



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGÍA AGRÍCOLA MAESTRÍA EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL

MODELACIÓN DE LA DINÁMICA DE POBLACIONES DE TRIPS (INSECTA:
THYSANOPTERA) EN EL CULTIVO DE AGUACATE (*Persea americana*
Mill.)

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL

PRESENTA:

JAINER ONIEL SOSA CALIX

BAJO LA SUPERVISIÓN DE:

DIRECTOR: DR. JOEL PINEDA PINEDA

CODIRECTOR: DR. IRINEO LORENZO LÓPEZ CRUZ



APROBADA

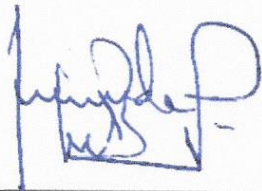


Chapingo, Estado de México, Mayo de 2021

**MODELACIÓN DE LA DINÁMICA DE POBLACIONES DE TRIPS (INSECTA:
THYSANOPTERA) EN EL CULTIVO DE AGUACATE (*Persea americana*
Mill.)**

Tesis realizada por **JAINER ONIEL SOSA CALIX** bajo la supervisión, del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL


DIRECTOR: _____
Dr. Joel Pineda Pineda


CODIRECTOR: _____
Dr. Irineo Lorenzo López Cruz


ASESOR: _____
M.C. Antonio Segura Miranda

CHAPINGO, ESTADO DE MÉXICO, A MAYO DEL 2021.

CONTENIDO

	Página
CONTENIDO	iii
LISTA DE CUADROS	v
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE APÉNDICES.....	xxi
DEDICATORIA	xxii
AGRADECIMIENTOS	xxiii
DATOS BIOGRÁFICOS	xxiv
RESUMEN GENERAL	xxv
GENERAL ABSTRACT.....	xxvi
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	27
2. REVISIÓN DE LITERATURA	29
2.1 Modelación de la dinámica poblacional de plagas insectiles.....	29
2.1.1 Modelos matriciales.....	30
2.1.2 Modelos fenológicos.....	31
2.1.3 Ecuaciones diferenciales.....	32
2.1.4 Modelos de competencia.....	43
2.1.5 Ajuste de modelos.....	45
2.2 Modelación para monitorear el riesgo de invasión por plagas	46
2.2.1 Enfoque inductivo.....	46
2.2.2 Enfoque deductivo.....	47
2.2.3 Enfoques inductivo y deductivo	48
2.3 Desafíos en el modelado de distribución de insectos	48
2.4 Innovaciones metodológicas para modelar insectos.....	50
2.4.1 Redes neuronales artificiales	50
2.4.2 Autómatas celulares (CA) acopladas con lógica difusa (FL)	51

2.4.3 Fractal y multifractal	52
2.4.4 Percolación y distribución de grupos o agregados	54
2.4.5 Sincronización	56
2.4.6 Enfoque basado en agentes.....	56
2.4.7 Aplicación de la teledetección en la evaluación de plagas	57
2.5 Modelación de la interacción plaga - cultivo.....	58
2.6 Modelación poblacional de trips en diferentes cultivos	61
2.7 LITERATURA CITADA	64
3. ARTÍCULO CIENTÍFICO	74
MODELOS DINÁMICOS SIMPLE Y COMPLEJO PARA POBLACIONES DE TRIPS (<i>Scirtothrips perseae</i>) EN EL CULTIVO DE AGUACATE (<i>Persea americana</i> Mill.): DESARROLLO, SIMULACIÓN Y ANÁLISIS.	74
RESUMEN.....	74
3.1 INTRODUCCIÓN.....	76
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	79
3.2.1 Modelo simple o compartimental de la población de trips.....	79
3.2.1.1 Estructura del modelo.....	79
3.2.1.2 Procedimiento de modelación	82
3.2.1.3 Modelo computacional.....	90
3.2.1.4 Análisis de sensibilidad	92
3.2.2 Modelo complejo o distribuido de la población de trips.....	93
3.2.2.1 Estructura del modelo.....	93
3.2.2.2 Procedimiento de modelación	96
3.2.2.3 Modelo computacional.....	103
3.3 RESULTADOS.....	106
3.3.1 Modelo simple o compartimental.....	106
3.3.2 Modelo complejo o distribuido	120
3.4 DISCUSIÓN DE RESULTADOS	181

3.5 CONCLUSIONES.....	182
3.6 LITERATURA CITADA	184
3.7 APÉNDICES.....	187

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Ventajas y desventajas de las herramientas, enfoques y métodos de uso común para el modelado de plagas insectiles.	50
Cuadro 2. Lista de parámetros y valores usados en las simulaciones numéricas.	64
Cuadro 3. Condiciones iniciales de las variables de estado del modelo simple.	81
Cuadro 4. Ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) del modelo simple.	81
Cuadro 5. Tabla de vida de <i>Scirtothrips perseae</i>	83
Cuadro 6. Tasa de desarrollo de huevos (<i>DREGGT</i>).....	84
Cuadro 7. Tasa de desarrollo de larvas 1 macho (<i>DRML1T</i>).....	84
Cuadro 8. Tasa de desarrollo de larvas 1 hembra (<i>DRFL1T</i>).	84
Cuadro 9. Tasa de desarrollo de larvas 2 macho (<i>DRML2T</i>).....	84
Cuadro 10. Tasa de desarrollo de larvas 2 hembra (<i>DRFL2T</i>).	85
Cuadro 11. Tasa de desarrollo de prepupas macho (<i>DRMPPT</i>).....	85
Cuadro 12. Tasa de desarrollo de prepupas hembra (<i>DRFPPT</i>).	85
Cuadro 13. Tasa de desarrollo de pupas macho (<i>DRMPUT</i>).....	85
Cuadro 14. Tasa de desarrollo de pupas hembra (<i>DRFPUT</i>).	86
Cuadro 15. Tasa de desarrollo de adultos no apareados macho (<i>DRMUAT</i>). ..	86
Cuadro 16. Tasa de desarrollo de adultos no apareados hembra (<i>DRFUAT</i>). ..	86
Cuadro 17. Tasa de desarrollo de adultos apareados macho (<i>DRMMAT</i>).....	86
Cuadro 18. Tasa de desarrollo de adultos apareados hembra (<i>DRFMAT</i>).	87
Cuadro 19. Tasa de mortalidad de larvas en primer estadio (<i>RMR_{L1}</i>).....	87

Cuadro 20. Tasa de mortalidad de larvas en segundo estadio (RMR_{L2}).....	87
Cuadro 21. Tasa de mortalidad de prepupas (RMR_{PP}).	87
Cuadro 22. Tasa de mortalidad de pupas (RMR_{PUP}).....	88
Cuadro 23. Período de oviposición de <i>S. perseae</i>	88
Cuadro 24. Tasa de oviposición ($OVRT$).	88
Cuadro 25. Proporción de machos y hembras ($SEXRT$).....	89
Cuadro 26. Temperatura máxima del aire empleada en el modelo simple.	90
Cuadro 27. Temperatura mínima del aire empleada en el modelo simple.	91
Cuadro 28. Ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) del modelo complejo.	97
Cuadro 29. Tasa de dispersión relativa de huevos ($RDEGGT$).....	98
Cuadro 30. Tasa de dispersión relativa de larvas 1 machos ($RDML1T$).	99
Cuadro 31. Tasa de dispersión relativa de larvas 1 hembras ($RDFL1T$).	99
Cuadro 32. Tasa de dispersión relativa de larvas 2 machos ($RDML2T$).	99
Cuadro 33. Tasa de dispersión relativa de larvas 2 hembras ($RDFL2T$).	99
Cuadro 34. Tasa de dispersión relativa de prepupas machos ($RDMPPPT$).....	100
Cuadro 35. Tasa de dispersión relativa de prepupas hembras ($RDFPPT$). ...	100
Cuadro 36. Tasa de dispersión relativa de pupas machos ($RDMPUT$).....	100
Cuadro 37. Tasa de dispersión relativa de pupas hembras ($RDFPUT$).	100
Cuadro 38. Tasa de dispersión relativa de adultos no apareados machos ($RDMUAT$).....	101
Cuadro 39. Tasa de dispersión relativa de adultos no apareados hembras ($RDFUAT$).	101
Cuadro 40. Tasa de dispersión relativa de adultos apareados machos ($RDMMAT$).	101
Cuadro 41. Tasa de dispersión relativa de adultos apareados hembras ($RDFMAT$).....	101
Cuadro 42. Número de clases por cada etapa de desarrollo.	102

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama relacional del crecimiento poblacional de mosca blanca de invernadero. Fuente: Van Roermund et al. 1997.....	42
Figura 2. Treinta y tres (33) semanas de muestreo de campo de la densidad poblacional de un insecto (polilla dorso de diamante) por planta de repollo y predicciones de este utilizando el modelo de Lotka-Volterra. Fuente: Tonnang et al. 2017.	43
Figura 3. Diagrama que resume un enfoque para modelar en el campo la propagación de los daños causados por las larvas de plagas fitófagas. Fuente: Bone et al. 2006; Guimapi et al. 2016.	53
Figura 4. Variación en la escala de observación de la propagación de daños foliares de <i>B. fusca</i> en una finca de maíz con relación al tiempo (semanas). Fuente: Ndjomatchoua et al. 2016.	55
Figura 5. Diagrama de flujo que vincula el modelo de cultivo con el daño de plagas mediante un sistema de lógica difusa. Fuente: Tonnang et al. 2017.	59
Figura 6. Diagrama relacional de la estructura del modelo WHEATPEST. Fuente: Forrester (1961).	60
Figura 7. Diagrama relacional del modelo compartimental de la población de trips. Fuente: elaboración propia.	80
Figura 8. Diagrama relacional del modelo complejo. Fuente: Elaboración propia.	94
Figura 9. Predicción de la población de huevos de trips mediante el modelo compartimental programado en Matlab y FST, con tasa de oviposición variable y proporción de sexos variable.	106
Figura 10. Predicción de la población de huevos de trips mediante el modelo compartimental programado en Matlab y FST, con tasa de oviposición variable y proporción de sexos constante (0.5).	107
Figura 11. Análisis de sensibilidad de la población de huevos de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.....	108
Figura 12. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición y proporción de sexos variable. Programación en Matlab. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer	

instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.	109
Figura 13. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición y proporción de sexos variable. Programación en FST. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.	110
Figura 14. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición variable y proporción de sexos constante. Programación en Matlab. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.	111
Figura 15. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición variable y proporción de sexos constante. Programación en FST. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.	112
Figura 16. Análisis de sensibilidad de la población de machos en primer instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	113
Figura 17. Análisis de sensibilidad de la población de machos en segundo instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	114
Figura 18. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado de prepupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	114
Figura 19. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado de pupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	115

Figura 20. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado adulto no apareados mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	116
Figura 21. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado adulto apareados mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	116
Figura 22. Análisis de sensibilidad de la población de hembras en primer instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	117
Figura 23. Análisis de sensibilidad de la población de hembras en segundo instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	118
Figura 24. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de prepupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	118
Figura 25. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de pupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	119
Figura 26. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de adulto no apareado mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	119
Figura 27. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de adulto apareado mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.	120
Figura 28. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.	121

- Figura 29.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....122
- Figura 30.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.122
- Figura 31.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....123
- Figura 32.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.123
- Figura 33.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....124
- Figura 34.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.124
- Figura 35.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.125
- Figura 36.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....125
- Figura 37.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....126

Figura 38. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....	126
Figura 39. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales....	127
Figura 40. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.....	128
Figura 41. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.	128
Figura 42. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.....	129
Figura 43. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.	129
Figura 44. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.....	130
Figura 45. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.	130

- Figura 46.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.131
- Figura 47.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.131
- Figura 48.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.132
- Figura 49.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.132
- Figura 50.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.133
- Figura 51.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.133
- Figura 52.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.....134
- Figura 53.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.135

- Figura 54.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.....135
- Figura 55.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.136
- Figura 56.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.....136
- Figura 57.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.137
- Figura 58.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.137
- Figura 59.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.....138
- Figura 60.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.138
- Figura 61.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.139
- Figura 62.** Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.139

Figura 63. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.	140
Figura 64. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.....	141
Figura 65. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	141
Figura 66. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.....	142
Figura 67. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	142
Figura 68. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.....	143
Figura 69. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	143
Figura 70. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	144
Figura 71. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.....	144

Figura 72. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	145
Figura 73. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	145
Figura 74. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	146
Figura 75. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.	146
Figura 76. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	148
Figura 77. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	148
Figura 78. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	149
Figura 79. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	150
Figura 80. Boxcars trains de hembras del primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	150

Figura 81. Boxcars trains de hembras del primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	151
Figura 82. Boxcars trains de machos del segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	152
Figura 83. Boxcars trains de machos del segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	152
Figura 84. Boxcars trains de hembras del segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	153
Figura 85. Boxcars trains de hembras del segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	153
Figura 86. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	154
Figura 87. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	155
Figura 88. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	155
Figura 89. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	156

Figura 90. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	157
Figura 91. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	157
Figura 92. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	158
Figura 93. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	158
Figura 94. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	159
Figura 95. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	160
Figura 96. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	160
Figura 97. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	161
Figura 98. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	162

Figura 99. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	162
Figura 100. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	163
Figura 101. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos constante (0.5).	163
Figura 102. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	165
Figura 103. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	165
Figura 104. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	166
Figura 105. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	167
Figura 106. Boxcars trains de hembras en primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	167
Figura 107. Boxcars trains de hembras en primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	168

Figura 108. Boxcars trains de machos en segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	169
Figura 109. Boxcars trains de machos en segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	169
Figura 110. Boxcars trains de hembras en segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	170
Figura 111. Boxcars trains de hembras en segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	170
Figura 112. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	171
Figura 113. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	172
Figura 114. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	172
Figura 115. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	173
Figura 116. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	174

Figura 117. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	174
Figura 118. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.	175
Figura 119. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	175
Figura 120. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	176
Figura 121. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	177
Figura 122. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	177
Figura 123. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	178
Figura 124. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	179
Figura 125. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	179

Figura 126. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	180
Figura 127. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.....	180

LISTA DE APÉNDICES

Apéndice 1. Programación en FORTRAN simulation Translator (FST) del modelo simple o compartimental.....	187
Apéndice 2. Programación en FORTRAN simulation Translator (FST) del modelo complejo o distribuido.....	190

DEDICATORIA

A mi madre **Urbelina Calix** y a mi padre **Robelo Sosa** por su incondicional apoyo en estos casi dos años y medio de estudio en el posgrado.

