Métodos de determinação de limites térmicos e constante térmica para insetos

Adriano Gomes Garcia
José Roberto Postali Parra

ESALQ

Laboratório de Biologia de Insetos

SPARCBIO
São Paulo Advanced Research Center for Biological Control

Métodos de determinação de limites térmicos e constante térmica para insetos.

ISBN: **978-65-87391-18-2**

Adriano Gomes Garcia
José Roberto Postali Parra

Piracicaba, SP
2022

Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP

Garcia, Adriano Gomes
Métodos de determinação de limites térmicos e constante térmica para insetos [recurso eletrônico] / Adriano Gomes Garcia e José Roberto Postali Parra. - - Piracicaba : ESALQ, 2022
25 p. : il.

ISBN: 978-65-87391-18-2

1. Biologia de insetos 2. Constante térmica 3. Exigências térmicas 4. Temperatura 5. Entomologia 6. Sistema de Informação Geográfica I. Parra, J. R. P. II. Título

CDD 595.7

Elaborada por Maria Angela de Toledo Leme - CRB-8/3359

Sumário

1 Introdução **1**

2 Relação gráfica entre temperatura e desenvolvimento **3**

3 Qual é a temperatura mínima tolerada pelo inseto? **7**

4 Qual é o tempo de desenvolvimento para uma temperatura qualquer? **9**

5 Cálculo de T_b e K utilizando um aplicativo **13**

6 Modelos não lineares para determinação da faixa de desenvolvimento dos insetos **15**

7 Zoneamento geográfico de espécies com base em T_b e K **19**

Referências **23**

1

Introdução

Por serem organismos pecilotérmicos, o metabolismo dos insetos e, como consequência, sua distribuição geográfica são regulados pela temperatura ambiental (Lee & Delinger, 1991). Nesse contexto, diversos modelos lineares e não lineares têm sido elaborados ao longo dos anos para explicar a relação entre tempo de desenvolvimento e temperatura para esses organismos (Campbell et al., 1974; Worner, 1992).

Os insetos se desenvolvem com o acúmulo de energia (graus-dias), e dessa relação podem ser estimados parâmetros que possuem alta relevância para o estudo da influência térmica nos insetos, tais como a constante térmica (K), os limites térmicos inferior (T_{b}) e superior ($T_{\mathrm{máx}}$) do desenvolvimento deles e a temperatura que otimiza a taxa de desenvolvimento ($T_{\mathrm{óti}}$) (Haddad et al., 1999). Esses parâmetros possuem um papel importante em diferentes linhas de pesquisas, desde a ecologia de insetos até a criação massal em laboratório para programas de controle biológico (Garcia et al., 2019; Alberti et al., 2021).

Este boletim tem como objetivo apresentar e discutir os principais modelos matemáticos que já foram publicados para relacionar temperatura ambiental e desenvolvimento de insetos, utilizando uma linguagem simples e didática, direcionada a estudantes de graduação e pós-graduação nas áreas de Ciências Agrárias e Biológicas. Além disso, o último capítulo discute brevemente como esses modelos podem ser combinados com uma abordagem SIG (Sistema de Informação Geográfica).

2

Relação gráfica entre temperatura e desenvolvimento

Uma maneira de verificar a influência da temperatura no desenvolvimento de insetos é por meio de um experimento envolvendo o estudo da biologia em diversas temperaturas. O gráfico da Figura 2.1, por exemplo, mostra os tempos de desenvolvimento de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) quando os insetos são criados em diferentes temperaturas [adaptado de Garcia et al. (2017)].

A função apresentada na Figura 2.1 representa a relação entre temperatura e desenvolvimento para a referida espécie; contudo, dificilmente seria possível encontrar os parâmetros dessa função para expressá-la por meio de uma equação devido à sua não linearidade. Uma possível solução consiste em transformar os dados de modo a obter uma função linear, que possui uma equação conhecida. No caso do desenvolvimento de insetos, diversos trabalhos (Morris & Fulton, 1970; Campbell et al., 1974) verificaram ao longo dos anos que o inverso do desenvolvimento ($1/D$) apresenta uma relação linear com a temperatura. Transformando os dados da Figura 2.1 e aplicando uma regressão linear, obtém-se a representação gráfica da Figura 2.2.

Por meio de uma função linear, é possível encontrar parâmetros que fornecem importantes informações sobre o desenvolvimento da espécie. Primeiramente, vale relembrar a forma matemática de uma função linear:

$$Y = B\,X + A$$

em que X é a variável explicativa, Y é a variável resposta e A e B são coeficientes da reta a serem determinados. Nesse momento, não serão aprofundados os significados de cada um desses parâmetros; apenas se reforça que o parâmetro que acompanha o termo X é chamado de B e o termo que está sozinho de A. No caso em estudo, a temperatura "explica" o desenvolvimento; portanto, X representará as temperaturas relacionadas aos respectivos valores de $1/D$, os quais serão

