

En California se siembra ampliamente la vid europea (*Vitis vinifera*) y el control biológico de las plagas depende de las especies y de las condiciones meteorológicas. El cambio climático afectaría no solo el rendimiento de la uva sino también la calidad del vino. Una reciente plaga que invadió a las uvas, el piojo harinoso de la vid (VMB, *Planococcus ficus*), se ha difundido en la mayor parte de California. En la actualidad, se están realizando grandes esfuerzos de control biológico para su control, pero hasta la fecha el éxito ha sido esquivo. Entre los enemigos naturales introducidos se encuentran el depredador coccinélido *Cryptolaemus montrouzieri* (CM) y dos parasitoides (*Anagyrus pseudococci* (Ap) y *Leptomastidae abnormis* (La)

(Hymenoptera: Encyrtidae); todos estos se introdujeron a California para el control de diversas especies de piojos harinosos (Bartlett 1974; Noyes & Hyat 1994; Daane *et al.* 2003) (Figura 3c). El control del VMB es complejo debido al refugio espacial de las especies bajo la corteza y en la zona radicular que protege una gran parte de la población del ataque de los enemigos naturales (Gutiérrez *et al.*, presentado).

Un modelo del piojo harinoso de la uva se utilizó para el examen de la eficacia de los esfuerzos en curso para el control biológico y para determinar los efectos de las condiciones meteorológicas observadas y de los escenarios proyectados de calentamiento climático, sobre la distribución y abundancia de las especies en interacción (Figura 6).

Los resultados se presentan como un conteo diario acumulativo de cada especie durante la estación (es

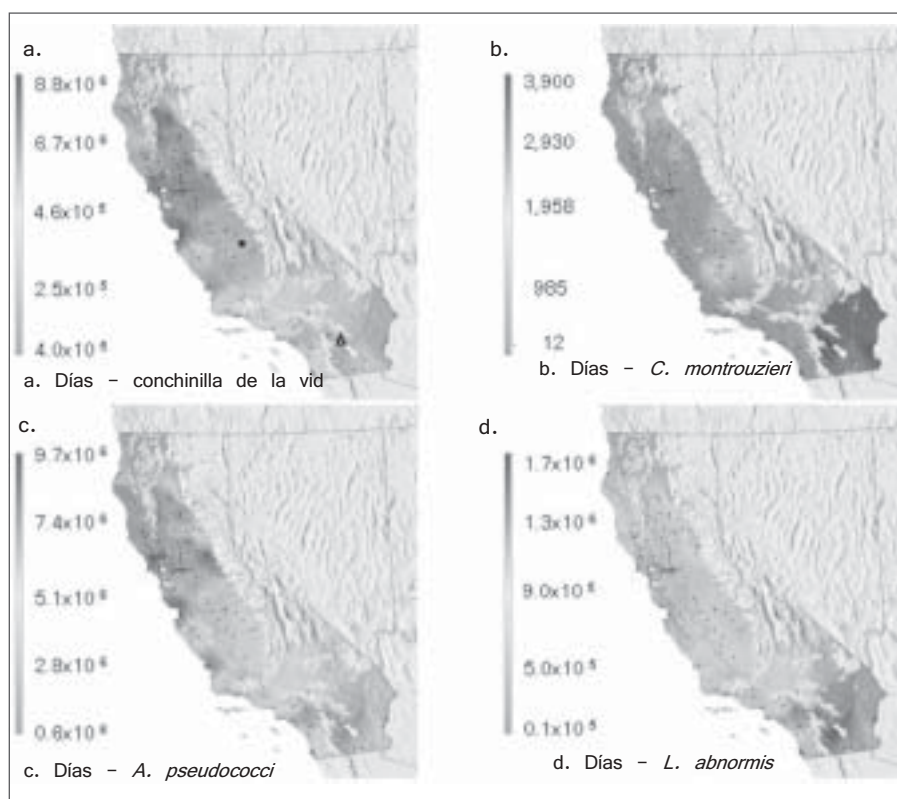
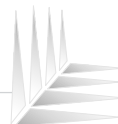


Figura 6. Pronóstico de áreas favorables por debajo de 750m de altura para (a.) el piojo harinoso de la vid, (b.) el depredador de coccinélidos *Cryptolaemus montrouzieri*, (c) los parasitoides *Anagyrus pseudococci* y (d) *Leptomastidae abnormis*. Partier en la zona del valle central se indica por el símbolo (I%) y Mecca en la parte sur de California por (") (de Gutiérrez, Daane *et al.*, presentado).



decir, especies día). Estos resultados que utilizan las condiciones meteorológicas observadas se comparan con dos escenarios de calentamiento climático, con un aumento diario de la temperatura de 2° y 3° C (Figura 7).

La información del clima observado permitió obtener una indicación de la distribución promedio y abundancia del piojo harinoso (Figura 6a) y de sus enemigos naturales que se encuentran en parches en las diferentes regiones de cultivo de la uva, en California. El depredador más abundante es *C. montrouzieri* en la parte sur y a lo largo de las zonas costeras de California central (6b). La distribución del parasitoide *A. psuedococci* es bastante similar a la del piojo harinoso (Figura 6a vs. 6c), mientras que el parasitoide *L. abnormis* es más abundante en las regiones desérticas más calientes del sur de (6d) donde el cultivo de la uva es disperso. La abundancia estimada del piojo harinoso concuerda bien con los estudios en Parlier (İ%) en la parte media del valle central y en Mecca (İ) en el sur de California (Daane *et al.*, 2003).

Además, el modelo explica que los enemigos naturales son efectivos porque el refugio espacial del piojo harinoso permite que más del 50% de los individuos escapen del ataque. El modelo sugiere que el control biológico del piojo harinoso puede lograrse con la

lista actual de enemigos naturales, solamente si el tamaño del refugio se reduce y/o si se introducen nuevos enemigos naturales para que ataquen a la plaga en su refugio.

Si el control biológico del piojo harinoso se puede implementar, el cambio climático podría afectar no solo el rendimiento de la uva (y la calidad) sino también las densidades del piojo harinoso y (otras plagas) en toda la zona de producción. El modelo permite pronosticar que con un aumento en la temperatura diaria promedio de 2°C y 4°C, no cambiaría la distribución geográfica del piojo harinoso en toda California, pero las áreas favorables se desplazarían hacia el norte y los niveles de la población permanecerían económicos en todas partes (figuras 7a vs. 7b, c). Este resultado se debe no solamente al efecto del aumento en la temperatura sobre el piojo harinoso, sino también a su efecto en otras especies y sus interacciones.

OLIVO – FENOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN

El olivo (*Olea europaea*) es una planta tolerante a la sequía de ciclo largo cuya distribución geográfica está limitada principalmente por la temperatura. La mosca del olivo (*Bactrocera oleae* (Gmelin)) es una plaga común en la región mediterránea y recientemente se introdujo de forma accidental a California (Figura 3d).

Como la mayoría de los árboles frutales de clima templado (por ejemplo, el pome y el fruto de hueso), el olivo requiere de enfriamiento (es decir, 450 horas de frío por debajo de 7.3 °C para romper la latencia) (vernalización) a fin de estimular la inducción de la yema del fruto, y adicionalmente requiere de 500 días grados (dd) por encima del umbral para alcanzar la floración (Hartmann y Opitz, 1980). El olivo crece vegetativamente y produce rendimientos escasos en las regiones tropicales debido a la falta de frío. Entre los enfoques que se utilizan para pronosticar

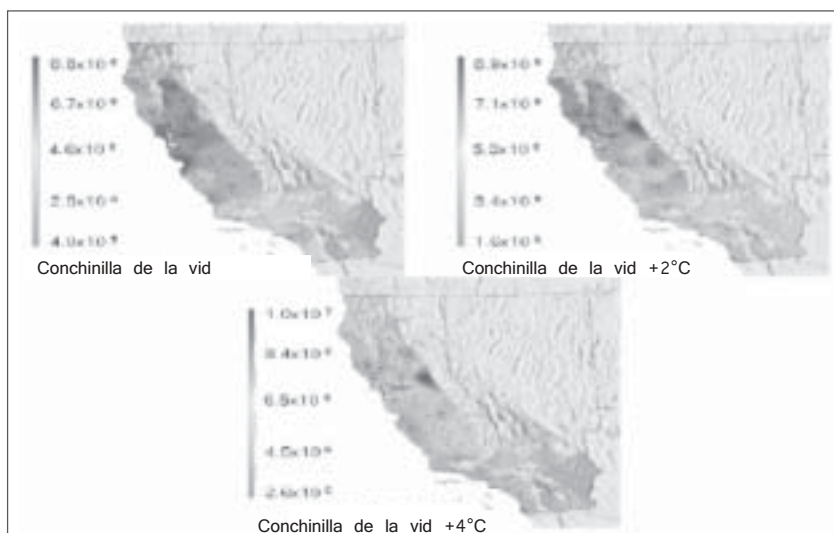


Figura 7. Pronóstico de áreas favorables para el piojo harinoso de la vid (días de piojo harinoso), en presencia de enemigos naturales por debajo de 750m de altura y utilizando: (a) clima observado y con aumentos de (b.) 2°C y (c.) 4°C en la temperatura promedio diaria.

las necesidades de frío para romper la latencia y lograr su floración, se encuentran las redes neurales artificiales (Mancuso *et al.*, 2002) y el veraneo térmico (DeMelo-Abreu *et al.*, 2004; ecuación 1, página 119). El olivo también puede estar limitado por una baja temperatura en invierno.