A mi hermano **Ariel Sosa** que ha sabido brindarme oportunamente ese apoyo de hermano y amigo que he necesitado, y a mi familia por estar siempre cuando los necesito.

A las profesoras **Nelly Morga** y **Suyapa Cerna**, y al **Dr. José María Ordoñez**, Hondureños ilustres a quienes admiro mucho y que Dios los puso en mi camino para ayudarme a ser aquel estudiante, académico y profesional de éxito que ellos pudieron ver en mí. Con ellos estaré eternamente agradecido.

De manera muy cariñosa y con mucho aprecio y respeto, a las licenciadas **Bessy Pineda** y **Sonia Meza**, por ser las mejores amigas que un hombre pudiese tener, y por apoyarme en los momentos más difíciles y desafiantes que hasta el momento me he enfrentado en el ámbito académico.

Al Maestro **Antonio Segura Miranda** por la oportunidad de estudiar el posgrado en la prestigiosa UACH.

Al **Dr. Irineo Lorenzo López Cruz** y al **Dr. Joel Pineda Pineda** por su confianza, dirección, paciencia y apoyo en la culminación de este trabajo.

A la **Dra. Elisa Durán** por su amistad y apoyo en la obtención de la información necesaria para el desarrollo de este trabajo de investigación.

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, por el apoyo económico otorgado para llevar a cabo mis estudios durante el posgrado.

Al programa de la **Maestría en Ciencias en Protección Vegetal** perteneciente al departamento de **Parasitología Agrícola** de la **Universidad Autónoma Chapingo (UACH)** por apoyarme y ser parte de mi desarrollo profesional.

A la **Universidad Nacional de Agricultura**, Catacamas, Olancho, Honduras. Por apoyarme y permitirme acceder a oportunidades de formación académica únicas, ya que de lo contrario hubiese sido imposible.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT)**, la **Organización de los Estados Americanos (OEA)**, la **Agencia Mexicana de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AMEXCID)** y la **Organización Panamericana de la Salud (OPS/OMS)**, por permitirme ser parte del programa **CONACYT-OEA-AMEXCID 2019** y aportarme su granito de arena en mi meta de obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS.

Al **PhD. Ricardo Arias**, al **Sr. Alfonso Sosa**, al **Sr. Mario Lobo** y a la **Asociación de Agricultores y Ganaderos de Oriente (ADAGO)**, Danlí, El Paraíso, Honduras. Por aportar su granito de arena en apoyo a mi formación académica y profesional.

Finalmente, pero no menos importante, a mis 14 compañeros de posgrado. Muchas gracias a cada uno de ustedes por su tiempo, paciencia y apoyo brindado, saben que en mí siempre tendrán un amigo. Les deseo mucho éxito, salud y amor en su vida personal y profesional. ¡Cuídense mucho estimados amigos mexicanos y colombianos!

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre: Jainer Oniel Sosa Calix

Fecha de nacimiento: 26 de septiembre de 1995

Lugar de nacimiento: Danlí, El Paraíso, Honduras.

Profesión: Ingeniero Agrónomo en el Grado Académico de Licenciatura

Cedula profesional: No aplica

Desarrollo académico

Bachillerato o Carrera: Bachiller en Ciencias y Letras, cursado en el Instituto Departamental de Oriente en Danlí, El Paraíso, Honduras (2012-2013).

Licenciatura: Ingeniería Agronómica en la Universidad Nacional de Agricultura, Catacamas, Olancho, Honduras (2014-2018).

Posgrado: Maestría en Ciencias en Protección Vegetal en el departamento de Parasitología Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México, México (2019-2021).

RESUMEN GENERAL

MODELACIÓN DE LA DINÁMICA DE POBLACIONES DE TRIPS (INSECTA: THYSANOPTERA) EN EL CULTIVO DE AGUACATE (*Persea americana* Mill.)

En el presente trabajo se plantearon dos objetivos: resumir los principales enfoques del modelado dinámico de poblaciones de insectos mediante ecuaciones diferenciales (ordinarias y parciales) y el desarrollo de dos modelos matemáticos, uno simple y otro complejo, para predecir el comportamiento de la dinámica de poblaciones de trips en el cultivo de aguacate. En primer lugar, se describen los procedimientos de desarrollo de un modelo compartimental basado en ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) y un modelo complejo basado en una ecuación diferencial parcial (PDE). Ambos procedimientos se basan en datos de desarrollo, mortalidad y tasas de oviposición medidas a temperaturas constantes. Adicionalmente, el modelo basado en PDE utiliza tasas de dispersión. Ambos modelos emplean la temperatura del aire como variable de entrada. El modelo simple consta de trece ODEs mientras que la discretización de la PDE da lugar a ciento trece ODEs. En segundo lugar, se presenta la programación computacional de ambos modelos en los ambientes de simulación Fortran Simulation Translator (FST) y Matlab-Simulink, que resuelven numéricamente los modelos mediante el algoritmo de integración de Euler. Finalmente, se discuten el desempeño, las fortalezas y debilidades de los dos modelos. Las principales conclusiones de este trabajo son que ambos enfoques son necesarios para aumentar el conocimiento del comportamiento de la población de trips, pero también para utilizar diversos modelos en el combate de plagas insectiles en cultivos agrícolas como el aguacate.

Palabras clave: método del tren de vagones fraccionados, ODEs, simulación, método de Euler, modelado de plagas.

Tesis de Maestría en Ciencias en Protección Vegetal, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: Jainer Oniel Sosa Calix

Director de Tesis: Dr. Joel Pineda Pineda

Codirector de Tesis: Dr. Irineo Lorenzo López Cruz

GENERAL ABSTRACT

MODELING OF THE TRIPS POPULATION DYNAMICS (INSECTA: THYSANOPTERA) IN THE AVOCADO CROP (*Persea americana* Mill.)

In the present work, two objectives were proposed: to summarize the main approaches to the dynamic modeling of insect populations using differential equations (ordinary and partial) and the development of two mathematical models, one simple and the other complex, to predict the behavior of the thrips population dynamics in avocado crop. First, the procedures for developing a compartmental model based on ordinary differential equations (ODEs) and a complex model based on a partial differential equation (PDE) are described. Both procedures are based on data on development, mortality, and oviposition rates measured at constant temperatures. Additionally, the PDE-based model uses dispersion rates. Both models use air temperature as the input variable. The simple model consists of thirteen ODEs while the discretization of the PDE gives rise to one hundred and thirteen ODEs. Second, the computational programming of both models is presented in the Fortran Simulation Translator (FST) and Matlab-Simulink simulation environments, which numerically solve the models using the Euler integration algorithm. Finally, the performance, strengths and weaknesses of the two models are discussed. Main conclusions of this work are that both approaches are necessary to increase the knowledge of the behavior of the thrips population, but also to use various models in the combat of insect pests in agricultural crops such as avocado.

Keywords: fractional boxcar train method, ODEs, simulation, Euler method, pest modeling.

Thesis: Plant Protection, Universidad Autónoma Chapingo.

Author: Jainer Oniel Sosa Calix

Thesis Director: Dr. Joel Pineda Pineda

Thesis Codirector: Dr. Irineo Lorenzo López Cruz

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es uno de los alimentos más importantes en el mundo y es usado como complemento de todo tipo de comidas debido a su alto contenido de proteínas, vitaminas y minerales. De este se extraen aceites que son procesados y empleados en la industria cosmética y farmacéutica (SAGARPA, 2017). En México, el aguacate alcanzó en el año 2018 un máximo histórico de volumen de cosecha que asciende a 2,184,663 t, lo que posiciona al país como el mayor productor a nivel mundial seguido por República Dominicana con 387,546 t. Esto ha permitido que se ubique como el segundo producto agroalimentario de exportación más importante del país llegando a generar ingresos en el 2018 por 2,625 millones de dólares, solo por debajo de la cerveza que genera un ingreso de 4,491 millones de dólares anuales (SIAP, 2019). De acuerdo con la APEAM (2020), los principales países a los cuales se exporta son Estados Unidos, Canadá, Japón y China.

De acuerdo con Coria-Avalos (2009), la explotación comercial del cultivo de aguacate en México se ve afectada por las estrategias implementadas por productores y comercializadores para el manejo de problemas de tipo fitosanitario, principalmente. El 23% o más de los insumos que requiere el cultivo se destinan para el combate de plagas y enfermedades; particularmente múltiples insectos y ácaros que causan daños considerables. Estos generan pérdidas en producción y reducen la calidad de los frutos si dichas plagas no se manejan en forma adecuada; siendo los de mayor importancia los trips, ácaros y los barrenadores de la hoja, tronco y semilla del aguacate.

Los trips son una de las plagas de mayor importancia económica en las plantaciones de aguacate en el mundo debido a su distribución cosmopolita (Hoddle, 2008; Lewis, 1973; Nakahara, 1997). En México se han reportado cerca de 33 especies fitófagas asociadas al cultivo y agrupadas en cuatro géneros principales que son considerados como plagas de importancia: *Frankliniella* spp., *Heliothrips* spp., *Scirtothrips* spp. y *Pseudophilothrips* spp. (Johansen et al. 1999). Este insecto daña severamente brotes vegetativos, inflorescencias y frutos en

formación, lo que demerita su calidad hasta en un 25% por la aparición de abultamientos en la epidermis (Fisher and Davenport, 1989). Además, las lesiones ocasionadas pueden permitir la entrada de microorganismos patógenos (Ascención-Betanzos et al. 1999). Lo anterior ocasiona el rechazo del fruto en los mercados internacionales (Sánchez et al. 2001).

Los modelos matemáticos proporcionan un enfoque para almacenar e integrar información numérica asociada a la dinámica poblacional de plagas, y para hacer que la misma esté disponible para la toma de decisiones mediante simulación (Legaspi et al. 1997). También, los modelos de simulación proporcionan información sobre los componentes críticos de la dinámica poblacional de las plagas para seleccionar el momento oportuno y forma de integración de las medidas de control. Permiten examinar el comportamiento de la población al manipularse diferentes factores asociados (Wang and Shipp, 2001) y pueden ser una herramienta útil para el desarrollo de programas óptimos de manejo integral de plagas; al permitir que los investigadores indaguen sobre diferentes estrategias de manejo que podrían ser muy costosas y/o lentas para realizar en ensayos experimentales (Coulson and Saunders, 1987).

En el presente documento se muestran los resultados de la investigación realizada durante el período del año 2019-2020 en Uruapan, Michoacán, México, con modelos de simulación para poblaciones de trips en el cultivo de aguacate, mismos que se describen en el único artículo incluido en este trabajo (Capítulo 3). Especialmente se resaltan los aspectos metodológicos que se requieren para generar modelos matemáticos dinámicos de las poblaciones de trips. El procedimiento ilustra dos enfoques de modelación de poblaciones de trips en el cultivo de aguacate: modelo simple o compartimental y modelo complejo o distribuido. Los modelos simples consideran pocas variables de estado y ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales. El procedimiento considera las siguientes etapas: modelo conceptual mediante diagramas relacionales, la estructura del modelo dado mediante ecuaciones diferenciales y ecuaciones algebraicas, su implementación en un ambiente de simulación (Fortran

Simulation Translator [FST] y Matlab-Simulink) y el análisis de su comportamiento.