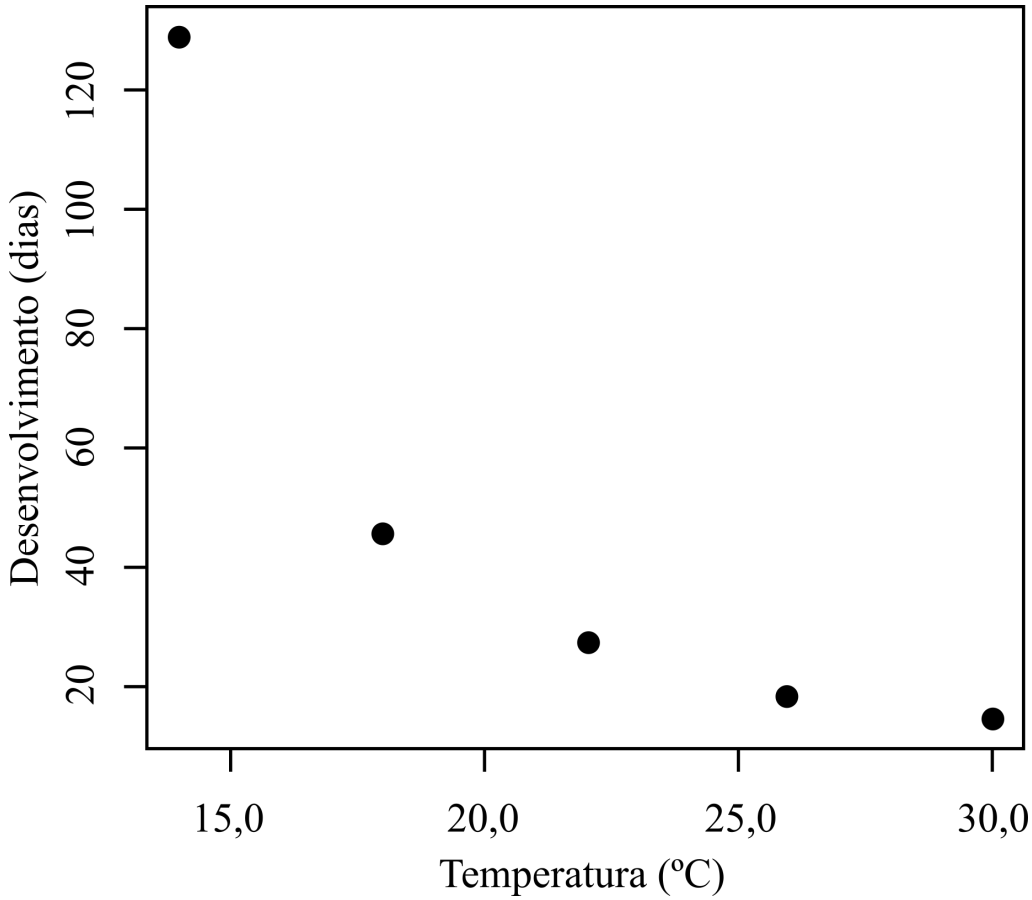


Figura 2.1: Relação entre desenvolvimento de *Spodoptera frugiperda* e temperatura.

representados pela variável Y. Logo, a nova equação para o desenvolvimento de insetos ficará da seguinte forma:

$$\frac{1}{D} = B\,T + A \tag{2.1}$$

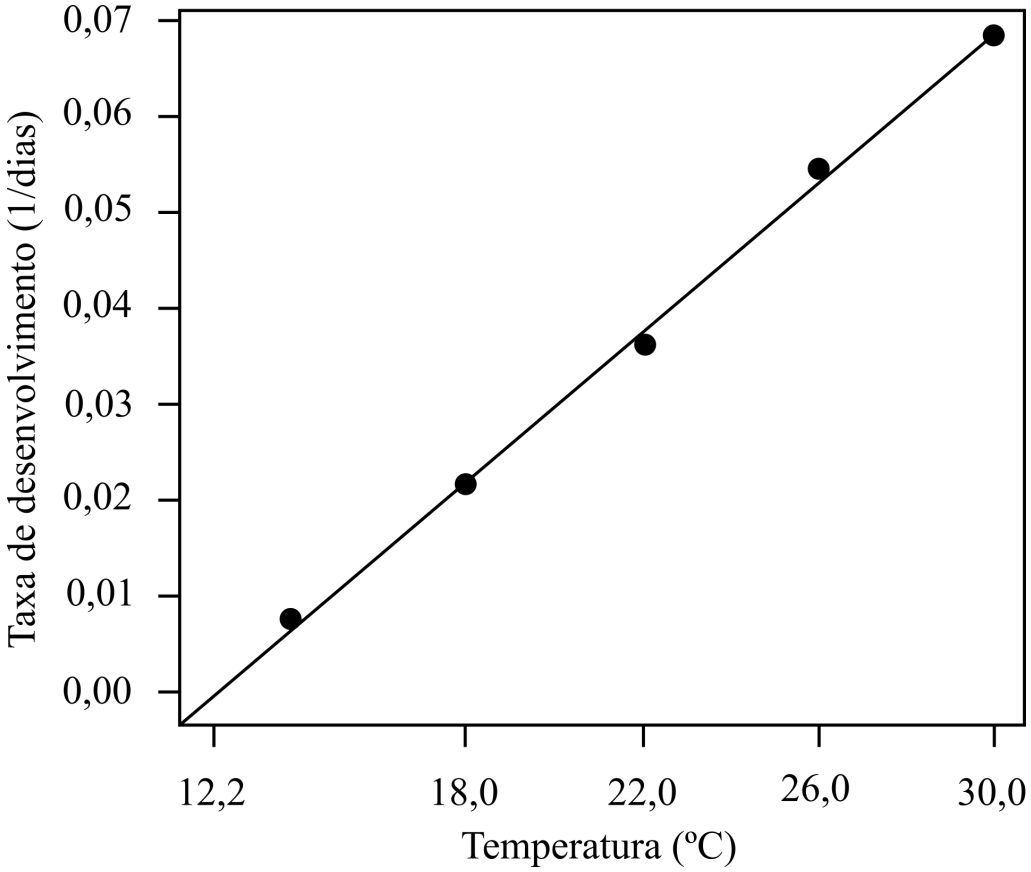


Figura 2.2: Relação entre o inverso do desenvolvimento de *Spodoptera frugiperda* e temperatura.

3

Qual é a temperatura mínima tolerada pelo inseto?