Denney *et al.* (1985) propusieron un modelo de índice de daño (la ecuación 4 de la página 230) para la evaluación de los efectos de temperaturas bajas y altas durante los períodos críticos, sobre el daño en el olivo (ver también Dalla Marta *et al.*, 2004).

$$I_d = f_{SD} + 2 f_k + 0,5 f_{SF} + 0,25 f_{HD} \quad (4)$$

Las ponderaciones representan la severidad de los diversos efectos.

f_{SD} es el número de días con temperaturas $\leq -8.3^\circ\text{C}$ (es decir, daño por luz).

f_k son los días con temperaturas $\leq -12.2^\circ\text{C}$ (daño por frío)

f_{SF} son los días con $\leq 0^\circ\text{C}$ después del inicio de temperaturas máximas de $\geq 21^\circ\text{C}$.

f_{HD} son los días con temperaturas de $\geq 37.8^\circ\text{C}$ durante el período de floración.

Los subíndices representan los efectos en todo el árbol (f_{SD} y f_k) o en la supervivencia de las flores (f_{SF} y f_H). Este modelo es un componente importante para el pronóstico de la distribución geográfica potencial del olivo.

El uso de las condiciones meteorológicas observadas para 1995-2005, la fecha promedio de floración (día juliano 80-180; Figura 8a; rango 80-180), a una altura por debajo de 750 m, presenta una amplia variación en las diferentes regiones de California. Durante algunos años, los problemas de latencia llevaron a un fracaso en la floración en áreas del sur de California, mientras que las fuertes heladas pueden limitar la siembra de olivo en las regiones del extremo norte (ver más adelante). Una falta de "frío" y/o de temperaturas altas durante la floración, fue un factor de predicción del bajo rendimiento de la olivo en algunas áreas (diagrama 8b; rango 1.582-24.857 g árbol⁻¹). En general, el pronóstico de la distribución del olivo concuerda bien con la distribución observada (es decir, áreas de fechas de floración de rango medio

y altos rendimientos del olivo (Figura 8a vs. 8b). El rango geográfico pronosticado de la mosca del olivo es bastante amplio con su mayor infestación (días larvales) pronosticada en las regiones costeras cercanas de California central (8c, rango $2.9 \times 10^5 - 7.6 \times 10^6$), áreas que son altamente favorables para la producción de olivo. Las áreas que se consideran como más favorables para la mosca del olivo son las de clima suave cercanas a la costa, mientras que las zonas menos apropiadas son las del sur de California. No obstante, la mosca del olivo tiene importancia económica en todo su rango.

El aumento en las temperaturas diarias en 2°C produce una floración más temprana, más uniforme a través de toda California con un rango que disminuye en unos 6-13 días (día 74 -167; Figura 8d). Si no se presenta la mosca del olivo, los rendimientos del cultivo (rango 3,207-37,257 g árbol⁻¹), presentaron una disminución de aproximadamente 40% en áreas anteriormente productivas (Figura 8b vs. 8d). El rango de días/larva de la mosca del olivo se redujo en 10% tanto en niveles altos como bajos, pero la distribución geográfica presentó muy pocos cambios con las infestaciones más altas en las regiones costeras cercanas de California central (8f, rango $0.26 \times 10^5 - 6.8 \times 10^6$). Los rendimientos son muy bajos cuando no hay control de la mosca del olivo (no se presentan).

El aumento en la temperatura diaria de 4°C lleva a que las fechas de floración se presenten antes del día 100 en la mayoría de las áreas (Figura 8g, rango 73-160). Si no se presenta infestación por la mosca del olivo, los rendimientos fueron mayores en la zona costera cercana, al norte del piedemonte de la sierra nevada y en el valle de Coachella al sur de California (Figura 8b). Generalmente, los rendimientos fueron 50-60% menores dentro del rango normalmente favorable (Figura 8b vs 8h; rango 2,217 – 30,074 g árbol⁻¹). La mosca del olivo tiene efectos económicos en todas las áreas pero la infestación medida por los días larvales se redujo en 30% en algunas áreas; en la mayoría de las áreas presentó un aumento (diagrama 8c, f vs. 8i; rango $4.4 \times 10^5 - 4.1 \times 10^6$).

A pesar de los cambios en la densidad, la distribución geográfica no presentó cambios y en todas partes la mosca del olivo tenía efectos económicos.

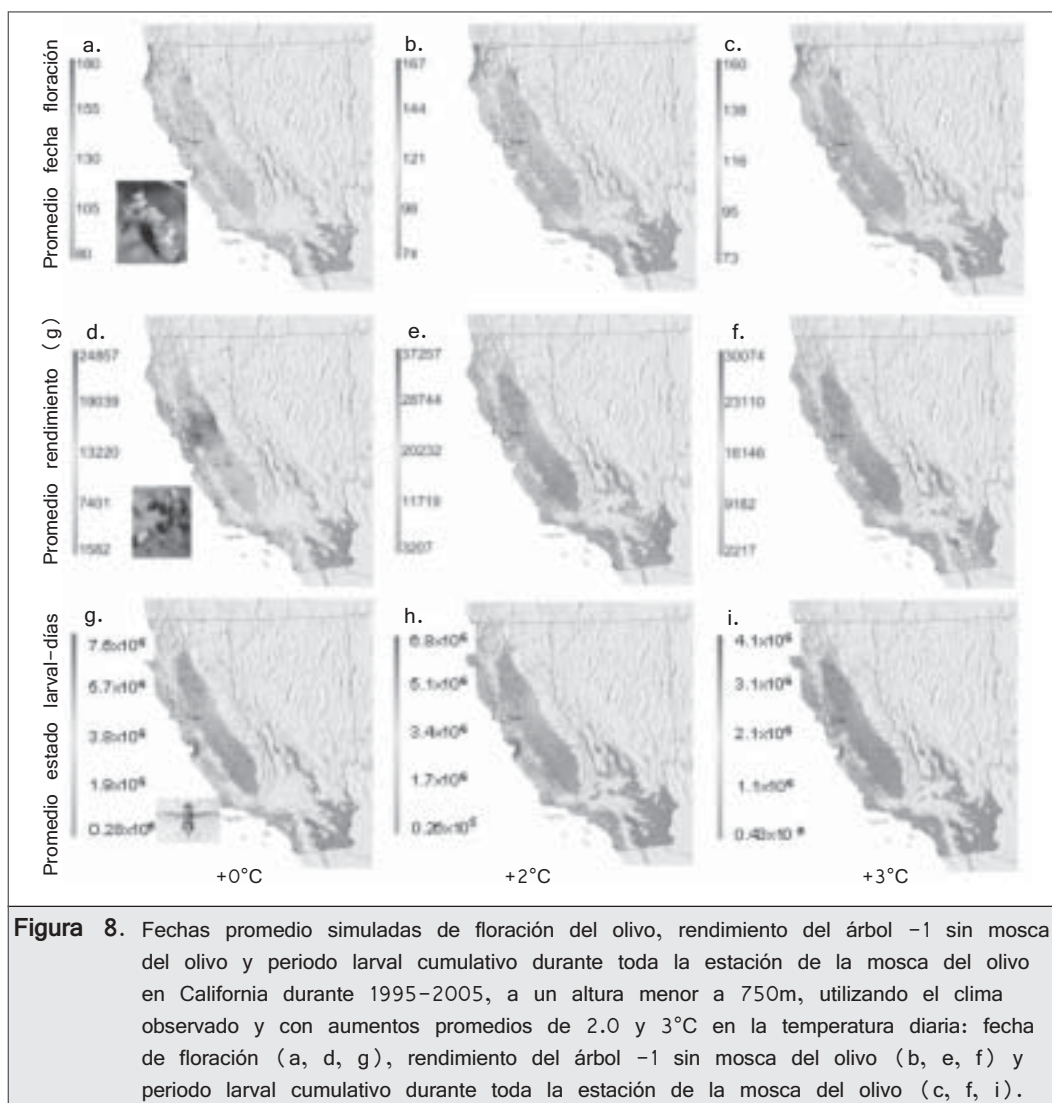
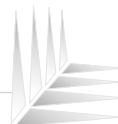