Los modelos complejos están formados por varias decenas de variables de estado y ecuaciones diferenciales no lineales resultantes de la solución numérica de la ecuación diferencial en derivadas parciales que considera como variables independientes el tiempo y el estado de desarrollo de una población de insectos. Este enfoque es conocido como el método de los furgones de tren (boxcar train method) que es la solución numérica del modelo matemático (Goudriaan, 1986).

El procedimiento incluye las siguientes etapas: modelo conceptual mediante diagramas relacionales o diagramas de flujos y existencias, la estructura del modelo mediante ecuaciones diferenciales, el cálculo de las tasas de desarrollo a partir de las tablas de vida de los insectos, el cálculo de las tasas de dispersión relativa a partir de las tablas de vida, el cálculo de los tamaños de las clases (tamaño de los vagones de ferrocarril), programación en un ambiente de simulación (FST y Matlab) y el análisis de su comportamiento (Goudriaan and van Roermund, 1989; 1993). El objetivo general de la investigación fue revisar el estado del arte de los enfoques de modelación y simulación para poblaciones de trips en el cultivo de aguacate y el desarrollo y comparación de dos enfoques de modelación que usan ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales y la programación de los modelos en dos ambientes de simulación (FST y Matlab-Simulink).

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Modelación de la dinámica poblacional de plagas insectiles

De acuerdo con Tonnang et al. (2017), existe una amplia variedad de insectos que afectan la producción de cultivos y ocasionan pérdidas considerables de rendimiento. Las dificultades residen en el desarrollo y adaptación de estrategias adecuadas para predecir el comportamiento de las plagas insectiles que permita la optimización y empleo oportuno de tácticas de combate para asegurar una

mejor productividad y producción agrícola. Se han propuesto diferentes marcos de modelado conceptual y la elección de un enfoque depende en gran medida del objetivo del modelo y la disponibilidad de datos.

Los sistemas de producción agrícola pueden ser considerados como sistemas complejos con múltiples procesos que interaccionan entre sí, mismos que se componen de subsistemas (particularmente el crecimiento del cultivo y las interacciones insecto-cultivo) y componentes, cada uno con características y comportamientos propios a la vez que contribuyen al funcionamiento de todo el sistema en su conjunto (Wallach et al. 2013; Fath, 2014; Walters et al. 2016). En los sistemas de producción de cultivos muchos componentes interactúan simultáneamente con una naturaleza altamente no lineal (Wallach et al. 2013; Walters et al. 2016).

Aun cuando los modelos matemáticos son herramientas útiles para sintetizar información e hipótesis, su aplicación debe ser considerada dentro de los sistemas que se pretenden manejar. Implícito en esto último, está la determinación de las características ecológicas y socioeconómicas dentro de las cuales el modelo, sus resultados o una versión simplificada de este, deben operar para ayudar en la toma de decisiones para el manejo de plagas. En la reciente publicación de Walters et al. (2016), se aplica la modelación de sistemas dinámicos para explorar el uso de prácticas más sustentables en la producción agrícola. Los autores sugieren modelos completos que incluyan procesos biológicos, ecológicos, económicos, sociales y sus interacciones para proveer un conocimiento y entendimiento profundo del comportamiento del sistema de producción y una guía consideraciones en la implementación de prácticas que ayuden a incrementar la productividad en forma sustentable (Walters et al. 2016).

2.1.1 Modelos matriciales

Los modelos matriciales se han usado ampliamente durante décadas para describir los cambios que ocurren en las densidades de población de insectos en una región (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965; Lewis, 1977). Inicialmente, este

método solo consideraba la estructura de edad de la población en una matriz de una sola columna con el número de hembras correspondiente (Lewis, 1977). Con el tiempo el enfoque evolucionó para incluir otros factores como la temperatura (Choi and Ryoo, 2003) y la edad.

2.1.2 Modelos fenológicos

Varios autores han reportado que la respuesta fisiológica de la mayoría de las especies poiquilotérmicas se ha adaptado a cierto rango de temperatura, el cual a menudo es considerado como uno de los factores abióticos que más influencia tiene en el establecimiento y abundancia de una especie en una región (Briere, Pracros, Le Roux & Pierre, 1999; Fand et al. 2014a, 2014b). Usando el concepto de temperatura óptima, se obtuvo información de tablas de vida de las especies a temperaturas constantes en el laboratorio. Mediante un enfoque paso a paso, se establecieron y combinaron funciones matemáticas para el tiempo de desarrollo, tasa de desarrollo, mortalidad, senescencia, supervivencia y reproducción para obtener un modelo de fenología de la especie. Modelos fenológicos ya se han desarrollado para insectos lepidópteros barrenadores del tallo *Busseola fusca* (Fuller) y *Sesamia calamistis* Hampson (Khadioli et al. 2014).

El modelo se usa para estimar los umbrales de temperatura inferior y superior de la supervivencia de los insectos. Además, este modelo puede ser simulado de manera determinística o estocástica para estimar los parámetros de las tablas de vida de la especie: tasa intrínseca de aumento natural de la población (r_m), tasa de reproducción neta (R_0), tasa de aumento finito (λ), tiempo promedio de generación (G), y el tiempo de duplicación (t) (Khadioli et al. 2014).

El éxito de las acciones para el manejo de plagas insectiles depende en gran medida de la eficacia de la acción de manejo, la etapa de vida en la cual se encuentre la plaga objetivo y el momento de la intervención (Wilby and Thomas, 2002; Mills and Getz, 1996). Es importante considerar que, en los programas de manejo de plagas, la focalización en la etapa de vida más destructiva de una

plaga es fundamental para el éxito en el combate de esta (Diuk-Wasser et al. 2010).

2.1.3 Ecuaciones diferenciales

Ecuaciones diferenciales en derivadas parciales y ecuaciones diferenciales ordinarias son usadas para explicar conjuntos de datos empíricos para las fluctuaciones de la población de plagas de una sola especie a lo largo del tiempo (Nedorezov, Löhr & Sadykova, 2008; Tonnang, Nedorezov, Ochanda, Owino & Löhr, 2009). El estudio de la dinámica poblacional se enfoca en la estimación de los parámetros del modelo, comparación con resultados empíricos o mediciones de campo y la evaluación de los estados estacionarios del sistema (Nakanishi and Cooper, 1974; Gutierrez et al. 1991; Tonnang et al. 2009).

Estos modelos también se emplean para determinar la probabilidad de éxito de los programas de control biológico clásico y, por lo tanto, la interacción entre las especies de plagas (huésped) y su enemigo natural (parasitoide) (Barratt, Howarth, Withers, Kean & Ridley, 2010). Por ejemplo, el ajuste de la ecuación de Lotka-Volterra (Filho, Gléria, Figueiredo & Brenig, 2005) a los datos de densidad poblacional de la polilla dorso de diamante (DBM) *Plutella xylostella* (L.) (Hellen) para predecir la abundancia por planta de la plaga en el repollo a lo largo del tiempo (Tonnang et al. 2009). El estudio reveló un ajuste satisfactorio a las mediciones de campo y sugirió la posibilidad de usar la ecuación de Lotka-Volterra para imitar el comportamiento de las poblaciones de insectos (Tonnang et al. 2009).

❖ Enfoque que emplea modelos simples compuestos por ODEs (Ecuaciones Diferenciales Ordinarias)

Una ecuación diferencial ordinaria (ODE) describe la tasa de cambio de una población. El tamaño real de la población viene dado por la solución de la ODE que generalmente no está disponible. Para encontrar el tamaño de la población, se pueden calcular los estados estacionarios del modelo (las ODEs) y/o resolver las ODEs numéricamente en una computadora, lo que proporciona el

comportamiento del modelo. Los estados estacionarios se obtienen estableciendo la tasa de cambio en cero y resolviendo el tamaño real de la población (De Boer, 2018).

Los tiempos de duplicación y los tiempos de vida media se resuelven a partir de la solución de la ecuación de crecimiento (o disminución) exponencial $N(t) = N(0)e^{rt}$. El valor R_0 , de una población es el número esperado de descendientes de un individuo durante una generación, en las mejores circunstancias posibles (De Boer, 2018).

El procedimiento de obtener una solución numérica para un sistema de ODEs para el que tanto los parámetros como el estado inicial reciben valores numéricos explícitos, se conoce como integración numérica, o a veces, simulación numérica. La integración numérica de un modelo es una buena manera de obtener rápidamente una visión superficial del comportamiento del modelo. Eligiendo repetidamente los valores de los parámetros y las condiciones iniciales, esto puede mostrar si las poblaciones persistirán o no para los valores elegidos, si se aproximarán a valores constantes o si fluctuarán indefinidamente en el tiempo. Sin embargo, una integración numérica solo brinda información sobre un conjunto particular de parámetros y condiciones iniciales (De Roos, 2019).

La interrupción del apareamiento con señuelos a base de feromonas sexuales femeninas se encuentra dentro de los requisitos del Manejo Integral de Plagas, ya que es específica de la especie y no deja residuos tóxicos en el producto cultivado. Anguelov et al. (2017), construyó un modelo genérico gobernado por un sistema de ODEs continuas por partes, esto para simular la dinámica de una población de plagas y su respuesta al control de la interrupción del apareamiento mediante el uso de trampas.

Körner and Jakobsen (2006) desarrollaron un sistema que integra el clima de invernadero y la densidad de población de trips en el mismo. La tasa de desarrollo de trips depende principalmente de la temperatura. La temperatura del cultivo se calculó a partir de la temperatura de las hojas (T_l) en diferentes niveles del cultivo,

flujos netos de irradiación (R_i), resistencia de la capa limítrofe (r_b), resistencia de los estomas (r_s) y déficit de presión de vapor en la superficie de la hoja (VPD_s) en el dosel. Estas variables se emplean en la siguiente ecuación:

$$T_l = T_a + \left(R_i + \epsilon \sigma T_a^4 - \frac{\rho c_p}{\gamma(r_b + r_s)} VPD_s \right) / \left(4\epsilon \delta T_a^3 + \frac{\rho c_p}{r_b} + \frac{\rho c_p}{\gamma(r_b + r_s)} s \right)$$

Con temperatura del aire del invernadero (T_a), emisividad foliar (ϵ), la constante de Stefan-Boltzmann (σ), la capacidad calorífica específica del aire (c_p), la constante psicrométrica (γ), la pendiente entre la presión saturada de vapor y la temperatura del aire (s), y la absorción neta de la radiación de onda corta (R_i). El desarrollo de trips se calculó a partir de funciones del estado actual del insecto ($g(x)$), tasa de mortalidad de trips ($h(x)$) y la función de temperatura ($f(temp)$). Lo anterior se muestra en la siguiente ecuación:

$$\frac{dx}{dt} = f(temp) * g(x) * h(x)$$

El desarrollo de trips puede ser dividido en diferentes etapas de desarrollo. Se identificaron cinco etapas: huevo, larva, prepupa, pupa y adulto, donde cada estado puede ser expresado como una ecuación (Körner and Jakobsen, 2006).

Para el modelo, la tasa de mortalidad de huevos se fijó en $< 1\%$, en tanto la mortalidad entre la eclosión de huevos y trips adultos fue del 7% (Van Rijn, Mollema and Steenhuis-Broers, 1995). El promedio de la tasa o proporción de sexos, hembra/hembra + macho, fue de 0.65 (Wang and Shipp, 2001). Los datos fueron ajustados empleando una ecuación polinomial de tercer grado. La supervivencia específica por edad y la fecundidad de las hembras adultas se calculó en función de la temperatura y la edad fisiológica en grados-día (D°) (Körner and Jakobsen, 2006).

Nothnagl et al. (2008), desarrollaron un modelo para poblaciones de trips con 100 generaciones diarias. Esto se llevó a cabo mediante el uso de vectores (matrices de una sola dimensión) con 100 posiciones cada uno, donde cada generación diaria se asignó a una posición específica en el vector. El tamaño de cada

generación depende del número de hembras y de una constante de oviposición. La tasa de reproducción está controlada por la densidad de población y la cantidad de alimento disponible. Por lo tanto, se vinculó al modelo un submodelo de área foliar de la planta hospedante. Además, se seleccionó la temperatura como el factor más importante que influye en la tasa de desarrollo de trips y la duración de cada generación en cada etapa específica del desarrollo.

Maino and Kearney (2015) indican que el modelo estándar de presupuesto dinámico de energía (DEB: Dynamic Energy Budget) representa una búsqueda del modelo más simple que pueda describir la bioenergética del ciclo de vida completo de todos los organismos vivos. Una característica única de los modelos DEB es la división de la biomasa en reserva y estructural. El contenido variable de la cantidad de reserva por unidad de masa agrega un aspecto cualitativo a la biomasa, de lo contrario, esta se considera homogénea en la mayoría de los modelos de crecimiento.