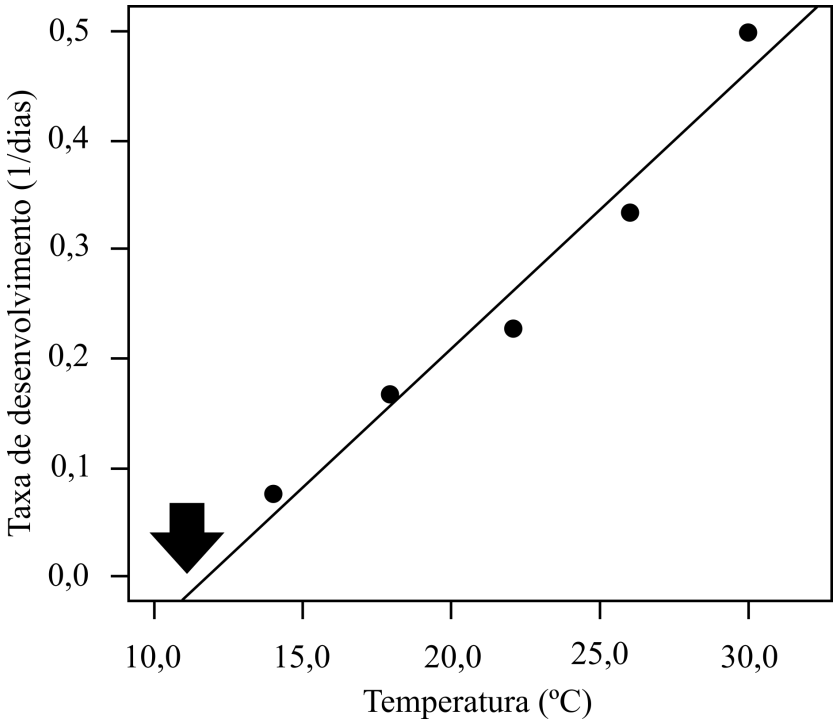
Uma questão muito importante para a Entomologia Agrícola envolve os limiares térmicos tolerados pelo inseto. Por quê? Quando os limiares térmicos são conhecidos, tanto o produtor pode se preparar para um surto de uma praga (Garcia et al., 2019) quanto o pesquisador que cria essa espécie em laboratório pode ajustar as condições térmicas para atrasar ou adiantar o desenvolvimento (Alberti et al., 2021). O limiar térmico inferior, por exemplo, corresponde à temperatura mínima na qual é possível observar desenvolvimento (ou seja, $1/D > 0$) (Haddad et al., 1999). Como aqui se trabalha com uma função linear, a temperatura na qual $1/D = 0$ corresponde ao ponto de intersecção da reta de regressão linear no eixo horizontal (Figura 2.2).

Também é possível obter o limiar por via algébrica. Com base na equação (2.1), substitui-se Y por $1/D$ e X por T_b (limite térmico inferior ou temperatura base inferior). Como $1/D = 0$ no limiar térmico inferior:

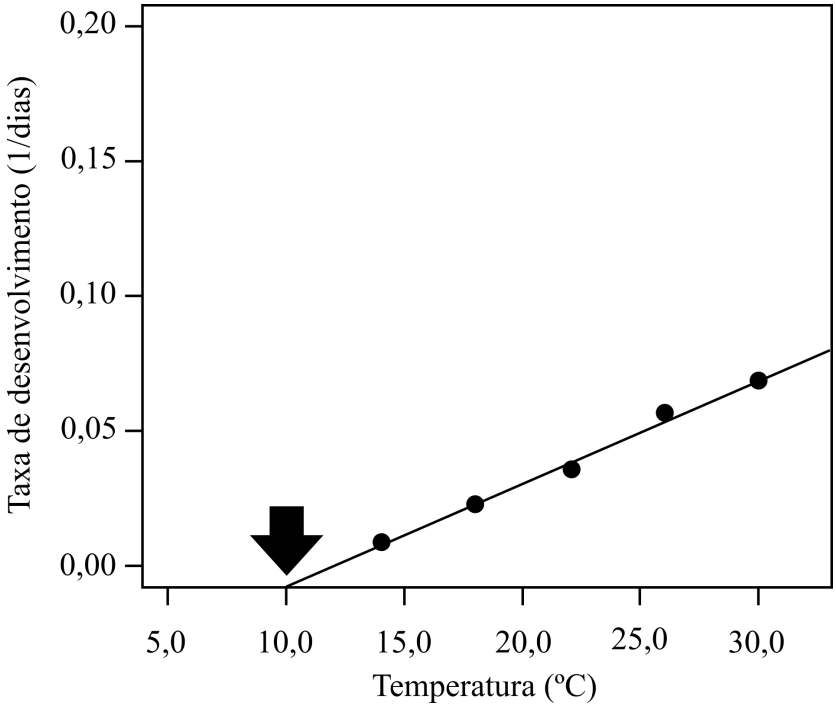
$$0 = B\,T_\mathrm{b} + A \;\;\Rightarrow\;\; T_\mathrm{b} = -\frac{A}{B} \tag{3.1}$$

Isso significa que, quando $1/D$ for igual a 0, a temperatura será dada pela razão $-A/B$; logo, esse será o valor do limiar ou limite térmico inferior.

Tal parâmetro pode ser calculado para cada estágio da vida do inseto individualmente (ex: ovo, larva, ninfa e pupa), pois é variável para cada uma dessas fases de desenvolvimento (Figura 3.1), dependendo da quantidade de energia necessária para que sejam finalizadas. Assim, os valores de T_b e K podem ser calculados individualmente para cada estágio ou para o período ovo-adulto.



(a) Ovo



(b) Larva

Figura 3.1: Modelos lineares para os estágios de ovo e de larva de *Spodoptera frugiperda* (Garcia et al., 2017). A seta indica o limiar térmico inferior.

4

Qual é o tempo de desenvolvimento para uma temperatura qualquer?

Para responder a essa pergunta, é preciso pensar na fisiologia do inseto. Como visto anteriormente, insetos são pecilotérmicos, e, portanto, dependem muito da temperatura ambiental para executar suas funções biológicas. Contudo, temperatura nada mais é que uma medida do nível de energia do ambiente, a qual pode ser trocada com o inseto.