Figura 8. Fechas promedio simuladas de floración del olivo, rendimiento del árbol -1 sin mosca del olivo y periodo larval cumulativo durante toda la estación de la mosca del olivo en California durante 1995–2005, a un altura menor a 750m, utilizando el clima observado y con aumentos promedios de 2.0 y 3°C en la temperatura diaria: fecha de floración (a, d, g), rendimiento del árbol -1 sin mosca del olivo (b, e, f) y periodo larval cumulativo durante toda la estación de la mosca del olivo (c, f, i).

Análisis multivariado de simulaciones en el olivo

Los mapas SIG de las fechas de floración y de rendimiento a lo largo de las regiones, brindan información visual valiosa, pero se precisa un análisis adicional de los datos para examinar el impacto relativo de los diferentes factores. El análisis de regresión lineal múltiple se mantuvo sencillo; por tanto, no se examinaron interacciones porque no podían establecerse vínculos *a priori*. En el modelo solo se conservaron las variables independientes que tenían valores *t* significativos.

Las fechas de floración se redujeron con una mayor medición de la temperatura (días grados durante la estación (por encima del umbral ($dd > 7,3^\circ\text{C}$) y por debajo ($ddb < 7,3^\circ\text{C}$)), y el incremento en las

temperaturas diarias (es decir Δ) en nuestro escenarios de calentamiento climático. La fecha de floración aumentó con el índice de daño cumulativo (Id , eqn 4) que refleja principalmente los efectos de las temperaturas frías y la precipitación cumulativa estacional (mm). Las variables ddb y Id contribuyen al cumplimiento de los requisitos de vernalización mencionados anteriormente y dadas estas condiciones, Δ simplemente acorta el tiempo desde la vernalización hasta la floración.

$$\begin{aligned} \text{día de floración} = & 112,4 - 0,008dd + 3,46 I_d \\ & - 0,081ddb + 0,032mm - 3,67\Delta \\ R^2 = & 0,51, \quad F = 0879,9, \quad df = 4.319 \end{aligned} \quad (5)$$

El rendimiento se vio afectado de forma negativa por los efectos remanentes de I_d y por los mayores costos de respiración con el aumento de Δ . El rendimiento del olivo aumentó con dd y ddb , la fecha de floración (BD) y la precipitación total por estación (mm).

$$\begin{aligned} \text{Rendimiento(g)} = & 21.824,0 + 38,31dd \\ & + 136,25BD - 372, I_d + 19,30ddb \\ & + 1,42mm - 548,16\Delta \end{aligned} \quad (6)$$

$$R^2 = 0,32, \quad F = 341,9, \quad df = 4319$$

Cambios meteorológicos y climáticos proyectados

En Davis, CA, se examinan algunos de los pronósticos para el olivo y la mosca del olivo, utilizando las condiciones meteorológicas proyectadas del modelo climático GFDLB1 de sensibilidad intermedia (rango de temperatura de 2.2 a 4.0 °C, Figura 9).

La acumulación grado día (dd) aumentó aproximadamente en 0.29 $dd\ y^{-1}$ y con una variabilidad creciente desde un valor promedio inicial de 2100 dd (Figura 9a). La frecuencia de las heladas de primavera disminuyó (9b), y la fecha promedio se redujo del valor inicial de 128.26 a una tasa de 0,13 días y^{-1} (9c). En ausencia de la mosca del olivo, se encontró una reducción prevista del rendimiento de 31,5 $g\ planta^{-1}$ debido a un aumento de la temperatura relacionada con la respiración de la planta (9d), mientras que el número de frutos disminuyó 108,7 y^{-1} . Se presentó una reducción en los días larvales de la mosca del olivo debido a la reducción en los números de frutos y a un aumento desfavorable en las altas temperaturas, cercano al umbral superior de la mosca (Figura 9).

Cuando se presentaron infestaciones no controladas de la mosca del olivo, los rendimientos simulados fueron bajos durante los primeros 120 años de simulación (<10% del potencial) pero posteriormente aumentó, aunque más adelante disminuyó debido a efectos adversos de las altas temperaturas en las tasas vitales de la mosca del olivo (los resultados no se ilustran).

En resumen, el modelo predice que el aumento de la temperatura en el invierno aumenta la frecuencia de la falla en la floración del olivo, en las regiones más al sur, mientras que las bajas temperaturas que matan

a los árboles son un problema en las regiones más al norte. En áreas donde se presenta la floración, el tiempo a la floración y el rendimiento se reducirán con un aumento en la temperatura. Se establece como pronóstico que las altas temperaturas mejorarán levemente la infestación de la mosca del olivo pero la plaga seguirá siendo un problema económico en todo el rango de cultivo del olivo en California.

EL CARDO AMARILLO — EFECTOS DEL CLIMA EN EL CONTROL BIOLÓGICO

Muchas plantas exóticas se han convertido en malezas importantes, en todo el mundo, en los sistemas acuáticos y terrestres. Una de estas malezas es el nocivo cardo amarillo (*Centaurea solstitialis*, YST). Esta maleza ha invadido las praderas de la parte occidental de Estados Unidos y ha reducido la calidad y cantidad del forraje, causa daños en el ganado y se ha convertido en una verdadera molestia en las zonas recreativas. Se han introducido para su control, varios enemigos naturales que atacan la espiga de semillas (capitula): dos gorgojos (*Bangasternus orientalis* (Bo) y *Etenopus villosus* (v) (Coleoptera: Curculionidae)) y dos moscas aladas (*Urophora sirunaseva* (Us) y *Chaetorellia succinea* (Cs) (Diptera: thephritidae)) (figuras 2e, 10a). Las flechas continuas indican la dirección del flujo de energía, mientras que las discontinuas indican el vector en caso de múltiples vectores que atacan la capitula. Además, se presenta competencia de las gramíneas anuales mediterráneas y ésta puede ser importante (Gutiérrez *et al.*, 2005).

La dinámica del cardo se simuló de 1995-2005 para ver la evolución del sistema en la condiciones de California. El primer año, se asumió una densidad inicial del banco de semillas en el suelo de 1.500 m^{-2} , en todos los sitios, pero posteriormente se simuló la producción local de semilla y la supervivencia entre estaciones fue la fuente de inóculo para la estación (Gutiérrez *et al.*, 2005). La semilla producida durante un año puede permanecer en latencia durante varios años, incluso durante años con abundante precipitación (Gutiérrez *et al.*, 2005). El patrón de germinación de las plántulas de cardo estrellado está determinado principalmente por la precipitación, la densidad de la semilla en el suelo y la temperatura por encima del umbral térmico de la planta (Figura 10b; por ej. 1983