Bajo condiciones ambientales constantes, la curva de Von Bertalanffy surge como un caso especial del modelo estándar DEB. En tales condiciones, la reserva y la estructura aumentan en proporción y, por lo tanto, la masa es proporcional a la estructura. En consecuencia, los exponentes de la escala de asimilación y mantenimiento, que son funciones de estructura con exponentes $2/3$ y 1 , respectivamente. Cabe mencionar que estas no cambian como funciones de masa, por ejemplo, $\frac{dm}{dt} = am^{2/3} - bm^1$ (curva de crecimiento de Von Bertalanffy). La teoría DEB proporciona a la curva de Von Bertalanffy y sus parámetros una interpretación mecanicista más precisa y se puede extender a condiciones ambientales variables donde varía la disponibilidad de alimentos (Maino and Kearney, 2015).

❖ **Enfoque del método de vagones de tren (Boxcar Train Method)**

En un modelo diseñado para una población con una sola generación, las etapas de desarrollo pueden ser tratadas como una sola variable de estado. Sin embargo, cuando se tiene una distribución de edades o etapas de desarrollo, el

método “Boxcar Train” es adecuado para simular el proceso de desarrollo de toda la población. Durante el proceso de simulación, cierta dispersión (variabilidad) puede ocurrir dentro de las tasas de desarrollo de diferentes individuos. Tres tipos de “Boxcar Train” son posibles, difiriendo principalmente en la dispersión de las tasas de desarrollo. En el “Escalator Boxcar Train”, la dispersión es prácticamente ausente. En el “Fixed Boxcar Train”, la dispersión es bastante sustancial y fuertemente determinada por el número de “Boxcars” (grupos de clases de edad). El método de “Fractional Boxcar Train” incluye un parámetro que permite que la dispersión pueda ser variada entre dos extremos, y pueda ser alterado durante el proceso de simulación (Goudriaan and van Roermund, 1989).

Con el método de los Vagones de Tren Fijos (Fixed Boxcar Train) es posible influir en la dispersión mediante la elección del número de vagones (grupos o conjuntos de clases de edad). Este número determina el coeficiente de variación, y lo fija a un valor de $1/\sqrt{N}$. Una vez que este valor es fijado, ya no puede cambiar durante la simulación. Para hacer variar este valor, es necesario emplear un método más flexible conocido como Vagones de Tren Fraccionales (Fractional Boxcar Train) (Goudriaan, 1986).

Con el método de Vagones de Tren de “Escaleras mecánicas” (Escalator Boxcar Train) se produce una nueva numeración cíclica, esto también puede considerarse como un cambio de valor completo en el siguiente vagón. En cambio, con el método de vagones de tren fraccionales no se desplaza el contenido completo, sino que solo una fracción (F) del mismo al siguiente vagón o grupo de clases de edad. En este sentido, para compensar los valores mínimos este mecanismo debe ocurrir con mayor frecuencia. La fracción “ F ” se encuentra en un rango de 0 y 1 (Goudriaan, 1986).

Debido a que el movimiento a través de los vagones o cajas es por pulsos u ondas, las ecuaciones diferenciales deben ser reemplazadas por ecuaciones en diferencia. En el método de vagones de tren fraccionales, el valor del umbral superior se designa en F_y . Cuando ese valor es excedido, la fracción cambia y la

cantidad g' disminuye (Goudriaan, 1986). También el contenido del vagón o caja “ j ” disminuye de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$H_{i,j} = H_{i,j-1} - FH_{i,j-1}$$

Donde “ j ” es el número de cambios desde el valor inicial. En este caso el vagón precedente o anterior se mantiene en cero. Luego $H_{i,j}$ estará dada por:

$$H_{i,j} = H_{i,0}(1 - F)^j$$

El contenido completo de este vagón se transfiere al primer vagón, de esta manera se tiene el siguiente valor $H_{0,j} = 0$. El último vagón recibirá la transferencia por pulsos o fracciones del vagón anterior. Sin embargo, el flujo de salida será diferente.

El primer cambio fraccional no ocurre en el tiempo cero, sino solo cuando g' es igual a F_γ . Hay casos donde la velocidad de desarrollo v es constantes, esto sucede en un tiempo F_γ/v , o en un tiempo F_τ (Goudriaan, 1986). La expresión para el promedio del tiempo de residencia ($\bar{\tau}$) es:

$$\bar{\tau} = \frac{1}{H_0} \sum_{j=1}^{\infty} j F_\tau H_0 (1 - F)^{j-1} F$$

Donde: F_τ = tiempo; $H_0(1 - F)^{j-1}F$ = cantidad transferida.

La evaluación de esta expresión proporciona:

$$\bar{\tau} = \tau$$

Los resultados muestran que el retraso por cada vagón o caja (tiempo de residencia) es independiente del valor de F . También, el retraso total del tren de vagones (grupo de clases de edad) es independiente de F , y es igual a N_τ (Goudriaan, 1986).

En el caso de la dispersión, esta se evalúa por:

$$\sigma_t^2 = \frac{1}{H_0} \sum_{j=1}^{\infty} (jF_{\tau} - \tau)^2 H_0(1 - F)^{j-1}F$$

Donde: $(jF_{\tau} - \tau)^2$ = desviación; $H_0(1 - F)^{j-1}F$ = cantidad transferida.

Mediante la expresión anterior, se obtiene:

$$\sigma_t^2 = \tau^2(1 - F)$$

Este resultado muestra que la dispersión está relacionada linealmente con el valor de la fracción F . La dispersión ocurre en cada vagón o clase de edad, de manera que la dispersión total o en todo el tren de vagones (Boxcar Train) es:

$$\sigma_t^2 = N\tau^2(1 - F)$$

La dispersión en el flujo de entrada presenta una complicación, en este sentido la amplitud de la clase cero debe tener un valor de umbral superior igual a F_{τ} (Goudriaan, 1986). Es por ello que la ecuación anterior debe modificarse de la siguiente manera:

$$\sigma_t^2 = \tau^2(N(1 - F) + F^2/6)$$

De acuerdo con Goudriaan and van Roermund (1993), en las poblaciones de insectos, especialmente si son polivoltinos (más de una generación por temporada), ocurren varias etapas de desarrollo simultáneamente. En este sentido cada etapa requeriría su propia simulación. También, las nuevas generaciones nacen continuamente y se suman a la complejidad de la estructura de la población. La técnica del tren de vagones (Boxcar Train) se ocupa de todas las posibles etapas de desarrollo simultáneamente. Antes de que comience la simulación, el eje de desarrollo de una etapa se divide en varias clases o vagones, cada uno con idéntica amplitud de desarrollo. Si es necesario, se pueden encadenar varios trenes de vagones separados. Por ejemplo, uno para permitir la etapa de huevo, uno para la etapa juvenil y otro para la etapa adulta.

El método de vagones de tren fraccionales puede ser usado cuando la dispersión relativa a través del flujo varía durante la simulación, de manera que tanto el

retraso y la dispersión deben de programarse para calcular la fracción F que cambiará de un vagón al siguiente (Goudriaan and van Roermund, 1993).

Van Roermund (1995), desarrolló un modelo estocástico de simulación de Monte Carlo para el comportamiento de búsqueda de alimento del parasitoide *Encarsia formosa* en plantas de tomate de invernadero infestadas con mosca blanca (*Trialeurodes vaporariorum*). El parasitoide puede volar de una hoja a otra y de un lado a otro en la misma hoja. El modelo inicia con el número de folíolos por planta, el número de folíolos infestados y el número de cada estadio inmaduro de mosca blanca por folíolo infestado. El tamaño de paso de integración fue de 1.2 segundos, aproximadamente una décima parte del coeficiente de tiempo más pequeño del modelo (tiempo de manejo para el descarte o rechazo de una mosca parasitada) ya que es necesario para una integración numérica precisa.

La precisión se probó comparando los resultados de la simulación con los obtenidos en un paso de tiempo del doble o la mitad del tamaño. Debido a que *E. formosa* no se alimenta en la oscuridad (Hoogcarspel and Jobsen, 1984), el tiempo de simulación se fijó en una duración del día de 16 horas. La temperatura se mantuvo constante a 25 °C. El número de réplicas fue de 1000 en una distribución uniforme de moscas sobre los folíolos y 5000 en una distribución agrupada, con excepción en el caso del análisis de sensibilidad que fue en 24 moscas agrupadas por planta, donde se necesitaron 10000 réplicas para un error estándar de la media de $SE < 5\%$. Durante la simulación, la condición inicial de cada réplica se tomó igual. Por lo tanto, no se tuvieron en cuenta las diferencias morfológicas o fisiológicas entre los parasitoides (es decir, en el tamaño corporal, el número de ovarios o la tasa relativa de maduración del huevo) (Van Roermund, 1995).

En el modelo, la planta de tomate constaba de 120 folíolos. El comportamiento de la búsqueda de alimento fue simulado para dos distribuciones extremas de la mosca blanca: cuando todas las moscas estaban presentes en un solo folíolo y los otros 119 folíolos estaban limpios (distribución extremadamente agrupada) y

cuando todas las moscas estaban divididas por igual en tantos foliolos como fuera posible (distribución uniforme). En la última situación, los estadios de la plaga se separaron en diferentes capas de hojas y si la densidad de la plaga era inferior a 120 por planta, no todos los foliolos estaban infestados (con al menos una mosca blanca) (Van Roermund, 1995).

Las estrategias de control biológico de la mosca blanca de invernadero con el parasitoide *Encarsia formosa* se estudiaron con un modelo de simulación aplicado a la interacción parasitoide-plaga en un cultivo. El modelo se basa en la biología del desarrollo de ambas especies de insectos y en el comportamiento de búsqueda y parasitación de los parasitoides individuales, en relación con las características de la planta hospedante y el clima del invernadero. El modelo incluye la estocasticidad y una estructura espacial que se basa en coordenadas de ubicación de plantas y hojas. El aumento de población simulada de mosca blanca (*Trialeurodes vaporariorum*) de invernadero en ausencia o presencia de parasitoides concuerda muy bien con las poblaciones observadas en el cultivo de tomate (Van Roermund, van Lenteren and Rabbinge, 1997).

Las moscas blancas fueron suprimidas en lugar de ser reguladas por los parasitoides a densidades extremadamente bajas (<0.3 pupas no parasitadas por planta), pero no se extinguieron. El porcentaje de pupas parasitadas fluctuó entre 40 y 70%. De acuerdo con el modelo, los adultos parasitoides alcanzaron densidades altas de 7.4 por planta, pero debido a la baja densidad de mosca blanca, no más del 1% de parasitoides buscaban foliolos infestados. El grado de control de la mosca blanca se vio fuertemente afectado por la variación en el tiempo de abandono (GUT) de los parasitoides. Cuando se excluyó la variación en GUT en el modelo, la población de mosca blanca casi se extinguió. Otros parámetros importantes del parasitoide que influyeron fuertemente en el nivel de control fueron la velocidad y cantidad de desplazamiento, la probabilidad de oviposición después de encontrar un hospedante (mosca blanca), la proporción de tiempos de búsqueda en ambos lados de la hoja y la longevidad (Van Roermund et al. 1997).

Al comparar el éxito de *E. formosa* en diferentes cultivos, la atención debe centrarse en los mismos parámetros más la duración del desarrollo de la mosca blanca y el número, tamaño y producción de hojas en el dosel. El modelo se puede utilizar para evaluar una serie de estrategias de liberación en varios cultivos y en diversas condiciones climáticas de invernadero (Van Roermund et al. 1997).

El modelo de crecimiento de la población de mosca blanca se muestra en el diagrama relacional de la Figura 1. Este es un modelo explicativo de variables de estado, también conocido como modelo de distribución de *i-estados*. Las variables de estado se actualizan mediante la integración rectilínea de las tasas de cambio en intervalos de tiempo cortos. En el modelo se utilizó la metodología de Boxcar Train para la simulación del desarrollo, la cual es capaz de considerar todas las etapas de desarrollo simultáneamente. Antes de que comience la simulación, el eje de desarrollo de las etapas se divide en muchas clases o vagones (Boxcars), cada uno con una duración de desarrollo idéntica. En este sentido, el desarrollo se imita transfiriendo individuos de un vagón a otro (Van Roermund et al. 1997).

En la Figura 1, las variables de estado o integrales (número de insectos) se presentan dentro de rectángulos, las tasas de cambio dentro de los símbolos de la válvula y las variables auxiliares dentro de los círculos. El flujo de material está representado por flechas sólidas y el flujo de información por flechas punteadas. Las barras pequeñas en un rectángulo indican una serie de integrales (vagones de tren) (Van Roermund et al. 1997).