Chama-se de constante térmica (K) a quantidade de energia total que um inseto necessita para seu desenvolvimento (Haddad et al., 1999). Essa quantidade não é absorvida de uma só vez, mas em pequenas porções ao longo do desenvolvimento, dadas por $(T - T_b)$ (Garcia et al., 2019). Por exemplo, se a temperatura média em um dia for 20°C e o limiar térmico inferior da espécie for 13°C, a porção de graus absorvidos no dia será $20 - 13 = 7$°C. Dessa forma, pode-se estimar a constante térmica como:

$$K = D\,(T - T_b) \tag{4.1}$$

em que D é a duração total do desenvolvimento, T é a temperatura média ambiental durante o período e T_b é o limiar térmico inferior. Contudo, utilizando as equações (2.2) e (3.1) para substituir D e T_b na equação 4.1, obtém-se:

$$K = \frac{1}{B}$$

A Tabela 4.1 resume os valores de T_b e K para o ciclo total de algumas das principais espécies de importância agrícola.

E quando as temperaturas diárias são variáveis? Esse caso corresponde a condições não controladas, o que ocorre em estudos de campo. O cálculo pode

Tabela 4.1: Exemplos de valores de T_b e K para diferentes insetos de importância agrícola.

Espécie	Ordem	T_b	K	Referência
Anagasta kuehniella	Lepidoptera	11,00	760,80	Stein & Parra (1987)
Leucoptera cofeella	Lepidoptera	11,40	303,80	Parra (1985)
Opogona sacchari	Lepidoptera	8,60	720,30	Lacerda et al. (2019)
Spodoptera frugiperda	Lepidoptera	13,04	390,06	Parra et al. (2021)
Spodoptera eridania	Lepidoptera	11,90	495,96	Parra et al. (2021)
Spodoptera cosmioides	Lepidoptera	13,23	462,02	Parra et al. (2021)
Spodoptera albula	Lepidoptera	13,19	478,49	Parra et al. (2021)
Tamarixia radiata	Hymenoptera	7,20	188,70	Gómez-Torres et al. (2014)
Trichogramma galloi	Hymenoptera	13,70	133,10	Parra et al. (1991)
Trichogramma pretiosum	Hymenoptera	12,80	133,30	Bleicher & Parra (1990)
Trichogramma atopovirilia	Hymenoptera	11,90	130,40	Melo et al. (2007)
Ageniaspis citricola	Hymenoptera	13,70	197,70	Chagas et al. (2002)
Diaphorina citri	Hemiptera	12,90	250,00	Nava et al. (2010)
Euschistus heros	Hemiptera	14,50	358,20	Maniero (2020)
Diabrotica speciosa	Coleoptera	11,40	474,90	Milanez (1995)
Hypothenemus hampei	Coleoptera	13,90	299,00	Giraldo-Jaramillo et al. (2018)

ser realizado com base em observações de campo (tempo de desenvolvimento total, D, e temperaturas diárias, T_i, em cada dia i). É possível escrever a relação como:

$$\sum_{i=1}^{\mathrm{D}} (T_i - T_b) = K$$

Isolando o termo T_b, consegue-se obter o limiar térmico inferior:

$$T_b = \frac{\sum_{i=1}^{\mathrm{D}} T_i - K}{D}$$

Resumo

- A relação linear entre desenvolvimento e temperatura é dada pela equação

$$\frac{1}{D} = B\,T + A$$

- Para encontrar o limiar térmico inferior, observa-se onde a reta oriunda da regressão linear cruza o eixo horizontal ou, na forma algébrica,

$$T_{\mathrm{b}} = -\frac{A}{B}$$

- A constante térmica corresponde à quantidade total de energia necessária para o desenvolvimento do inseto e pode ser calculada por

$$K = \frac{1}{B}$$

5

Cálculo de T_b e K utilizando um aplicativo

Para facilitar o cálculo dos parâmetros T_b e K por meio do modelo linear, desenvolvemos um aplicativo *Shiny app* (R Core Team, 2021) que utiliza uma planilha no formato .csv como entrada. *Shiny* é um pacote R que permite a construção de web apps a partir de um script escrito no ambiente R.

Tabela 5.1: Exemplo de um conjunto de dados de entrada utilizado pelo aplicativo desenvolvido (com cabeçalho).

Temperatura	Desenvolvimento (Dias)
30	6,5
28	7,1
25	9,7
22	15,4
20	19,4
18	27,3

O usuário seleciona um arquivo .csv, podendo ajustar as suas configurações, tais como presença ou não de cabeçalho, sinal separador de colunas, etc. O arquivo deve conter duas colunas, uma com os valores de temperatura e outra com os valores correspondentes de desenvolvimento (Tabela 5.1). O programa, então, realiza as análises necessárias, e os resultados são apresentados na aba "Análise" (Figura 5.1). A tela de saída permite a impressão do gráfico com a função linear (Equação (2.1)), assim como a edição de eixos e do título. O aplicativo está disponível em https://adrianoggarcia.shinyapps.io/exigencias_ter/.