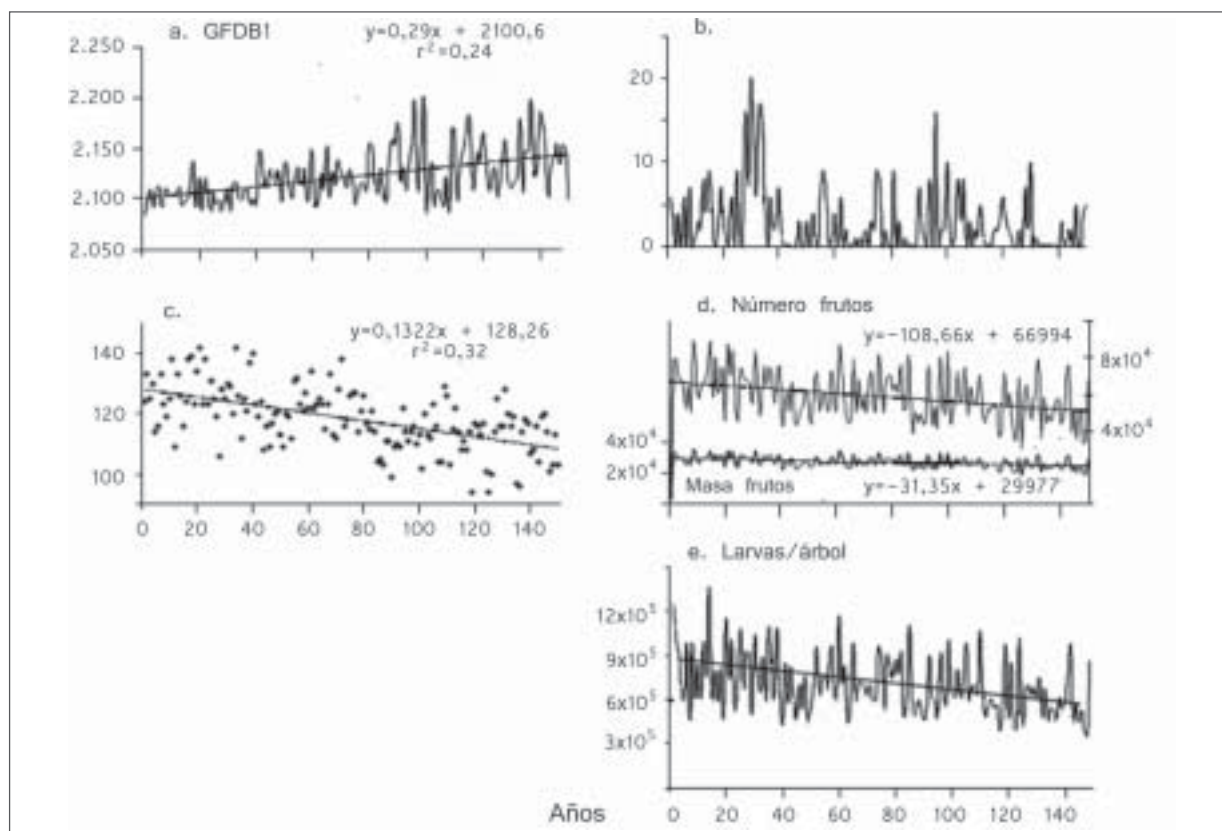
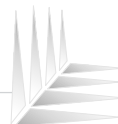


Figura 9. Simulaciones del olivo utilizando datos proyectados meteorológicos de 150 años de GFDLb1 para Davis, CA: (a) longitud de la estación en días grados, (b) número de días de heladas en primavera, (c) día de floración del olivo, (d) número de frutos del olivo y masa del árbol-1 en ausencia de infestación de mosca del olivo y (f.) acumulado de larva de la mosca del olivo por árbol $y-1$.

vs 1990 en Davis, CA). Es preciso observar que normalmente la densidad de las plántulas se reduce después de la germinación debido a la competencia intraespecífica por la luz y el agua. Las tasas diarias de supervivencia de las plantas se calcula utilizando índices de crecimiento (expn. 1).

El modelo predice, como se observó, que la distribución en la parte sur del cardo estrellado, en California, está limitada por las lluvias poco frecuentes y por la baja humedad del suelo durante la primavera e inicios del verano. En áreas más favorables para YST, la alimentación de los herbívoros y la competencia entre las especies de gramíneas no ha sido suficiente para controlar la maleza porque suficientes semillas sobreviven para mantener una alta densidad del rodal (Gutiérrez *et al.*, 2005). El pronóstico de la distribución del cardo estrellado concuerda con los datos obtenidos del terreno del Departamento de Agricultura y Alimentos de California (Figura 10c). La densidad

promedio de plántulas y su distribución con y sin enemigos naturales, permanece casi igual.

Análisis multivariable

El impacto regional de los enemigos naturales sobre el cardo estrellado se evaluó mediante un análisis de regresión múltiple de los datos de simulación que utilizan todas las combinaciones e interacciones de la presencia-ausencia de los enemigos naturales y la competencia de las gramíneas anuales como variables independientes simuladas (es decir, 0 o 1). La meta del análisis es calcular el amplio efecto de las variables independientes y la interacción sobre las variables dependientes y no necesariamente el pronóstico, medido por la varianza explicada (es decir, R^2). Solamente las variables independientes que tienen pendientes significativamente mayores que cero, se conservaron en el modelo ($p < 0.05$, Neuenschwander *et al.* 1989).

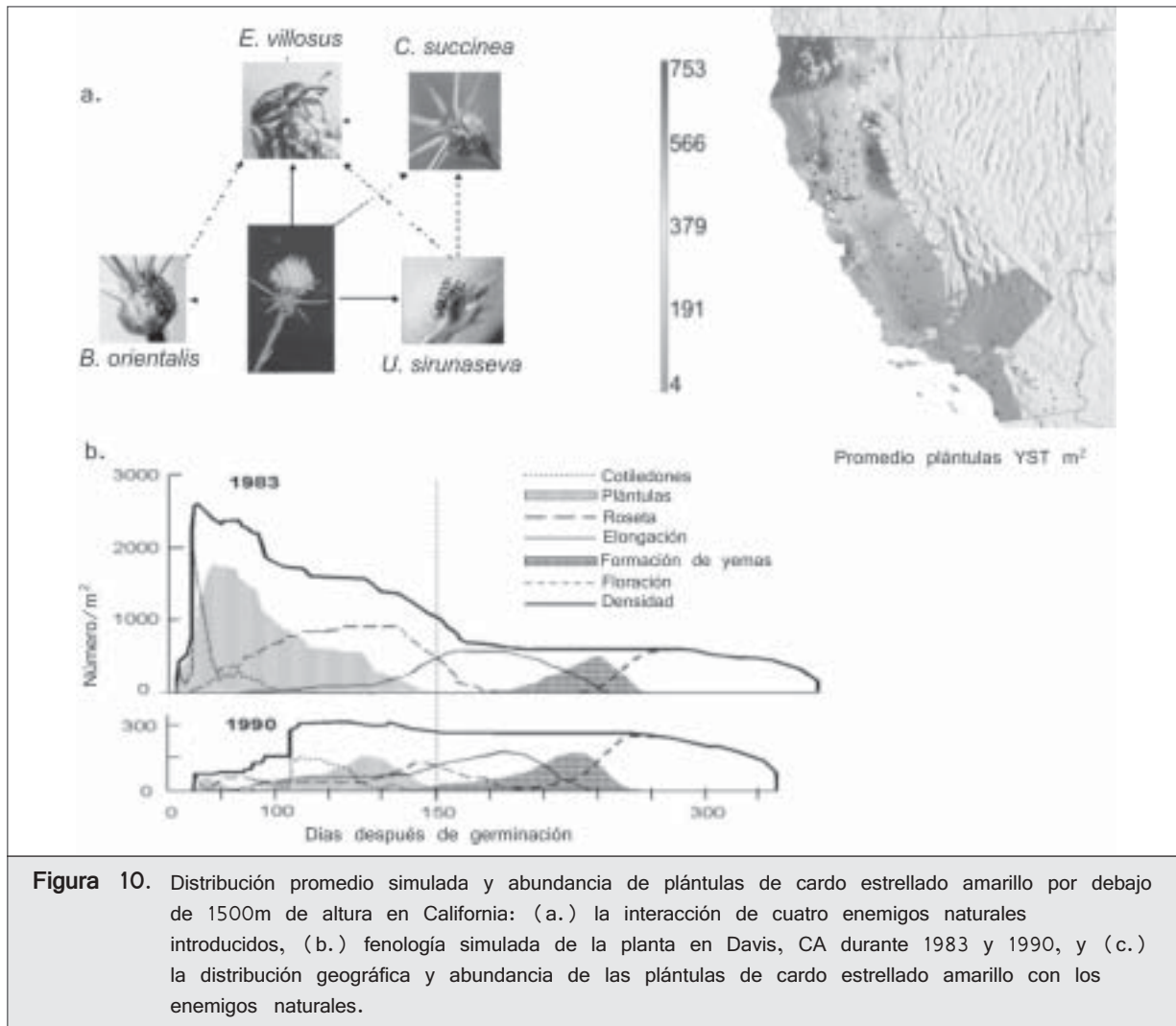


Figura 10. Distribución promedio simulada y abundancia de plántulas de cardo estrellado amarillo por debajo de 1500m de altura en California: (a.) la interacción de cuatro enemigos naturales introducidos, (b.) fenología simulada de la planta en Davis, CA durante 1983 y 1990, y (c.) la distribución geográfica y abundancia de las plántulas de cardo estrellado amarillo con los enemigos naturales.