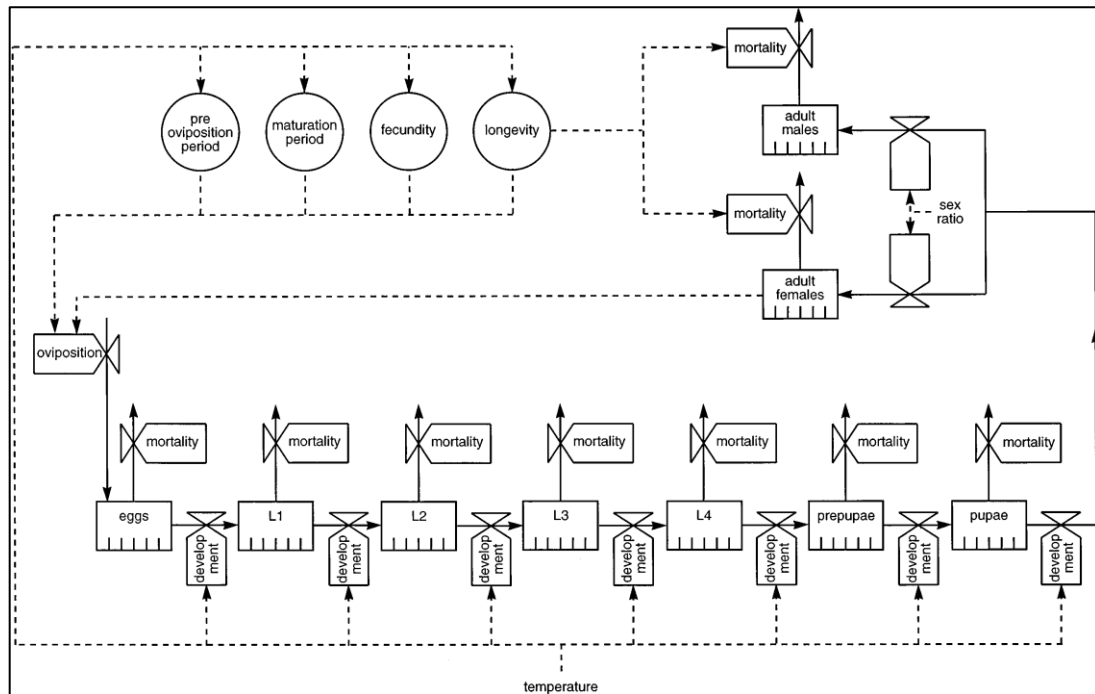


Figura 1. Diagrama relacional del crecimiento poblacional de mosca blanca de invernadero. Fuente: Van Roermund et al. 1997.

A este conjunto de vagones (Boxcars) se le conoce como vagones de tren (Boxcar Train) y representan una etapa de desarrollo compuesta por muchas clases de edad del insecto. La mortalidad se imita eliminando a los individuos de los Boxcars. La dispersión (variación en la duración del desarrollo entre individuos, expresada como $CV = SD/mediana$) depende de la cantidad y el momento del proceso de transferencia de una etapa a otra. Cada etapa inmadura de la mosca blanca se describe mediante vagones de tren fraccionales, que permite alterar la dispersión entre los individuos durante el proceso de simulación (Van Roermund et al. 1997).

La tasa de desarrollo (recíproca de la duración del desarrollo) es el resultado de las unidades calor acumuladas en el organismo del insecto, es por ello que este parámetro es directamente proporcional a la temperatura. Se utilizaron como insumo los datos observados sobre la tasa de desarrollo, su dispersión y la mortalidad de las etapas inmaduras de mosca blanca de invernadero en las plantas de tomate (Van Roermund et al. 1997).

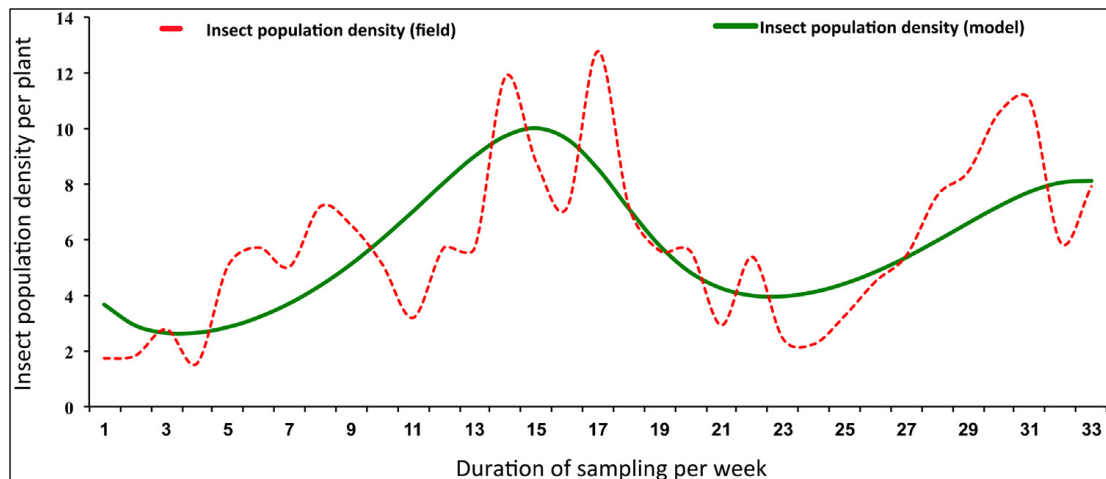


Figura 2. Treinta y tres (33) semanas de muestreo de campo de la densidad poblacional de un insecto (polilla dorso de diamante) por planta de repollo y predicciones de este utilizando el modelo de Lotka-Volterra. Fuente: Tonnang et al. 2017.

2.1.4 Modelos de competencia

Los sistemas de ecuaciones diferenciales son desarrollados para explorar los efectos del recurso (cultivo) y la competencia entre las diferentes especies de plagas (Kaplan and Denno, 2007). Con la aplicación de la teoría de la estabilidad y los análisis cualitativos, se realizan simulaciones numéricas entorno a los puntos de equilibrio axial, plano e interior para comprender la interacción entre uno, dos o más especies que compiten por un solo recurso. Los resultados muestran que, si una sola interactúa con un recurso, esta podría establecer y mantener una densidad de población estable. Sin embargo, si dos o más especies compiten por el mismo recurso, las combinaciones de tres parámetros (saturación media, tasa de crecimiento y tasa de mortalidad) determinan que especie supera a la otra (Mwalusepo, Tonnang, Massawe, Johansson & Le Ru, 2014).

En otras palabras, una especie con una alta afinidad por el recurso aún puede perder la competencia si tiene un bajo crecimiento y una alta mortalidad. Por tanto, estos resultados demuestran que una especie competidora podría

desplazar a otra, independientemente del tamaño inicial de su población (Mwalusepo et al. 2014).

La relación dinámica entre un depredador y su presa, corresponde a un aspecto fundamental de la ecología y una importante preocupación al modelar la interacción depredador-presa. Un componente significativo de la relación depredador-presa es la respuesta funcional, que indica la cantidad promedio de presas muertas por depredador por unidad de tiempo. Son comunes dos tipos de respuesta funcional: dependiente de la presa y dependiente del depredador. Dependiente de la presa implica que la respuesta funcional depende únicamente de la densidad de la presa; en una respuesta dependiente de depredadores, la función de la respuesta depende tanto de la presa como de la densidad de depredadores (Kuang, 2017).

Existe evidencia considerable que sugiere que las respuestas funcionales dependientes de los depredadores ocurren con bastante frecuencia en el laboratorio, así como en los sistemas naturales (Fan and Kuang, 2004). Una de las respuestas funcionales más populares es la de Beddington-DeAngelis (Li and Takeuchi, 2011; Haque, 2011). La función se indica como $\frac{x_t y_t}{\alpha + \beta x_t + \gamma y_t}$. Este trabajo empleó la función de respuesta de Beddington-DeAngelis bajo el supuesto de que el depredador *Phytoseiulus persimilis* debe buscar alimento. La función de crecimiento logístico también se utilizó para un sistema de presas. El modelo básico se muestra a continuación:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = ru \left(1 - \frac{u}{k}\right) - \frac{auv}{b + u + cv}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{eauv}{b + u + cv} - dv$$

$u(t), v(t)$: densidades de ácaro rojo (*Tetranychus urticae*) y *Phytoseiulus persimilis* en el tiempo t , respectivamente.

r : crecimiento intrínseco de los ácaros.

k : capacidad de carga de los ácaros.

e : tasa de conversión de presa a depredador.

d : tasa de mortalidad de *Phytoseiulus persimilis*.

a : tasa máxima de consumo.

b : constante de saturación.

c : factor que proporciona la escala de impacto de la interferencia de los depredadores.

Asumiendo que: $\alpha = \frac{cr}{a}$, $\beta = \frac{b}{k}$, $\gamma = ce$, $\delta = \frac{dc}{a}$

Aplicando los supuestos anteriores, se obtienen las siguientes ecuaciones:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \alpha u(1 - u)(\beta + u + v) - uv$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma uv - \delta v(\beta + u + v)$$

2.1.5 Ajuste de modelos

En el ajuste de modelos, generalmente se deriva el método de coincidencia de gradiente o el desarrollo de una función de pérdida que utiliza la diferencia entre las predicciones de las ecuaciones del modelo y series de tiempo empíricas de la densidad de población obtenidas en los estudios de campo (Ellner, Seifu & Smith, 2002). Para probar la bondad de ajuste del modelo en la captura de datos de campo, se examina el comportamiento de los residuales entre los valores experimentales y las trayectorias teóricas empleando criterios como el de Durbin-Watson (Nedorezov et al. 2008) y la serie signos resultante sometida a una prueba de aleatoriedad de distribución (Swed and Eisenhart, 1943). A partir de los análisis, los resultados con frecuencia se presentan informando que el modelo se ajusta o no se ajusta a las trayectorias experimentales de las especies de insectos y se hacen sugerencias como la inclusión de factores abióticos para mejorar el ajuste y por ende las predicciones del modelo (Tonnang et al. 2017).

2.2 Modelación para monitorear el riesgo de invasión por plagas

Los modelos de distribución de especies (MDE) se utilizan para medir y predecir el impacto de los enemigos naturales en las poblaciones de plagas en amplias áreas de cultivo, para describir los patrones de propagación de plagas y para evaluar el riesgo de invasión en otras áreas (Elith and Leathwick, 2009; Huntley et al. 2004; Guisan and Thuiller, 2005).

Los resultados que se pueden obtener de lo MDE (por ejemplo, mapas de riesgo), se presentan como herramientas de comunicación para informar sobre hipótesis específicas para experimentos controlados o estudios observacionales (Venette et al. 2010) o utilizados en decisiones estratégicas de manejo de plagas, tales como restricciones a la importación de ciertos productos agrícolas, implementación de medidas cuarentenarias y diseño de encuestas de plagas (Sporleder et al. 2013). Los MDE se usan ampliamente mediante la adopción de un enfoque inductivo o deductivo como lo veremos a continuación (Venette et al. 2010).

2.2.1 Enfoque inductivo

GARP (Genetic Algorithmic for Rule-Set of Prediction) es un método de modelado de nicho ecológico basado en un algoritmo genético empleado para estimar la distribución espacial potencial de organismos con capacidades de dispersión (Stockwell, 1999). Este enfoque está inspirado en el proceso evolutivo de selección natural para obtener el modelo más informativo a partir de una serie de posibles soluciones. Prácticamente, GARP relaciona las características ecológicas de los puntos de ocurrencia conocidos de una plaga con los puntos muestreados al azar del resto de la región en estudio buscando desarrollar una serie de reglas de decisión que resuman de mejor manera los factores asociados con la presencia de la plaga (Stockwell, 1999).

La teoría de Máxima Entropía (Maximum Entropy) se basa en la estimación de la consideración de que los individuos ocurren en proporción a su densidad poblacional. Si se conoce el tamaño total de la población, el modelo puede

predecir la tasa de ocurrencia en una celda dada, definida como el número esperado de individuos en esa celda (Cao et al. 2013). Sin embargo, cuando se desconoce el tamaño de la población, solo las comparaciones relativas entre las tasas de ocurrencia son significativas, lo que resulta en una tasa de ocurrencia relativa (Cao et al. 2013; Hastie and Fithian, 2013). Suponiendo que se observó a un individuo en un lugar específico, la tasa de ocurrencia relativa se convierte en la probabilidad relativa de que el individuo se haya derivado de cada celda de la superficie (Hastie and Fithian, 2013).

Bajo estos supuestos, Máxima Entropía ingresa una lista de ubicaciones con presencia de organismos y un conjunto de predictores ambientales (precipitación, temperatura, etc.) en una superficie o determinado territorio dividido por cuadrículas y luego extrae una muestra de ubicaciones de fondo, que se contrastan con las locaciones de presencia (Hastie and Fithian, 2013).