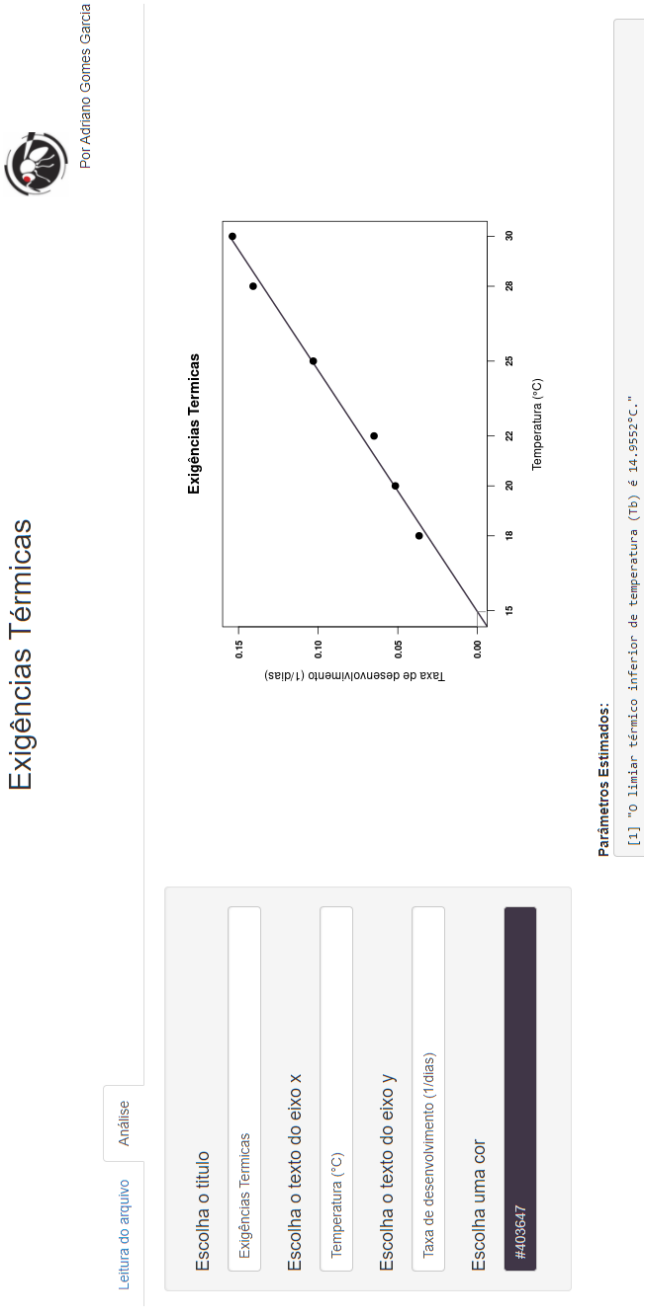


Figura 5.1: Tela de saída do aplicativo “Exigências Térmicas”.

6

Modelos não lineares para determinação da faixa de desenvolvimento dos insetos

Ao longo dos anos, pesquisadores constataram que a relação linear entre taxa de desenvolvimento e temperatura era observada somente em um intervalo restrito de temperaturas ($T < 32°$C, aproximadamente). Para temperaturas médias superiores, verificava-se um padrão não linear (Shi et al., 2011). Essa observação também pode ser intuitiva, pois, se o modelo linear fosse aplicável para qualquer temperatura, o tempo de desenvolvimento seria curtíssimo a 50°C, o que obviamente não ocorre, uma vez que a longa exposição a temperaturas tão elevadas implica na morte da maioria dos insetos. Dessa forma, são necessárias avaliações do desenvolvimento em um maior número de câmaras climatizadas para que seja observada a mudança do comportamento (linear para não linear). A Figura 6.1 mostra o comportamento da taxa de desenvolvimento de um inseto hipotético para temperaturas entre 15°C e 35°C.

Inúmeros modelos podem ser utilizados para explicar essa relação não linear, dentre eles Logan et al. (1976), Lactin et al. (1995) e Briére et al. (1999), que são representados, respectivamente, pelas equações (6.1), (6.2) e (6.3):

$$R(T) = \frac{1}{D} = \psi.\left[\exp(\sigma.T) - \exp\left(\sigma.T_{\text{máx}} - \left(\frac{T_{\text{máx}} - T}{\Delta}\right)\right)\right] \tag{6.1}$$

$$R(T) = \frac{1}{D} = \exp(\sigma.T) - \exp\left[\sigma.T_{\text{máx}} - \left(\frac{T_{\text{máx}} - T}{\Delta}\right)\right] + \lambda \tag{6.2}$$

$$R(T) = \frac{1}{D} = \alpha.T.(T - T_{\text{b}}).\sqrt{T_{\text{máx}} - T} \tag{6.3}$$