El análisis marginal (es decir, dy/dx) sugiere que el número de espigas en las flores (capitulas) por m^2 aumenta con la duración de la estación (dd = días grados $> 8^\circ C$), la precipitación acumulativa durante la estación (mm) y la presencia de la mosca *C. succinea* (Cs). En contraposición, la densidad de la capitula se redujo debido al gorgojo *E. villosus* (Ev) con la interacción $Ev \times Cs$ desempeñando un papel neto menor (eqn.7).

$$\begin{aligned}
 \text{Capitula } m^{-2} &= 171,8 + 0,052dd + 0,16mm \\
 &\quad - 105,3Ev + 22,3Cs - 29,8Ev \times Cs \\
 R &= 0,53, \quad F = 248, \quad df = 3.234
 \end{aligned}
 \quad (7)$$

El gorgojo *E. villosus* ataca toda la capitula y mata a las especies competidoras que se encuentran en el mismo hospedero. Al utilizar valores promedio para dd ($=2,656$) y mm ($=466$) se pudo predecir que la densidad promedio de la capitula en todas las regiones permanecería alta ($271 m^{-2}$).

El modelo de regresión para el $\log_{10}$ de la densidad del banco de semillas en todos los sitios, respecto a la longitud de la estación (dd), precipitación total (mm), se presenta en la eqn 8 para *E. villosus* y *C. succinea*. El gorgojo *B.orientalis* y la mosca *U.sirunaseva* se presentan en cantidades bajas en toda la región y tienen poco efecto en la reducción de la densidad del acervo de semillas.

$$\log_{10}(\text{densidad de semillas } m^2) = 3,30 + 0,00007dd + 0,0002mm - 0,18Ev - 0,36Cs + 0,16EvCs \quad (8)$$

$$R = 0,42, \quad F = 141,4, \quad df = 3.234$$

Si se toma el antilogaritmo de eqn.8 y se sustituye el valor medio por dd y mm a lo largo de los sitios, se observa que aumenta la densidad de las semillas de cardo amarillo con la duración de la estación (dd) y la precipitación total (mm) pero disminuye en orden de importancia con la presencia de Cs y Ev.

Densidad de semilla $m^2 = 10^{3,30 + 0,00007dd - 0,18Ev - 0,36Cs + 0,16EvCs}$

En promedio, la acción combinada de *E. villosus* y *C. succinea* redujo la densidad de la semilla en 58% en toda la región, con el mayor impacto con *C. succinea*. El impacto de *C. succinea* se redujo por su interacción con *E. villosus* que mata las larvas de las moscas cuando estas se presentan conjuntamente en la capitula. La interacción EvCs aumentó la supervivencia de las semillas en 12,8%, contrarrestando la contribución de *E. villosus*. En resumen, sobrevive suficiente semilla para mantener altos promedios de poblaciones de plantas maduras (es decir, 166 m^{-2} , los cálculos no se presentan).

EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN YST

La abundancia prevista de plántulas de YST se simuló utilizando las proyecciones de los modelos climáticos GFDLB1 y PCMB1 para siete sitios a lo largo del eje norte-sur, en California (Figura 2). Utilizando el número de capitulas maduras m^{-2} como una medición de la densidad YST y dd, mm y la densidad de las larvas de los enemigos naturales (larvas totales m^{-2}) como varia-

bles independientes (es decir, E= *E. villosus*, B= *B. orientalis*, U= *U. sirunaseva*, C= *C. succinea*), los análisis múltiples de regresión produjeron eqns. 10 y 11 para los escenarios PCMB1 y GFDLB1, respectivamente.

Utilizando los datos de simulación para el escenario PCMB1, la densidad de las capitulas aumentó un promedio de 0,104 $m^{-2} y^{-1}$, pero disminuyó 0,0083 dd^{-1} . Solamente el gorgojo *E. villosus* redujo la densidad de las espigas, mientras que el efecto neto de las dos moscas (*U. sirunaseva* y *C. succinea*) causó un aumento neto debido a la competencia con *E. villosus* (es decir, los términos de las interacción). La presencia de otro gorgojo *B. orientalis* no fue significativa. La precipitación total durante la estación no fue significativa porque la duración de la estación (dd) capturó dicho efecto.

$$\text{capitula}_{PCMB1} = -178,86 + 0,105 \text{ años} - 0,0083dd - 0,197E + 0,033U + 0,033C - 0,000025E \times U - 0,000019E \times C - 0,0000037U \times C$$

$$R^2 = 0,76, \quad df = 1.048, \quad F = 422,83 \quad (10)$$

El análisis marginal del escenario GFDLB1 sugiere que las densidades de las espigas de las semillas aumentaron en promedio 0,124 por año, pero disminuyó 0,0089 por día-grado (dd). De los enemigos naturales, solamente el gorgojo *E. villosus* (E) redujo la densidad de las espigas mientras que el efecto neto de los dos moscas (*U. sirunaseva* y *C. succinea*) resultó en un aumento neto en la capitula debido a la competencia.

$$\text{capitula}_{GFDLB1} = -211,35 + 0,124 \text{ año} - 0,0089dd - 0,0924E + 0,027U + 0,041C + 0,000005E \times U - 0,000072E \times C + 0,000006U \times C$$

$$R^2 = 0,65, \quad df = 1.048, \quad F = 244,65 \quad (11)$$

Nuevamente, ni la precipitación estacional total, ni la presencia de *B. orientalis* fueron significativas.

En resumen, las densidades esperadas de las plántulas de YST fueron mayores en el escenario GFDLB1

debido a las menores temperaturas que redujeron la respiración y aumentaron las tasas de crecimiento. En ambos escenarios, la presencia de YST aumentó su severidad hacia el norte, en áreas que anteriormente eran menos hospitalarias, y disminuyó en las áreas del sur, más calientes. La densidad de la capitula aumentó al aumentar la latitud (19 espigas m² por grado; ésta información no se presenta), que refleja un gradiente meteorológico de mayor precipitación y temperaturas más suaves.

DISCUSIÓN

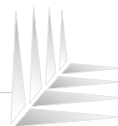
Se sabe que las condiciones meteorológicas son en el corto plazo un importante determinante de la abundancia de las especies y que el clima, en el largo plazo, determina la distribución geográfica potencial de las especies y conjuntos, en las redes alimentarias. Se espera que el aumento de la temperatura mundial, debido a mayores niveles de gases de efecto invernadero, tenga un profundo efecto en la distribución y abundancia de muchas especies, en todos los niveles tróficos. No obstante, ha sido difícil la evaluación de cómo las condiciones meteorológicas y los factores bióticos interactúan para determinar el área de distribución geográfica real de las especies y la forma como les afectará el cambio climático global.

Algunos análisis recientes sobre los efectos del cambio climático en el área de distribución de las plagas de artrópodos y su dinámica, incluyen los de Drake (1994), Ellis *et al.* (1997), Fleming (1996) y Fleming y Candau (1998). Coakley *et al.* (1999) examinaron los efectos del cambio climático en la dinámica de las enfermedades de las plantas, mientras que Roger y Rogers (2000) y Sutherst (2002) examinaron los aspectos relacionados con las enfermedades médicas y veterinarias transmitidas por vectores. Nuestro estudio se concentró en los efectos del cambio climático en las interacciones de los enemigos naturales en las plantas herbívoros, aunque un análisis similar podría ampliarse a las enfermedades de las plantas y animales (Rogers y Rogers 2000), y a los sistemas no agrícolas.