2.2.2 Enfoque deductivo

Recientemente, se han aplicado modelos fenológicos para estimar la distribución potencial y efectuar evaluaciones de riesgo de plagas de una manera espacialmente explícita (Sporleder et al. 2013). El enfoque del modelo deductivo estima las tasas de desarrollo, supervivencia y reproducción específicas de las plagas. A partir de las cuales se derivan índices de riesgo como el índice de riesgo de establecimiento (*EI*), el índice de generación (*GI*) y el índice de actividad (*IA*) para evaluar la distribución potencial y la abundancia de la especie (Fand et al. 2014a, 2014b). Los factores climáticos se utilizan para establecer el vínculo entre los índices y la superficie del cultivo (Sporleder et al. 2013) a partir del cual se pueden derivar mapas de distribución.

El software ILCYM (Insect Life Cycle Modeling) es una herramienta que ayuda a desarrollar modelos fenológicos, realiza análisis de población y mapeo de riesgos utilizando este principio (Sporleder et al. 2013). Se han desarrollado varios modelos fenológicos para plagas clave de cultivos básicos y comerciales y sus enemigos naturales utilizando ILCYM y se han aplicado para predicciones

espaciales de regiones de ocurrencia y abundancia de plagas (Fand et al. 2014a, 2014b; Mwalusepo et al. 2015).

2.2.3 Enfoques inductivo y deductivo

La teoría de modelo CLIMEX se basa en la respuesta estimada de las plagas a la temperatura y humedad. El enfoque se desarrolló bajo el supuesto de que, si se sabe dónde vive un organismo, se puede inferir las condiciones climáticas que este tolera (Sutherst and Maywald, 1985; Sutherst, 2003) para predecir otras regiones donde las especies pueden sobrevivir y reproducirse. CLIMEX asume que un organismo en un lugar determinado dos períodos durante un año, una con crecimiento poblacional y otra con disminución poblacional (Sutherst and Maywald, 1985; Sutherst, 2003).

En general, el modelo propone que la idoneidad del hábitat en una ubicación para un organismo dado es proporcionada por un índice eco-climático (EI), que combina el potencial anual de crecimiento de la población (IG), las tensiones anuales que limitan su supervivencia durante la temporada desfavorable (SI) y las interacciones entre estas tensiones (SX) (Sutherst and Maywald, 1985).

2.3 Desafíos en el modelado de distribución de insectos

En los análisis poblacionales de plagas, siempre existen desafíos con respecto a la racionalidad de elegir una forma de ecuación sobre otra o al decidir construir un nuevo modelo para ajustar conjuntos de datos observados (Nedorezov et al. 2008; Tonnang et al. 2009). Paradójicamente, el obtener un buen ajuste no implica necesariamente que la ecuación matemática seleccionada pueda explicar claramente el tipo de dinámica e interacciones entre los componentes del sistema (Tonnang et al. 2009).

Diferentes ecuaciones pueden proporcionar un ajuste excelente a los datos de mediciones de campo, mientras que sus características matemáticas producen un comportamiento diferente en las mismas condiciones ambientales. Otro problema general es que no existe una regla para encontrar el mínimo global para

el numero de variables ambientales que generen los mejores parámetros de un modelo ajustado. En cambio, se han desarrollado una variedad de técnicas y en ocasiones se aplican procedimientos de prueba y error (Tonnang et al. 2009).

Los enfoques de modelado de insectos para identificar áreas de prioridad y establecer mapas de riesgo tienen ciertas ventajas y desventajas (Cuadro 1). Estos se diferencian en el tipo de datos requeridos, la complejidad y la naturaleza de las funciones estimadas, y hasta cierto punto, lo más probable es que dependan de la especie en cuestión, respecto a su desempeño predictivo. Generalmente, el enfoque con características duales (inductivo y deductivo) parece ser más convincente y, por lo tanto, preferible con relación a los enfoques inductivos o deductivos (Tonnang et al. 2017).

Una ventaja del enfoque dual es que tiene la capacidad de simular mediante manipulaciones de laboratorio los efectos de los nuevos eventos ambientales extremos en las especies objetivo y examinar la existencia de tales umbrales y cambios en las relaciones, mientras que el enfoque inductivo contribuye a identificar relaciones dentro de los límites observados naturalmente (Venette et al. 2010; Sporleder et al. 2013).

Una limitación de los modelos inductivos es que tienden a vincular la distribución de equilibrio y/o abundancia con las condiciones climáticas medias. En ambas categorías de modelado, una limitación considerable es el impacto de cambios inesperados en las relaciones entre procesos/distribución y cualquier variable ambiental dada por encima o por debajo de los umbrales que se encuentran fuera de los límites actualmente observados. Los modelos que utilizan el enfoque inductivo presentan algunos méritos, ya que se implementan rápidamente y se pueden utilizar conjuntos de datos espaciales existentes que son comúnmente accesibles (Venette et al. 2010).

Cuadro 1. Ventajas y desventajas de las herramientas, enfoques y métodos de uso común para el modelado de plagas insectiles.

ENFOQUE	VENTAJAS	DESVENTAJAS
GARP (Inductivo)	Basado en reglas Fácil de implementar Permite conjuntos de datos comúnmente accesibles Entrada para variables relevantes Proporciona bondad estadística de ajuste	Relaciones inferidas Vincula solo los puntos de equilibrio Permite conjuntos de datos de solo presencia Sobreestima/subestima la distribución Sin información fenológica
MaxEnt (Inductivo)	Genera valores de probabilidad Proporciona bondad estadística de ajuste Se desempeña bien en situaciones de escasez de datos Fácil de extrapolar	Identifica relaciones Permite conjuntos de datos de solo presencia Sin información fenológica
ILCYM (Deductivo)	Entrada para umbrales de desarrollo Permite el análisis de datos de alta resolución Incorpora relaciones no lineales	Emplea parámetros específicos del sitio o región Sin datos de ocurrencia Solo adaptado para insectos y vectores de enfermedades Solo toma en cuenta la temperatura
CLIMEX (Inductivo y deductivo)	Funcionalidad dual Valida a nivel continental Establece relaciones lineales	Es difícil ingresar nuevos conjuntos de datos Difícil de ajustar y calibrar Realiza análisis a baja resolución

Fuente: Tonnang et al. 2017.

2.4 Innovaciones metodológicas para modelar insectos

Como medios para superar algunos desafíos que surgen, los investigadores están optando gradualmente por el uso y la aplicación de sistemas más robustos, complejos y dinámicos basados en teorías avanzadas de matemáticas, informática y física. Estos enfoques incluyen redes neuronales artificiales, autómatas celulares (CA) acopladas con lógica difusa (FL), fractal, multifractal, percolación, sincronización y enfoques basados en agentes/individuos (Bone, Dragicevic & Roberts, 2006; Smith and Conrey, 2007).

2.4.1 Redes neuronales artificiales

El modelado matemático que utiliza ecuaciones diferenciales ayuda a comprender la dinámica del sistema; sin embargo, generalmente es menos preciso cuando se usa para la predicción de la densidad de la población (Chon

et al. 2000; Zhang and Zhang, 2008). El enfoque de la red neuronal artificial (ANN) a veces se emplea para predecir las densidades de población potenciales (Yang, Peng, Zhang, Zhang & Yang, 2009). La ANN se utilizó, por ejemplo, las predicciones de densidad poblacional de *P. xylostella* y su exótico parasitoide ichneumodido *Diadegma semiclausum* Hellen (Tonnang, Nedorezov, Owino, Ochanda & Löhr, 2010) y para pronosticar la ocurrencia de poblaciones de barrenadores de tallo del arroz (Yang et al. 2009).

En este contexto, ANN se consideró como una potente herramienta para predecir densidades de población con pocas suposiciones en los conjuntos de datos de campo. El enfoque permitió el uso de datos recopilados en cualquier escala apropiada del sistema, omitiendo las suposiciones e incertidumbres que ocurrieron al ajustar ecuaciones diferenciales para estimar parámetros (Yang et al. 2009). Además, se ha sugerido la ANN como un método para evaluar la efectividad relativa de los enemigos naturales y para investigar estrategias de control biológico aumentativo (Zhang and Zhang, 2008; Tonnang et al. 2010).

2.4.2 Autómatas celulares (CA) acopladas con lógica difusa (FL)

Los modelos de autómatas celulares (CA), se implementan en células estructuradas por etapas y espacialmente explícitas gobernadas por reglas, que se crean en base a los datos biológicos y ecológicos de la plaga (Kari, 2005). Esta información puede derivarse de datos de laboratorio y de campo existentes sobre las respuestas fisiológicas a las variables climáticas como la lluvia, temperatura y humedad. La lógica difusa (FL) se utiliza para representar el grado de precisión, también llamados valores de verdad, estos se ubican en una escala de umbral de probabilidad que va de 0 a 1 (Andriantiatsaholiniaina, Kouikoglou & Phillis, 2004; Bone et al. 2006).

En una situación de campo, la evaluación y cuantificación de la complejidad de la propagación de las plagas, estructura geométrica de como los organismos móviles interactúan con su medio ambiente deben de incluirse en el marco de la modelación, por ejemplo, para capturar el daño causado por los barrenadores del

tallo de los cereales al maíz en África (Figura 3) (Bone et al. 2006; Guimapi et al. 2016).

Los tres pasos para el desarrollo de la célula central son los siguientes: i) Estime el radio mínimo de la vecindad (NH) y luego obtenga el NH de CA transformando los datos usando un algoritmo apropiado. Por ejemplo, los datos podrían representar factores ambientales o la presencia/ausencia de daños causados por larvas que barrenan el tallo. En este caso los estados de las celdas de CA serán binarios (infestados/no infestados). ii) Con el conocimiento del comportamiento estocástico de la oviposición y patrón de vuelo del insecto, se desarrolla el modelo espacial y temporal para el proceso de oviposición. iii) A través del sistema de inferencia difusa, la información se puede vincular con el conocimiento general e impreciso de los expertos (practicantes del MIP) sobre el grado de propagación a partir del grado de abundancia de la plaga u otros conjuntos de datos (Guimapi et al. 2016).

2.4.3 Fractal y multifractal

El termino fractal se utiliza para describir la auto-semejanza que aparece en un objeto bajo diversos grados de aumento (Addison, 2002; Li, 2000; Jonckheere, Nackaerts, Muys, van Aardt & Coppin, 2006). Con el análisis fractal, el efecto de poseer simetría a través de escalas con cada pequeña parte del objeto es capaz de replicar la estructura de todo el objeto (Addison, 2002; Jonckheere et al. 2006). Aunque el método fractal ha sido para caracterizar geométricamente la ocupación la presencia de plagas de insectos invasivas en un ecosistema complejo (Gamarra and He, 2008) y analizar los posibles efectos de sistemas agroecológicos fragmentados sobre el control biológico de insectos con enemigos naturales (With, Pavuk, Worchuck, Oates & Fisher, 2002); su aplicación solo proporciona una descripción extensa del objeto, lo que lleva en la práctica a la aplicación de dimensiones multifractales. Un objeto es multifractal si tiene más de una dimensión fractal (Jonckheere et al. 2006).

El análisis multifractal puede proporcionar una caracterización adecuada de la distribución espacial de las infestaciones de plagas. Por ejemplo, permite la aplicación de la dimensión de información (DI), que provee el grado de reparto de elementos dentro de una superficie y la dimensión de correlación (DC) que proporciona el grado de localización de la propagación de plagas midiendo el nivel de agrupamiento (Addison, 2002; Li, 2000; Jonckheere et al. 2006).