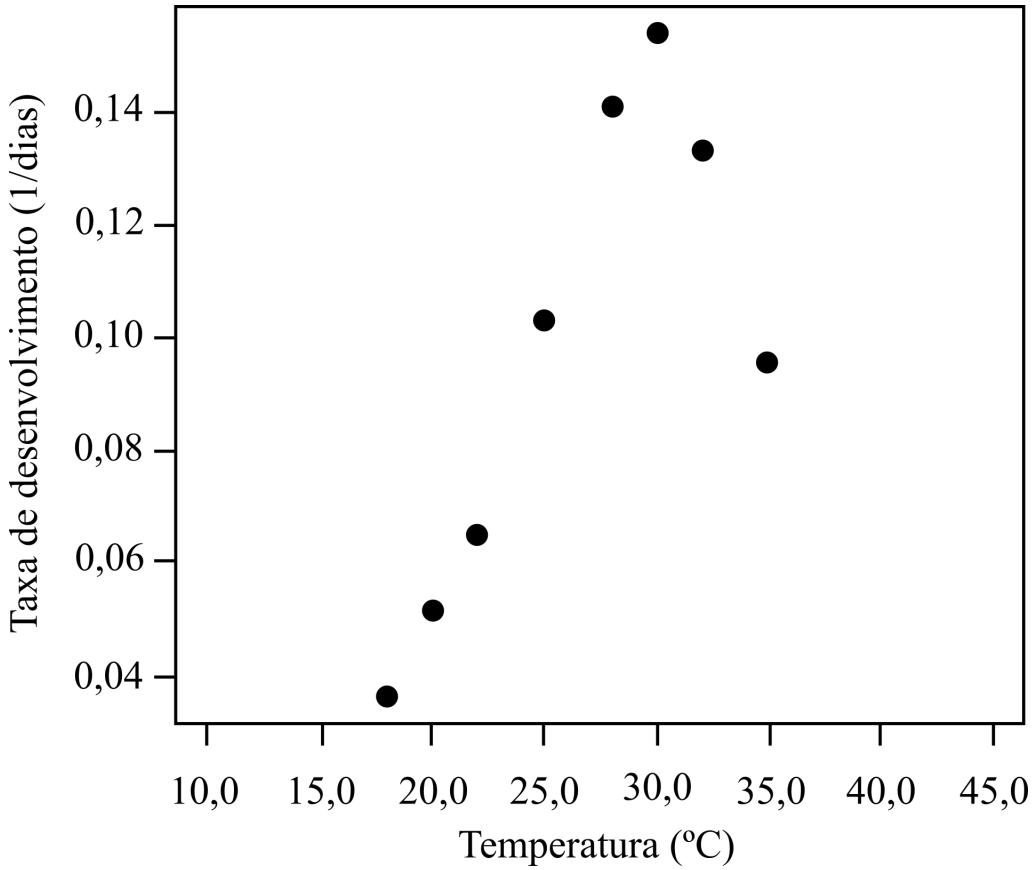
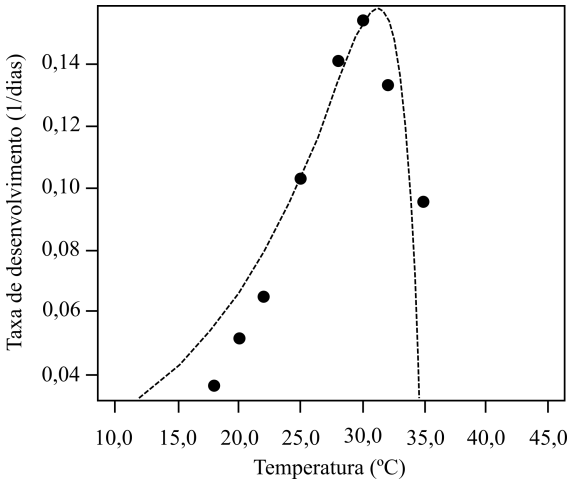
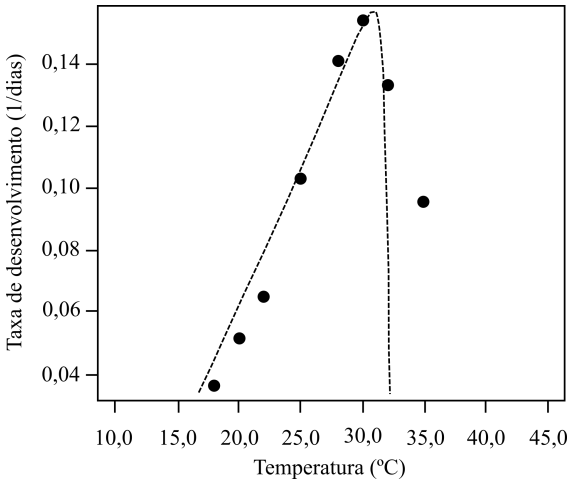


Figura 6.1: Relação entre o inverso da taxa de desenvolvimento e a temperatura para um inseto hipotético.

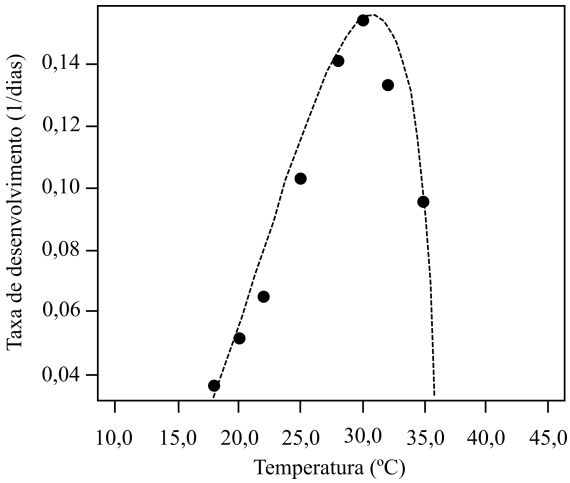
em que ψ, α, Δ, σ e λ são parâmetros que definirão o formato da curva e serão determinados de acordo com o melhor ajuste aos dados experimentais. Como pode-se verificar nessas expressões, o ajuste de dados a esses modelos permite não só a determinação do limite térmico inferior (T_{b}), como também a do limite superior de temperatura ($T_{\text{máx}}$), fornecendo a faixa de desenvolvimento do inseto. Contudo, a limitação na determinação desses modelos é a necessidade de expandir as temperaturas avaliadas, de maneira que haja um número suficiente de dados após o ponto máximo da função para o ajuste da curva. Além dos limiares inferior e superior, também é possível determinar a temperatura que otimiza a taxa de desenvolvimento, $T_{\text{óti}}$, dada por $T_{\text{óti}} = \frac{dR(T)}{dT} = 0$ (Figura 6.2). A faixa de desenvolvimento do inseto está diretamente relacionada à sua distribuição geográfica, sendo que espécies de climas quentes tendem a apresentar maiores valores de T_{b} e $T_{\text{máx}}$.



(a) Logan



(b) Lactin



(c) Brière

Figura 6.2: Modelos não lineares relacionando à taxa de desenvolvimento com a temperatura, ajustados a um conjunto de dados hipotéticos.

Orientações

• A função “nls”, *nonlinear least squares*, do pacote “stats” do R permite estimar parametros desconhecidos de um modelo nao linear e pode auxiliar no ajuste dos modelos não lineares aos dados experimentais. Mais detalhes no link https://www.rdocumentation.org/packages/stats/versions/3.6.2/topics/nls.

• Para a maioria dos estudos com insetos de ambientes tropicais, um total de sete temperaturas estudadas, sendo ao menos uma delas superior a 32° C, possibilitou a utilização de modelos não lineares.

• O critério de Akaike (AIC) é uma métrica que permite a comparação entre modelos: quanto menor o valor, melhor o modelo. Tal métrica pode ser utilizada como critério para decidir qual dos modelos não lineares representa melhor os dados experimentais (Tran et al., 2012).