Los trabajos de Andrewartha y Birch (1954), Messenger (1964, 1968) y de Fitzpatrick y Nix (1968) son pioneros en relación con los efectos de las condiciones meteorológicas sobre la distribución y abundancia de las especies. Los estudios clásicos sobre los efectos

de las condiciones meteorológicas en los brotes de plagas se refieren a las especies de langostas en África del Norte y el Oriente Medio donde los números de langostas se redujeron a niveles extremadamente bajos durante los períodos de sequía, pero pueden aumentar a proporciones bíblicas durante períodos favorables prolongados en toda la región (Roffey y Popov 1968). Los nutrientes también desempeñan un papel importante en la dinámica de las plagas y en los brotes (White, 1984). Janssen (1993) demostró el papel importante de la acumulación de nutrientes del suelo durante períodos de sequía, en la nutrición de la planta y así se explica el brote de gusanos cortadores en África, cuando regresan las lluvias. Esto demuestra la necesidad de incorporar la planta y los factores edáficos en los análisis de los efectos del clima en las plagas y en los enemigos naturales.

La importancia de la temperatura en la regulación de las plagas en la agricultura, por parte de los enemigos naturales, puede ilustrarse en el exitoso control biológico de la costra algodonosa de los cítricos causada por el cucarrón vedalia (*Rodolia cardinalis*) y una mosca parásito (*Cryptochaetum iceryae*) (Quesada y DeBach, 1973). El cucarrón vedalia pudo controlar la costra algodonosa en una amplia área, que incluía las zonas más cálidas de producción de cítricos, mientras que la mosca parásito está restringida a las áreas frías libres de heladas, en California (Quesada y DeBach, 1973). En otro caso, DeBach y Sundby (1963) mostraron que la introducción sucesiva de parasitoides para el control en California de la costra roja de los cítricos, resultó en una secuencia de parasitoides mejor adaptados climáticamente, que se desplazaron unos a otros hasta que cada especie se estableció en el subconjunto del entorno más favorable para su desarrollo, en California. El control clásico de la maleza Klamath (*Hypericum perforatum*) se logró con la introducción de un cucarrón (*Chrysolina quadrigemina*) (Huffaker, 1971), que redujo el crecimiento de la planta, especialmente de las raíces. El daño a las raíces causó estrés en las plantas, durante el período seco del verano; produjo la muerte de las plantas y redujo la producción de semillas que resultó en una muy baja población de plantas. En la actualidad, se está evaluando la eficacia potencial de varios enemigos naturales para el control del cardo amarillo y de otras malezas terrestres y acuáticas. Los



programas de control biológico exitosos contra las plagas de insectos y malezas han resultado en miles de millones de dólares de beneficio para California y a escala global, desde 1887 cuando se inició el control biológico moderno, en el Estado.

La evaluación cuantitativa de estos complejos problemas biológicos se ha debatido y con frecuencia ha requerido un enfoque simulado. Los enfoques más sencillos han sido las variables del enfoque del “clima envolvente” (Davis 1998), de los cuales el índice de crecimiento de Fitzpatrick y Nix (1968), se ha aplicado más ampliamente (Gutiérrez *et al.*, 1974; Gutiérrez y Yaninek, 1983; Hughes & Maywald, 1990; Venette *et al.*, 2000), para determinar las condiciones climáticas favorables para el establecimiento y desarrollo de las poblaciones de especies. El enfoque del clima envolvente no captura la dinámica de las especies que interactúan (Davis *et al.*, 1998) y con frecuencia en el análisis se utilizan las condiciones meteorológicas promedio sobre diferentes marcos de tiempo (Gutiérrez *et al.*, 2006). Las variaciones espaciales en las respuestas de la población al medio ambiente y la rápida adaptación de los fenotipos mediante la plasticidad del desarrollo, la aclimatación y el fortalecimiento, se ignoran en los análisis (Rogers y Rogers, 2000). Este tipo de plasticidad se demostró en las especies tse-tse, donde la reducción en el rango de las moscas se presenta debido a la limitada plasticidad frente a las temperaturas críticas superiores (Rogers & Rogers, 2000, Terblanche *et al.*, 2006). Pensamos que esta falta de plasticidad a las temperaturas críticas superiores (e inferiores), se presenta en muchas especies poikilotérmicas.

El uso de modelos demográficos de base fisiológica que capturan la biología de las especies impulsada por el clima, en las especies tritróficas (es decir, las plantas, plagas y los enemigos naturales), evitan muchos de los problemas inherentes del enfoque del clima envolvente (Gutiérrez y Baumgärtner, 1984; Gutiérrez, 1996; Scriber y Gutiérrez, 1998), y son una herramienta excelente para evaluar los efectos de las condiciones meteorológicas existentes, sobre la dinámica regional de estos complicados sistemas biológicos. Estos modelos pueden utilizarse para hacer predicciones que son independientes del tiempo y del espacio, y como se utilizan aquí, para evaluar lo que sucedería a la distribución y abundancia de las

especies regionalmente y bajo diferentes escenarios de cambio climático y diferentes interacciones de las especies. Este enfoque se utilizó para examinar aspectos de los sistemas de la alfalfa, el algodón, la uva, el olivo y la maleza invasiva el cardo amarillo (Figura 2).

Un modelo del sistema de la alfalfa se utilizó para examinar cómo el predominio de las especies de áfidos podría cambiar si aumentara o disminuyera la precipitación en California. El análisis ilustró cómo podrían presentarse cambios inesperados en las redes alimentarias de los áfidos, con los cambios climáticos. Estos cambios podrían ocurrir en muchas redes alimentarias, algunos con un potencial catastrófico.

En el algodón, un modelo del sistema del algodón se utilizó para examinar cómo el área de distribución geográfica y la abundancia de la plaga del gusano rosado del algodón, intolerante a las heladas, podría verse afectada por el calentamiento climático, en su área de distribución, al sur de California y en Arizona. El modelo establecía que un aumento de 1,5 – 2,5 °C en la temperatura promedio, permitiría que la plaga aumentara su área de distribución hacia el norte, en las zonas principales pero inhóspitas donde se cultiva el algodón, en el valle de San Joaquín, en California. El modelo también predice que los brotes de la plaga serían más severos en el área de distribución actual. El gorgojo del algodón es otra plaga que está limitada por la deshidratación de las yemas, en las áreas secas y cálidas (DeMichele *et al.*, 1976). Por tanto, si aumentara la precipitación en el verano en California, también podría aumentar el área de la distribución geográfica. A principios de los años 80 se presentó una expansión del área de distribución del gorgojo del algodón y de su abundancia, cuando se presentó una secuencia de años muy húmedos en Arizona y al sur de California junto con el cultivo del algodón, que aumentó temporalmente la favorabilidad de la región. No obstante, la infestación de gorgojo cedió cuando regresó el clima normal. Se desconoce cuántas especies de plagas podrían tener un efecto similar debido al cambio climático y se precisará realizar un análisis de algunas de las áreas de importancia económica.

Se utilizó un modelo del piojo harinoso de la uva/vid para examinar cómo el clima actual podría afectar el control de la plaga, por parte de dos parasitoides y una mariquita como depredador, a lo largo de las

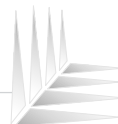
zonas ecológicas de California. El modelo explicó porqué los enemigos naturales que se han introducido actualmente no proporcionan un control económico de esta plaga y aclaró el papel de los refugios espaciales bajo la corteza y en la zona radicular. Los escenarios de calentamiento climático mostraron que el control del piojo harinoso empeoraría en toda California. Un análisis similar podría hacerse de otras plagas importantes como los áfidos de alas transparentes, un grupo de plagas recién llegado que afecta a la uva.

Se utilizó un modelo del sistema del olivo para evaluar los efectos de los escenarios del cambio climático proyectado e histórico en su latencia, floración y rendimiento. Los resultados sugieren que aumentos en las temperaturas reducirían el área de distribución geográfica del olivo, en el extremo sur del Estado, y el clima frío podría continuar limitando su distribución en el norte. Con el calentamiento global, la producción del olivo podría consolidarse en la parte central de California, las áreas actualmente favorables para el cultivo, pero los rendimientos se reducirían debido a temperaturas más altas. A diferencia de los cultivos anuales como el algodón y la alfalfa, que pueden desplazarse a nuevas áreas, las plantas de ciclo largo como el olivo y la uva, representan un costo en tiempo y dinero para su establecimiento en sitios nuevos.