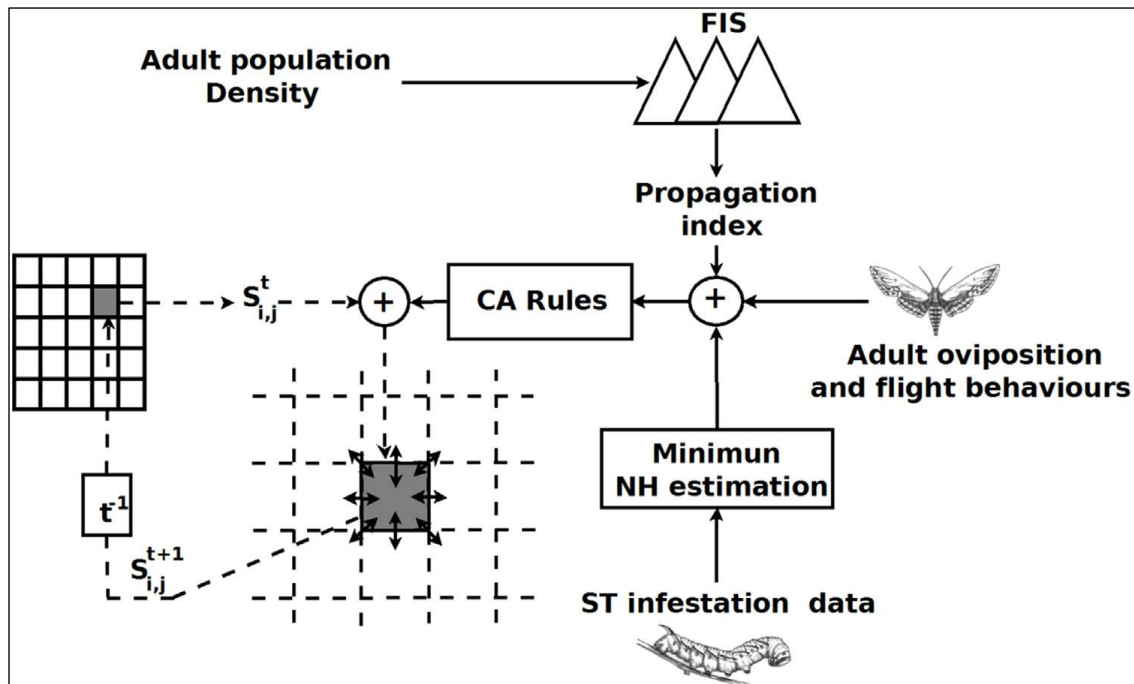


Figura 3. Diagrama que resume un enfoque para modelar en el campo la propagación de los daños causados por las larvas de plagas fitófagas. Fuente: Bone et al. 2006; Guimapi et al. 2016.

El enfoque de la Figura 3 se basa en la aplicación combinada de autómatas celulares (CA) y sistemas de lógica difusa. Las celdas de la cuadrícula son representaciones abstractas de las plantas dentro de un campo de cultivo. NH = vecindad, ST = tallos barrenados, FIS = sistema de inferencia difusa, S = estado, (i,j) = coordenadas espaciales (Bone et al. 2006; Guimapi et al. 2016).

2.4.4 Percolación y distribución de grupos o agregados

El fenómeno que evoluciona en el tiempo y el espacio a partir de parches aislados en un área al azar y que se conectan para formar un grupo gigante de toda el área, a lo cual se le conoce como percolación (Grimmett, 1999). Al aplicar la teoría de percolación, es posible predecir la propagación de plagas (Wiens, Schooley & Weeks, 1997). La existencia de un umbral de percolación de probabilidad de la invasión entre plantas se puede utilizar de la siguiente manera: si la probabilidad de colonizar una planta vecina está por encima de este umbral, la plaga de insectos podría extenderse de manera invasiva creando grandes parches, en cambio si estuviese por debajo del umbral, la propagación es finita y se limita a parches comparativamente pequeños (Bailey, Otten & Gilligan, 2000).

La predicción de la propagación invasiva y no invasiva depende de la eficiencia constante de la colonización en el tiempo y la teoría de percolación puede dilucidar como se propagan los insectos en un cultivo. Con el diseño experimental adecuado que represente los parches o agregados de daño por plagas, la teoría de la percolación puede predecir el umbral de transición entre la producción de un parche pequeño y el momento en que ocurrirá la progresión hacia un parche mucho más grande (Recknagel, 2001).

Ndjomatchoua et al. (2016) demostraron que con un buen conocimiento de procesos biológicos y ecológicos que gobiernan la infestación de las fincas de maíz por el barrenador africano del tallo *Busola fusca*, existe una alta probabilidad de monitorear y predecir la próxima planta que resultara dañada por la plaga. Considerando un clúster (Figura 4) como un conjunto de plantas infestadas, las cuales están totalmente aisladas unas de otras, el trabajo reveló que a medida que los daños del insecto se propagan, el número total de clúster o agregados aumenta con el tiempo y luego comienza a disminuir (umbral de percolación) cuando la expansión espacial de conglomerados aislados ya no es posible.

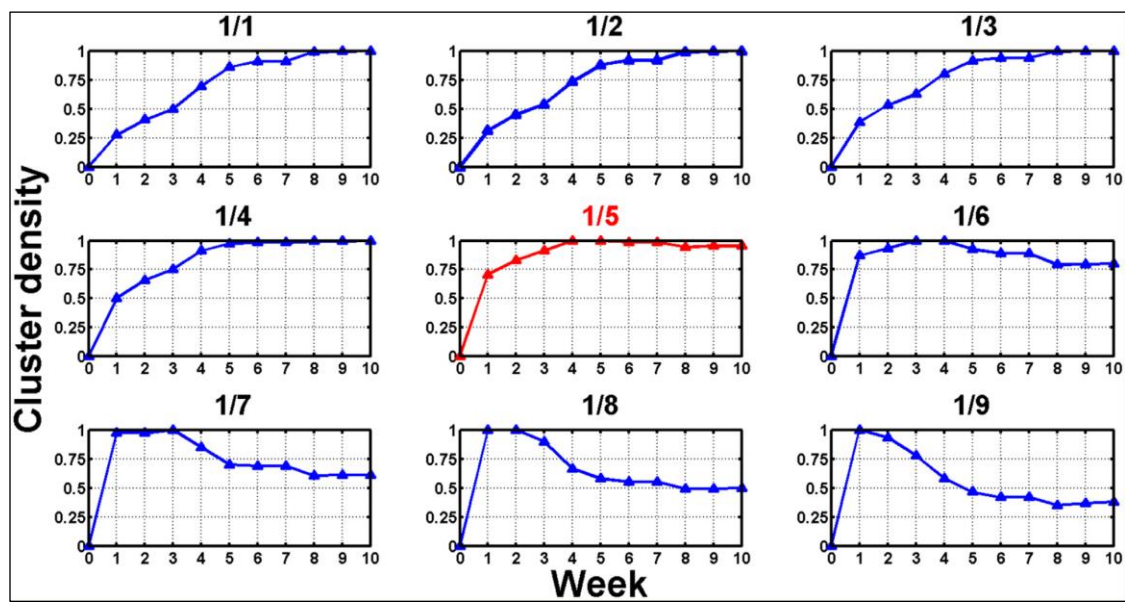


Figura 4. Variación en la escala de observación de la propagación de daños foliares de *B. fusca* en una finca de maíz con relación al tiempo (semanas). Fuente: Ndjomatchoua et al. 2016.

En la Figura 4, la fracción en parte superior de cada sub-figura representa el número de plantas consideradas en cada celda unitaria de la cuadrícula espacial durante la observación. La escala $1/k$ significa que se tomaron k -plantas por celda unitaria. El caso particular $1/1$ significa que una planta se considera como una celda. Se asume que, si al menos una planta entre las $k \times k$ plantas dentro del agregado está infestada, entonces todo el grupo se considera infestado. Para una escala fija, el número total correspondiente de conglomerados (normalizado entre 0 y 1) se grafica en función de la semana de observación (Ndjomatchoua et al. 2016).

Después de la manifestación del umbral de percolación los conglomerados infestados se conectan y fusionan, lo que resulta en la reducción del número total de conglomerados. La escala marginal donde se observó la percolación se consideró como el umbral de resolución espacial para la incidencia del fenómeno de percolación (Ndjomatchoua et al. 2016).

2.4.5 Sincronización

La sincronización es un proceso en el que muchos sistemas ajustan una propiedad determinada de su movimiento debido a una configuración de acoplamiento adecuada o a un forzamiento externo (Arenas, Díaz-Guilera, Kurths, Moreno & Zhou, 2008). La ocurrencia de sincronización en redes de plagas acopladas a gran escala es un fenómeno fundamental observado en la naturaleza (Arenas et al. 2008). En un sistema tri-trófico formado por una planta, un insecto herbívoro y su enemigo natural (Pearse and Altermatt, 2013), cada componente tiene su propio ritmo biológico y, por lo tanto, puede lograr una sincronización funcional rítmica bajo condiciones naturales definida (Zhang, Wei, Guo, Liu & Kang, 2010).

La correcta aplicación de los procesos de sincronización en sistemas de red mediante la integración explícita de acoplamientos espaciales y tróficos en los enfoques comunitarios de meta-poblaciones actuales, constituye un campo de estudio fundamental para profundizar en la comprensión del comportamiento dinámico de plagas (Thomas, 2001).

2.4.6 Enfoque basado en agentes

La idea central del modelado basado en agentes es que muchos (si no la mayoría) de los fenómenos del mundo pueden modelarse eficazmente con agentes, un entorno y una descripción de las interacciones agente-agente y agente-entorno. Un agente es un individuo u objeto con propiedades, acciones y posiblemente objetivos particulares. El entorno es el paisaje o ambiente en el que interactúan los agentes y puede ser geométrico, basado en redes o extraído de datos reales (Wilensky and Rand, 2015).

Las interacciones que se producen entre los agentes o con el medio ambiente pueden ser bastante complejas. Los agentes pueden interactuar con otros agentes o con el entorno, y no solo los comportamientos de interacción del agente pueden cambiar con el tiempo, sino también las estrategias utilizadas para decidir qué acción emplear en un momento determinado. Estas interacciones están

constituidas por el intercambio de información. Como resultado de estas interacciones, los agentes pueden actualizar su estado interno o realizar acciones adicionales (Wilensky and Rand, 2015).

La aplicación de enfoques individuales y basados en agentes para estudiar dinámicas complejas de propagación de plagas donde involucra e interacciona con diversos componentes (animales, humanos y patógenos) es un campo de estudio joven y que requiere más investigación (Bonabeau, 2002). Este enfoque de modelado considera los patrones de contacto físico que resultan de los movimientos de individuos (plagas y huéspedes) entre ubicaciones. Un modelo basado en agentes se construye conceptualizando la estructura de la dinámica espacial y temporal de la infestación de la plaga con análisis teóricos y basado en datos sobre la biología y ecología de la plaga, incluyendo la dinámica, el uso de la tierra y las interacciones. El resultado del modelo permite el seguimiento y la predicción de la dinámica espacio-temporal de una determinada plaga de insectos en un ambiente específico (Grimm et al. 2005).

2.4.7 Aplicación de la teledetección en la evaluación de plagas

La teledetección puede proporcionar datos oportunos y espacialmente explícitos sobre los tipos de cultivo y su superficie, períodos de crecimiento, sistema de cultivo (por ejemplo, cultivos intercalados o monocultivos) períodos de tiempo límite y períodos de vitalidad de cultivos en el campo (Forkuo and Maathuis, 2012). Las variaciones en campo pueden ser el resultado de plagas que afectan los pigmentos en las de las plantas, su contenido de agua, así como el índice de área foliar (LAI) (Ren, Yu, Fu, Zhang & Ji, 2012). Si se desarrollan funciones de escalado, los conjuntos de datos de teledetección podrían generar observaciones continuas espacial y temporal de los efectos de las plagas a escalas regionales. Esto es especialmente cierto para las variables de series de tiempo, como LAI o la Temperatura de la Superficie Terrestre (LST), que se sabe están asociadas con factores del hábitat de las plagas (Baret, Houles & Guérif, 2007; Blum, Lensky, Rempoulakis & Nestel, 2015).

Las características espectrales a nivel de campo (o medidas variables) de los daños ocasionados en los cultivos pueden ser similares a otras fuentes de estrés y, con mayor frecuencia, se necesitan conjuntos de datos hiper espectrales y de alta resolución, que en la actualidad son relativamente costosos, para mapear con precisión los daños ocasionados por las plagas, su nivel de infestación y poder separar los cultivos de otros tipos de coberturas terrestres (Baret et al. 2007). Actualmente, existe la necesidad de probar la viabilidad de utilizar conjuntos de datos de detección remota recientemente disponibles y rutinas de procesamiento de datos innovadoras para un mapeo de cultivos preciso (explícito), incluidas las tasas de infestación e infección por plagas (Tonnang et al. 2017).

2.5 Modelación de la interacción plaga - cultivo

Las estimaciones adecuadas del rendimiento real de los cultivos con la ayuda de modelos matemáticos requieren un conocimiento cuantitativo detallado y un conocimiento de los diferentes niveles de interacciones entre plagas y cultivos. Debido a la complejidad de dicho sistema, la mayoría de los modelos de crecimiento y desarrollo de cultivos no incluyen rutinas para la simulación del daño ocasionado por plagas. De una manera simplificada, los impactos potenciales de las plagas en la pérdida de rendimiento de los cultivos o el daño ambiental en un horizonte de pronóstico podrían contabilizarse usando tácticas de modelado de dos pasos. Primero, los modelos se ejecutan de forma independiente y sus resultados se emplean para definir reglas que se pueden incluir en los modelos de cultivo. Estas medidas pueden traducirse en un indicador de daño potencial debido a la plaga (Tonnang et al. 2017).