7

Zoneamento geográfico de espécies com base em T_b e K

Com base nos valores de T_b e K obtidos no modelo linear, pode-se estimar o número de gerações em determinada localidade caso as temperaturas sejam conhecidas:

$$G = \frac{D\,(T - T_b)}{K} \tag{7.1}$$

em que G é o número de gerações, D é o intervalo de tempo avaliado, T é a temperatura média do período D e T_b é o limiar térmico inferior. No caso de temperaturas variáveis, para intervalos iguais de tempo (ex: meses), a equação (7.1) pode ser escrita como:

$$G = \sum_{i=1}^{\text{total}} \frac{D_i\,(T_i - T_b)}{K}$$

em que T_i é a temperatura média em cada um dos meses i. Com base no número de gerações de diferentes localidades, é possível utilizar ferramentas SIG (Sistema de Informação Geográfica) para a interpolação de pontos georreferenciados (com coordenadas geográficas conhecidas) que estejam associados ao número de gerações.

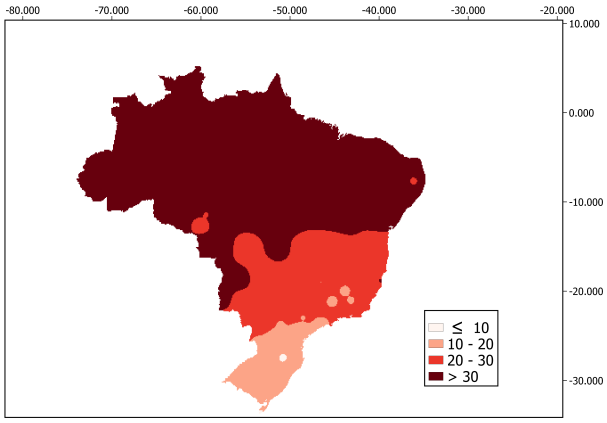
A Tabela 7.1 apresenta um exemplo de conjunto de dados que devem ser inseridos em um software que permita a manipulação de dados georreferenciados. Ela contém a latitude, a longitude e os respectivos números de gerações calculados com base nas temperaturas locais para uma espécie hipotética. Utilizando essa planilha e interpolação espacial, é possível obter mapas como os da Figura 7.1, que consistem na representação da distribuição do número de gerações de *Trichogramma spp.* no espaço geográfico brasileiro.

Tabela 7.1: Exemplo hipotético de uma planilha de entrada para ser utilizada em um software de Sistema e Informação Geográfica (ex: QGIS). A planilha contém as latitudes, as longitudes e os números de gerações calculados com base nas temperaturas nessas coordenadas.

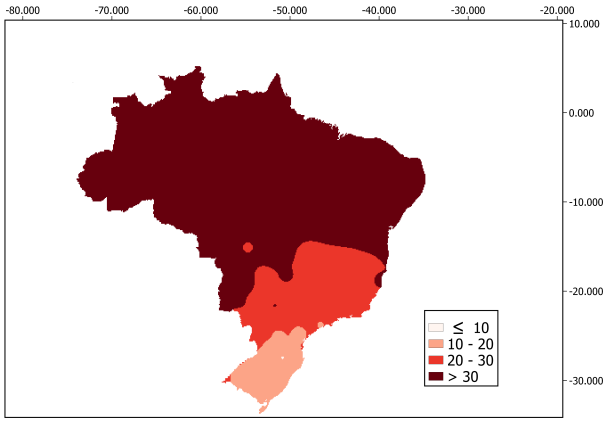
Latitude	Longitude	Número de gerações
-0,25	-48,75	7,08
-0,25	-49,25	6,89
-0,25	-49,75	6,73
-0,25	-50,25	6,67
-0,25	-50,75	6,67
-0,25	-51,25	6,60
-0,25	-51,75	6,37
-0,25	-52,25	6,40
-0,25	-52,75	6,16
-0,25	-53,25	6,15

Orientações

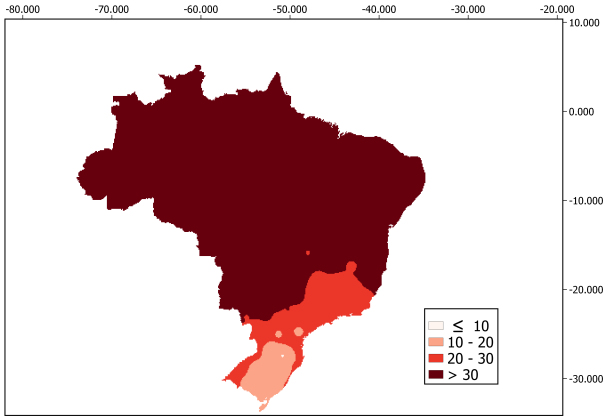
- Informações climáticas de qualquer localidade podem ser obtidas no site https://power.larc.nasa.gov/.
- O QGIS é um software que permite a manipulação, análise e representação de dados georreferenciados. Ele pode ser baixado gratuitamente no site https://www.qgis.org/en/site/
- Um dos métodos mais simples para fazer a interpolação de dados é o IDW (Inverse Distance Weighting). Ele baseia-se na média dos valores ponderada pela distância ao ponto que se quer estimar. Essa ferramenta está disponível dentro do QGIS.



(a) *Trichogramma galloi*



(b) *Trichogramma pretiosum*



(c) *Trichogramma atopovirilia*

Figura 7.1: Zoneamento climático indicando o número de gerações anual de três espécies do gênero *Trichogramma* em diferentes localidades no Brasil.

Referências

Alberti, L.; Diniz, A. J. F.; Garcia, A. G.; Parra, J. R. P. (2021). Determining the minimum temperature for storage of *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae) adults for biological control of Asian citrus psyllid. **Neotrop Entomol.**, v.50, p.114 – 120.

Bleicher, E.; Parra, J. R. P. (1990). Espécies de *Trichogramma* parasitoides de *Alabama argillacea*. Determinação das exigências térmicas de três populações. **Pesq Agropec Bras**, v.25, p.215–219.