Además, el cambio climático podría afectar la distribución de la mosca del olivo y los resultados sugieren que el calentamiento del clima resultaría en que algunas áreas de California sean más favorables y otras menos favorables. El área de distribución geográfica de otras moscas de las frutas como la mosca de las frutas del mediterráneo (*Ceratitis capitata*), que actualmente se presenta en las áreas del sur, libres de heladas (Messenger y Flitters 1954), también podrían cambiar. Poblaciones incipientes de moscas del mediterráneo, se han encontrado al sur de California (Carey 1996), con infestaciones ocasionales y necrosis invernal, que se presenta en las áreas del norte. El calentamiento climático podría permitir que el área de distribución de la mosca del mediterráneo se amplíe hacia el norte y ponga en riesgo las regiones de cultivos frutales de la zona central de California. Otras especies de plagas podría presentar efectos similares (ver el análisis anterior para el gusano rosado del algodón).

Numerosas malezas acuáticas y terrestres se han convertido en una plaga para California y entre estas cabe mencionar el nocivo cardo amarillo, que también afecta a la mayor parte del oeste estadounidense. Además, la temperatura y precipitación, las composición atmosférica (CO₂) puede aumentar la severidad de las malezas invasivas (Ziska, 2003) y su tolerancia a los herbicidas (Ziska *et al.*, 1999), y podría influir en la susceptibilidad de los cultivos a las plagas (Hamilton *et al.*, 2005). El efecto fisiológico de la composición atmosférica no se incluyó en nuestro modelo, pero podría incluirse fácilmente, en el futuro. El control del cardo amarillo por parte de los enemigos naturales herbívoros que atacan la panícula, se ha descartado porque el daño que producen es insuficiente para evitar la compensación de la planta (es decir, menores densidades de la planta producen más semilla por planta). Además, cada especie herbívora que ataca, tiene sus propios requisitos climáticos que limitan el área de distribución geográfica y su efectividad, y el calentamiento climático podría cambiar los patrones actuales de distribución y abundancia, y de eficacia, en California. El análisis muestra que los enemigos naturales que atacan toda la planta y reducen la capacidad para compensar la competencia y el daño del herbívoro, podrían ser mejores candidatos para su introducción (Gutiérrez *et al.*, 2005). Como se examinó anteriormente, el control de la maleza Kalamath con un cucarrón introducido, brinda una buena plantilla para el control del cardo y de otras malezas terrestres en California. Nuestro análisis predice que con el calentamiento climático, el cardo aumentaría su severidad en las regiones más al norte del Estado. Actualmente, se informa de un mejor control del cardo en Oregon, donde parecería que la estación de cultivo más corta reduce la capacidad de la planta de compensar el daño de los herbívoros, pero nuestro análisis sugiere que esta situación podría cambiar con el calentamiento global y los cambios en los patrones de precipitación.

La evaluación del impacto del cambio climático en los sistemas naturales ha sido difícil pero proponemos que los modelos demográficos realistas de base fisiológica pueden simplificar este problema. Las limitaciones actuales a este enfoque de simulación incluyen: la carencia de infraestructura para la compilación de los datos biológicos requeridos para



la elaboración, ajuste y prueba de tales modelos e inesperadamente, la carencia de datos apropiados para la ejecución de los modelos y su proyección en una escala geográfica amplia. El costo para corregir estas deficiencias es relativamente pequeño, mientras que los beneficios potenciales son grandes. La elaboración de tales modelos de sistemas para los principales cultivos en California fue una meta principal, que actualmente se ha abandonado, del programa estatal UC/IPM (manejo integrado de plagas), cuando se inició en 1978. Finalmente, debido a las grandes pérdidas acumuladas en la agricultura de California por plagas de insectos y malezas exóticas, la relación costo-eficiencia del control biológico en general, merece el apoyo adicional para el control

biológico de las plagas exóticas (Pimentel *et al.*, 2000), y se deberá hacer un mayor énfasis en la elaboración de modelos para establecer proyecciones (Clark *et al.*, 2002).

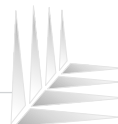
AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen el apoyo de la Comisión de Energía y la Agencia de Protección Ambiental de California y del Servicio de Extensión Agrícola de California. Además, hacen un reconocimiento a Mary Tyree y Dan Cayan por brindar los escenarios de proyección climática, y a Michael Hanemann y a Guido Franco por su dirección y liderazgo en este proyecto.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrewartha, HG; Birch, LC. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. The University of Chicago Press, Chicago. 782 pp.
- Bartlett, BR. 1974. Introduction into California USA of cold tolerant biotypes of the mealybug predator *Cryptolaemus montrouzieri* and laboratory procedures for testing natural enemies for cold hardiness. *Environ. Entomol.* 3, 553-556.
- Bieri, M; Baumgärtner, J; Bianchi, G; V. Delucchi; R Von Arx. 1983. Development and fecundity of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* Harris) as affected by constant temperatures and pea varieties. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 56:163-171.
- Clark, JS; *et al.* 2001. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative. *Science* 293: 657-660.
- Capbell, A. *et al.* 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11: 431-438.
- Carey, JR. 1996. The incipient Mediterranean fruit fly population in California: implications for invasion biology. *Ecology* 77 (1996): 1690-1697.
- Coakley, SM; Scherm, H; Chakraborty, S. 1999. Climate change and plant disease management. *Annual Rev. Phytopath.* 37: 399-426.
- Daane, KM. *et al.* 2003. Abiotic and biotic refuges hamper biological control of mealybug pests in California vineyards, pp. 389-398. In R. van Driesch [ed.]. *Proc., 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*. USDA Forest Service Publ. FHTET-3055.
- Dalla Marta, A; Orlandini, S; Sacchetti, P; Belcari, A. 2004. *Olea europaea*: integration of GIS and simulation modeling to define a map of "dadic attack risk" in Tuscany. *Adv. Hort. Sci.* 18(4): 168-172.
- Davis, AJ; *et al.* 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming *Nature* 391: 783 - 786.
- DeBach, P. 1964. *Biological control of Insect Pests and Weeds*. Chapman and Hall, London, 844 pp.
- DeBach, P; Sundby, RA. 1963. Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia* 34: 105-166.
- DiCola, Ggilioli, G; Baumgärtner, J. 1999. Mathematical models for age-structured population dynamics. In *Ecological Entomology*, (C. B. Huffaker; A.P. Gutierrez, editors, second edition) John Wiley and Sons. New York. 503-534.
- DeMelo-Abreu, D; *et al.* 2004. Modelling olive flowering date using chilling for dormancy release and thermal time. *Agric. For. Meteorology* 125:117-127.
- DeMichele, DW; *et al.* 1976. Cotton bud drying: A theoretical model. *Environ. Entomol.* 5: 1011 - 1016.
- Denney, JO; McEachern, GR. 1985. Modeling the thermal adaptability of the olive (*Olea europaea* L.) in Texas. *Agric. For. Meteorology*, 35: 309-327.
- Drake, V A. 1994. The influence of weather and climate on agriculturally important insects: An Australian perspective. *Aust. J. Agric. Res.* 45: 487-509.
- Ellis, WN; Donner, JH; Kuchlein, JH. 1997. Recent shifts in phenology of Microlepidoptera, related to climatic change (Lepidoptera). *Entomol. Berichten* (Amsterdam) 57: 66-72.
- Fleming, R A. 1996. A mechanistic perspective of possible influences of climate change on defoliating insects in North America's boreal forests. *Silva Fennica*, 30: 281-294.
- Fleming, RA; Candau, J-N. 1998. Influences of climatic change on some ecological processes of an insect outbreak system in Canada's boreal forests and the implications for biodiversity. *Environ. Monitoring and Assessment* 49: 235-249.
- Gilbert, NE; Gutierrez, AP. 1973. A plant-aphid-parasite relationship. *J. Anim. Ecol.* (42): 323-340.
- Gilbert, N; *et al.* 1976. *Ecological Relationships*. Freeman and Co., New York.
- Gutierrez, AP. 1992. The physiological basis of ratio dependent theory. *Ecology* 73: 1552-63.