Briére, J. F.; Pracros, P.; Le Roux, A. I.; Pierre, J. S. (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. **Env Entomol**, v.28, p.22–29.

Campbell, A.; Frazer, B. D.; Gilbert, N.; Gutierrez, A. P.; Mackauer, M. (1974). Temperature requirements of some aphids and their parasites. **J Appl Ecol**, v.11, p.431–438.

Chagas, M. C. M.; Parra, J. R. P.; Milano, P.; Nascimento, A. M.; Parra, A. L. G. C.; Yamamoto, P. T. (2002). *Ageniaspis citricola*: criação e estabelecimento no Brasil, páginas 377-391. In: Parra, J. R. P.; Botelho, P. S. M.; Corrêa-Ferreira, B. S.; Bento, J. M. S. (Ed.). **Controle biológico no Brasil:Parasitóides e predadores**. São Paulo: Manole p.

Garcia, A. G.; Ferreira, C. P.; Godoy, W. A. C.; Meagher, R. L. (2019). A computational model to predict the population dynamics of *Spodoptera frugiperda*. **J Pest Sci**, v.92, n.2, p.429–441.

Garcia, A. G.; Godoy, W. A. C.; Thomas, J. M. G.; Nagoshi, R. N.; Meagher., R. L. (2017). Delimiting strategic zones for the development of fall armyworm on corn in the state of Florida based on thermal requirements and GIS modeling. **J Eco Entomol**, v.111, n.1, p.120–126.

Giraldo-Jaramillo, M.; Garcia, A. G.; Parra, J. R. P. (2018). Biology, thermal requirements and estimation of the number of generations of *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Curculionidae) in the state of São Paulo, Brazil. **J Econ Entomol.**, v.111, n.5, p.2192–2200.

Gómez-Torres, M. L.; Nava, D. E.; Parra, J. R. P. (2014). Thermal hygrometric requirements for the rearing and release of *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera, Eulophidae). **Rev Bras Entomol.**, v.58, p.291–295.

Haddad, M. L.; Parra, J. R. P.; Moraes, R. C. B. (1999). **Métodos para estimar os limites térmicos inferior e superior de desenvolvimento de insetos**. Piracicaba. 29p.

Lacerda, L. F.; Coelho, A.; Garcia, A. G.; Sentelhas, P. C.; Parra, J. R. P. (2019). Biology at different temperatures, thermal requirements, and ecological zoning of *Opogona sacchari* (Bojer, 1856), the banana moth. **J Econ Entomol**, v.112, n.4, p.1676–1682.

Lactin, D. J.; Holliday, N.; Johnson, D.; Craigen., R. (1995). Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. **Environ Entomol**, v.24, p.68–75.

Lee, R. E.; Delinger, D. E. (1991). **Insects at low temperatures**. London: Chapman & Hall. 514p.

Logan, J. A.; Wollkind, D. J.; Hoyt, S. C.; Tanigoshi, L. K. (1976). An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. **Environ Entomol**, v.5, p.1133–1140.

Maniero, L. R. (2020). Exigências térmicas e higrométricas de *Euschistus heros* (Fabricius, 1798) (Hemiptera: Pentatomidae), criado em dietas natural e artificial, visando ao zoneamento da praga no Brasil. 64p. Dissertação de mestrado - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Melo, R. L.; Pratissoli, D.; Polanczyk, R. A.; Melo, D. F.; Barros, R.; Milanez., A. M. (2007). Biologia e exigências térmicas de *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) em ovos de *Diaphania hyalinata* L. (Lepidoptera: Pyralidae). **Neotrop Entomol**, v.36, n.3, p.431–435.

Milanez, J. M. Técnicas de criação e bioecologia de *Diabrotica speciosa* (Germar, 1824) (Coleptera: Chrysomelidae) (1995). 102p. Doutorado em entomologia - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Morris, R. F.; Fulton, W. C. (1970). Models for the development and survival of *Hyphantria cunea* in relation to temperature and humidity. **Mem Entomol Soc Can**, v.70, p.1–60.

Nava, D. E.; Gomez-Torres, M. L.; Rodrigues, M. D.; Bento, J. M. S.; Haddad, M. L.; JRP, P. R. P. P. (2010). The effects of host, geographic origin, and gender on the thermal requirements of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae). **Environ Entomol**, v.39, p.678–684.

Parra, J. R. P. (1985). Biologia comparada de *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Mèneville, 1842) (Lepidoptera: Lyonetiidae) visando ao seu zoneamento ecológico no estado de São Paulo. **Rev Bras Entomol**, v.29, n.1, p.45–76.

Parra, J. R. P.; Coelho Jr., A.; Cuervo-Rugno, J. B.; Garcia, A. G.; de Andrade Moral, R.; Specht, A.; Neto, D. D. (2021). Important pest species of the Spodoptera complex: Biology, thermal requirements and ecological zoning. **Journal of Pest Science**, p.1–18.

Parra, J. R. P.; Zucchi, R. A.; Silveira Neto, S.; Haddad, M. L. (1991). Biology and thermal requirements of *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. distinctum* Zucchi, in two alternative hosts. **Les Colloques de l'INRIA**, v.56, p.23–27.

R Core Team. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2021).

Shi, P.; Ge, F.; Sun, Y.; Chen, C. (2011). A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. **J Asia Pac Entomol**, v.14, n.1, p.15–20.

Stein, C. P.; Parra, J. R. P. (1987). Aspectos biológicos de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879) criada em 2 substratos alimentares. **An Soc Entomol Brasil**, v.16, p.173–185.

Tran, L. T.; Worner, S. P.; Hale, R. J.; Teulon, D. A. J. (2012). Estimating development rate and thermal requirements of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae) reared on potato and tomato by using linear and nonlinear models. **Environ Entomol**, v.41, n.5, p.1190–1198.

Worner, S. P. (1992). Performance of phenological models under variable temperature regimes: Consequences of the Kaufmann or rate summation effect. **Environ Entomol.**, v.21, p.689–699.