- Gutierrez, AP. 1996. *Applied Population Ecology: a supply-demand approach*. John Wiley and Sons, New York. 300 pp.
- Gutierrez, AP. 2001. Climate Change: Effects on Pest Dynamics. In *Climate Change and Global Crop Productivity*, K.R. Reddy & H.F. Hodges editors. CAB International, London.
- Gutierrez, AP; Baumgärtner, JU. 1984a. Multitrophic level models of predator-prey-energetics: I. Age specific energetics models-pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae) as an example. *Can. Ent.* 116: 924-932.
- Gutierrez, AP; *et al.* 1977. The interaction of the pink bollworm, cotton and weather. *Can. Entomol.* 109: 1457-1468.
- Gutierrez, AP. *et al.* (submitted). Prospective evaluation of the biological control of the vine mealybug: refuge effects. *J. Appl. Ecol.*
- Gutierrez, AP; Ellis, CK; Ghezalbash, R. (in press). Climatic limits of pink bollworm in Arizona and California: effects of climate warming (submitted) *Acta Oecologica*.
- Gutierrez, AP; *et al.* 1975. An analysis of cotton production in California: A model for Acala cotton and the efficiency of defoliators on its yields. *Environ. Entomol.* 4(1): 125-136.
- Gutierrez, AP; *et al.* 1974. The ecology of *Aphis craccivora* Koch and subterranean clover stunt virus. III. A regional perspective of the phenology and migration of the cowpea aphid. *J. Appl. Ecol.* 11: 21-35.
- Gutierrez, AP; *et al.* 1994. A physiologically based tri-trophic perspective on bottom up - top down regulation of populations. *Ecology* 75: 2227-2242.
- Gutierrez, AP; *et al.* 1988b. Analysis of biological control of cassava pests in Africa: II. Cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *J. Appl. Ecol.* 25: 921-940.
- Gutierrez, AP; *et al.* 2005. Evaluating biological control of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) in California: A GIS based supply-demand demographic model. *Biological Control* 34: 115-131.
- Gutierrez, AP; Regev, U. 2005.
- Gutierrez, AP; Wermelinger, B; Schulthess, F; Baumgärtner, JU; Herren, HR; Ellis, CK; Yaninek, JS. 1988a. Analysis of biological control of cassava pests in Africa: I. Simulation of carbon nitrogen and water dynamics in cassava. *J. Appl. Ecol.* 25: 901-920.
- Gutierrez, AP; Yaninek, JS. 1983. Responses to weather of eight aphid species commonly found in pastures in southeastern Australia. *Can. Ent.* 115: 1359-1364.
- Hamilton, JG; *et al.* 2005. Anthropogenic changes in tropospheric composition increase susceptibility of soybean to insect herbivory. *Environ Entomology* 34(2): 479-455.
- Hartmann, HT; Opitz, KW. 1980. Olive production in California, rev. ed. Leaflet 2474, University of California Div. Agric. Sci., Davis.
- Hayhoe, K. *et al.* 2004. Emissions pathways, climate change, and impacts on California, *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS) 101 (34), 12422-12427.
- Huffaker, CB. 1971. *Biological Control*. Plenum Press, New York, 511p.
- Hughes, RD; Maywald; GW. 1990. Forecasting the favorableness of the Australian environment for the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae), and its potential impact on Australian wheat yields. *Bull. Entomol. Res.* 80: 165-175.
- Janssen, JAM. 1993. *African armyworm outbreaks: why do they occur after drought*. PhD thesis, Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- Liebig, von J. 1840. *Chemistry and its Applications to Agriculture and Physiology*. London, Taylor and Walton. (4th edition 1847).
- Mancuso, S; Pasquili, G; Fiorino, P. 2002. Phenology modelling and forecasting in olive (*Olea europaea* L.) using artificial neural networks. *Adv. Hort. Sci.* 16(3-4):155-164.
- Maurer, EP. 2005. Uncertainty in hydrologic impacts of climate change in the Sierra Nevada Mountains, California under two emissions scenarios, *Climatic Change* (submitted 29 April 2005).
- Maurer, EP; Duffy, PB. 2005. Uncertainty in projections of stream flow changes due to climate change in California, *Geophys. Res. Lett.* 32(3), L03704 doi:10.1029/2004GL021462.
- Messenger, PS. 1964. Use of life-tables in a bioclimatic study of an experimental aphid-braconid wasp host-parasite system. *Ecology* 45: 119-131.
- Messenger, PS. 1968. Bioclimatic studies of the aphid parasite *Praon exsoletum*. 1. effects of temperature on the functional response of females to varying host densities. *Can. Ent.* 100: 728-741.
- Messenger, PS; Flitters, NE. 1954. Bioclimatic studies of three species of fruit flies in Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 47:756-765.
- Neuenschwander, P; *et al.* 1989. Impact assessment of the biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hemiptera: Pseudococcidae), by the introduced parasitoid *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research*, 79, 579-594.
- Nichols, JR; *et al.* 1998. Adaptations to Hazardous Seasonal Conditions: Dormancy, Migration, and Polyphenism. In *Ecological Entomology*, C.B. Huffaker & A.P. Gutierrez (eds.), John Wiley and Sons, New York.
- Noyes, JS; Hayat, M. 1994. *Oriental Mealybug Parasitoids of the Anagyrini (Hymenoptera: Encyrtidae)*. CAB International - Natural History Museum, London, University Press, Cambridge.
- Pickering, J; Gutierrez, AP. 1991. Differential impact of the pathogen *Pandora neoaphidis* (R. & H.) Humber (Zygomycetes: Entomophthorales) on the species composition of *Acyrtosiphon* aphids in alfalfa. *Can. Ent.* 123: 315-320.
- Pimentel, D; Lach, L; Zunig, R; Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-65.
- Quezada, JR; DeBach, P. 1973. Bioecological and population studies of the cottony scale, *Icerya purchasi* Mask., and its natural enemies. *Rodolia cardinalis* Mul. And *Cryptochaetum iceryae* Wil., in southern California. *Hilgardia* 41:631-688.
- Reddy, KR; Hodges (editors), HF. 2001. *Climate Change and Global Crop Productivity*, CAB International, London.



- Rochat, J; Gutierrez, AP. 2001. Weather mediated regulation of olive scale by two parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 70: 476-490.
- Roffey J; Popov, G. 1968. Environmental and behavioural processes in Desert locust outbreaks. *Nature* 219: 446-450.
- Rogers, DJ; Sarah, SE; Randolph, E. 2000. The global spread of malaria in a future, warmer world. *Science* 289 (5485): 1763 - 1766.
- Schreiber, S; Gutierrez, AP. 1998. A supply-demand perspective of species invasions and coexistence: applications to biological control. *Ecol. Modelling* 106: 27-45.
- Shelford, VE. 1931. Some concepts of bioecology. *Ecology* 12: 455-467.
- Sutherst, RW; Maywald, GF; Bottomly, W. 1991. From CLIMEX to PESKY, a generic expert system for risk assessment. *EPPO Bulletin* 21: 595-608.
- Sutherst, R. 2004. Global Change and Human Vulnerability to Vector-Borne Diseases. *Clinical Microbiology Reviews.* 17(1) 136-173. 0893-851.
- Terblanche, JS; Klok, CJ; Krafur, ES; Chown, SL. 2006. Phenotypic Plasticity and Geographic Variation in Thermal Tolerance and Water Loss Of The Tsetse *Glossina Pallidipes* (Diptera: Glossinidae): Implications For Distribution Modelling. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 74(5): 786-794
- Vansickle, J. 1977. Attrition in distributed delay models. *IEEE Trans. Sys., Man. Cybern.* 7: 635-638.
- Venette, RC; Naranjo, SE; Hutchison, WD. 2000. Implications of larval mortality at low temperatures and high soil moistures for establishment of pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) in Southeastern United States cotton. *Environ. Entomol.* 29(5): 1018-1026.
- Walther, GR. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature.* 416: 3889-395.
- Watson, RT. 2002. *Climate Change 2001: Synthesis Report.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Watt, KEF. 1959. A mathematical model for the effects of densities of attacked and attacking species on the number attacked. *Can. Entomol.* 91: 129-144.
- White, TCR. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 22:119-134.
- Wit de, CT; Goudriaan, J. 1978. *Simulation of Ecological Processes* 2nd edit. PUDOC Publishers, The Netherlands.
- Ziska, LH. 2003. Evaluation of growth response of six invasive species to past, present, and future atmospheric CO₂. *J Exp Botany* 54(389): 395-406.
- Ziska, LH; Teasdale, JR; Bunce, JA. 1999. Future atmospheric CO₂ may increase tolerance to glyphosate. *Weed Sci* 47:608-615.