En segundo lugar, dentro de los modelos de cultivo se deben desarrollar módulos que utilicen un enfoque basado en reglas capaces de conectar todos los compartimentos del modelo de cultivo como un sistema de Lógica Difusa. En la Figura 4 se muestra el modelo de la planta de maíz y los daños causados por los

barrenadores del tallo (plagas) utilizando un sistema de Lógica Difusa (Tonnang et al. 2017).

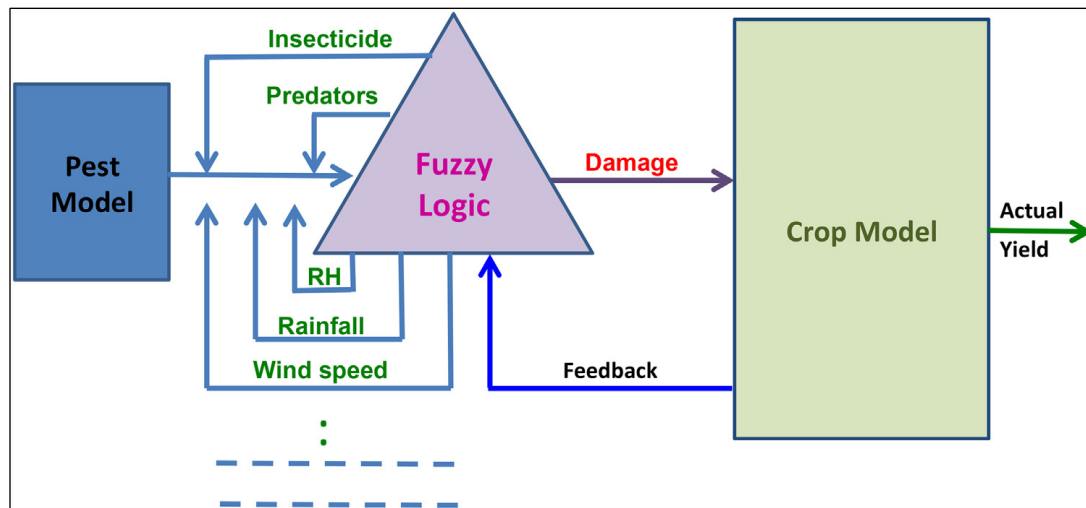


Figura 5. Diagrama de flujo que vincula el modelo de cultivo con el daño de plagas mediante un sistema de lógica difusa. Fuente: Tonnang et al. 2017.

Con este enfoque basado en reglas, las interacciones multitróficas y las retroalimentaciones se incluyen en el modelo de cultivo para una estimación directa del rendimiento real. El enfoque para incorporar el daño ocasionado por plagas en los modelos de cultivos tiene el potencial de extender las aplicaciones prácticas de los modelos de cultivos a una amplia gama de problemas que requerirán un enfoque multidisciplinario y deberían involucrar una mayor cooperación entre biólogos, economistas, ecólogos, científicos sociales y tomadores de decisiones (Tonnang et al. 2017).

De acuerdo con Willocquet et al. (2008), el enfoque de la situación de producción y el daño se puede utilizar como marco para evaluar la nocividad de complejos de plagas en una agricultura en constante cambio. Bajo esta premisa, se desarrolló un modelo de simulación mecanicista para el trigo (WHEATPEST) que permite incorporar variables de entrada relativas a la situación de producción y sus perfiles de daño relacionados (Figura 6). Este modelo simula los efectos dañinos de patógenos, plagas y malezas. Las variables conductoras de la

simulación se derivaron de informes publicados a través de un meta análisis de encuestas de campo de agricultores en Reino Unido y Holanda (Willocquet et al. 2008).

En la Figura 6, los cuadros representan variables de estado; las flechas con línea continua los flujos de cantidad de materia; las flechas con línea punteada los flujos de información; los círculos naranjas los daños por plagas; los demás círculos las variables intermedias; las válvulas las tasas de cambio; las líneas planas son parámetros (Forrester, 1961). Willocquet et al. (2008) reporta que, con base en análisis preliminares del modelo, se obtuvo un buen ajuste a los informes publicados en una variedad de situaciones de producción y perfiles de lesiones, y aun cuando se discuten ciertas mejoras en algunos componentes del modelo, este trabajo apunta a la necesidad de recopilar datos interdisciplinarios precisos y estandarizados a nivel de sistema; y a la utilidad de las herramientas de modelado para la investigación básica y política.

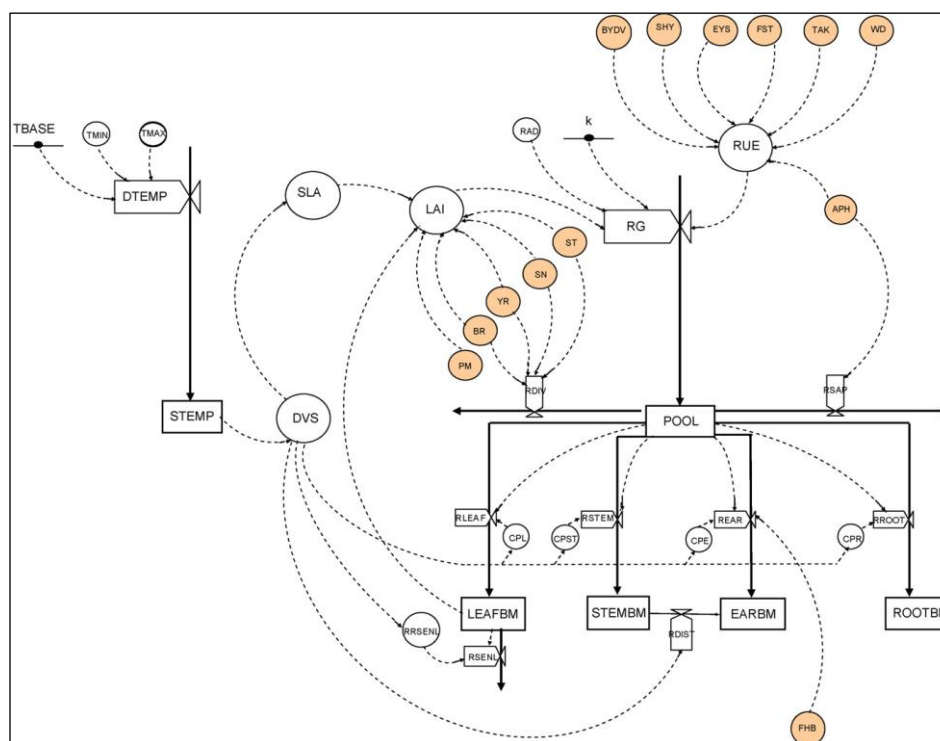


Figura 6. Diagrama relacional de la estructura del modelo WHEATPEST. Fuente: Forrester (1961).

2.6 Modelación poblacional de trips en diferentes cultivos

De acuerdo con la literatura, se han desarrollado diferentes modelos con diferentes enfoques acordes a diferentes objetivos. Wang and Shipp (2001), desarrollaron un modelo de simulación con enfoque de retardo distribuido para *Frankliniella occidentalis* (Pergande) en un cultivo de pepino en invernadero. Los parámetros de la historia de vida se obtuvieron a partir de datos publicados. El modelo desarrollado es de tipo complejo y usó el método de los trenes de ferrocarril fraccional. Los estados de desarrollo fueron: huevecillos, larvas, prepupa, pupa y adultos. El número de clases (vagones de tren) para cada estado de desarrollo fueron 4, 6, 4, 4 y 48, respectivamente. El modelo se evaluó empleando datos de crecimiento poblacional que se obtuvieron muestreando dos cultivos de pepino de invernadero. Los resultados mostraron que la dinámica poblacional predicha por el modelo fue muy similar a la dinámica poblacional observada en el invernadero cuando las densidades poblacionales fueron menores a 550 adultos y larvas por planta. En cuanto a los análisis de sensibilidad, estos revelaron que la proporción de sexos y fecundidad de las hembras fueron los parámetros más sensibles del modelo poblacional.

Nothnagl (2006), Nothnagl et al. (2008), investigaron la dinámica poblacional de la plaga polífaga *Frankliniella occidentalis* en crisantemos cultivados en invernadero a partir del cual se desarrolló un modelo complejo de predicción dinámica. El modelo incluyó los estados de desarrollo: huevecillos, larva 1, larva 2, prepupa, pupa y adultos. Cada estado de desarrollo utilizó un tamaño de clase de 100. Se emplearon datos publicados para simular el desarrollo de la población de trips. El crecimiento poblacional de la plaga dependía principalmente de la temperatura, la densidad poblacional y la disponibilidad de alimento, en tanto, el área foliar dañada por la plaga se simuló por separado. Se llevaron a cabo experimentos de invernadero a tres diferentes temperaturas para comparar los patrones de crecimiento de la población del insecto. Se tomaron muestras de trips durante todo el período del cultivo, las larvas y adultos de trips se consideraron como individuos plaga de la población. Finalmente, el modelo

obtuvo un buen ajuste a las mediciones de campo durante la fase inicial de crecimiento poblacional, pero subestimó el deterioro o decaimiento de la población debido a no considerar la posibilidad de migraciones a altas temperaturas, lo que sugirió el uso de espacios confinados para evitar que los trips escapen.

Körner and Jakobsen (2006), examinaron la influencia de los regímenes climáticos dinámicos sobre la presión de plagas de trips en los invernaderos. El modelo dinámico simple incluyó los estados de desarrollo: número de huevecillos, número de larvas, número de prepupas, número de pupas y número de adultos hembras maduros. Los experimentos demostraron que los regímenes climáticos dinámicos disminuyen significativamente las poblaciones de trips mediante una menor afluencia del ambiente exterior al interior. Para cuantificar la población de las plagas de trips en diferentes regímenes climáticos de invernadero, se diseñó un modelo de simulación con tres componentes. Se desarrolló un modelo simple que utiliza el tiempo de desarrollo, tasa de mortalidad y ciclo de vida, como funciones de la temperatura como componentes principales para simular la dinámica poblacional de trips a nivel de cultivo. Finalmente, las simulaciones apoyan los hallazgos de que los regímenes climáticos dinámicos pueden reducir drásticamente la presión de los trips.

Maino and Kearney (2015), presentan un modelo de crecimiento mecanicista para insectos y muestran que el aumento de la asimilación específica durante la fase de crecimiento puede explicar la trayectoria de crecimiento casi exponencial de los insectos. El modelo desarrollado se evalúa con datos de crecimiento de 50 insectos provenientes de siete diferentes órdenes (Coleóptera, Lepidóptera, Hemíptera, Himenóptera, Ortóptera, Díptera y Neuróptera) y se compara con otros modelos de crecimiento mecanicista. A diferencia de otros modelos, el modelo presentado predice que las reservas de energía por biomasa aumentarán con la edad, lo que implica una mayor eficiencia de producción y densidad energética de la biomasa en estadios posteriores. Estas predicciones se probaron con datos recopilados de la literatura mediante los cuales se confirma

que los insectos aumentan su eficiencia de producción (en 24%) y densidad energética (en 4 J mg⁻¹) entre la eclosión y hasta que alcance su tamaño completo. El modelo sugiere que los insectos logran una mayor eficiencia de producción y tasa de crecimiento mejoradas al aumentar la asimilación específica y las reservas de energía por biomasa, que son menos costosas de mantener que la biomasa estructural. Estos hallazgos ilustran el poder explicativo y predictivo de los modelos de crecimiento mecanicista que proviene de procesos biológicos subyacentes.

En el contexto de los programas de Manejo Integral de Plagas (MIP); Anguelov, Dufourd and Dumont (2017), desarrollaron un modelo genérico simple para estudiar el impacto del control de la interrupción del apareamiento empleando una feromona femenina artificial para confundir a los machos y afectar negativamente sus oportunidades de apareamiento. En consecuencia, la tasa de reproducción disminuye, lo que ocasiona una disminución del tamaño de la población. Para un control más eficiente, se utilizan trampas para capturar a los machos atraídos por la feromona artificial. El modelo, derivado de supuestos biológicos y ecológicos, se rige por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias.

El modelo es gobernado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\begin{cases} \frac{dI}{dt} = b \left(1 - \frac{I}{k}\right) F - (v_I - \mu_I) I \\ \frac{dY}{dt} = r v_I I - v_Y \min\left\{\frac{\gamma M}{Y}, 1\right\} Y + \delta F - \mu_F Y \\ \frac{dF}{dt} = v_Y \min\left\{\frac{\gamma M}{Y}, 1\right\} Y - \delta F - \mu_F F \\ \frac{dM}{dt} = (1 - r) v_I I - \mu_M M \end{cases}$$

Donde: I = inmaduros; Y = hembras apareadas; M = machos; F = hembras inseminadas.

La lista de parámetros usados en el modelo se resume en el Cuadro 2. Estos fueron tomados de Ekesi, Nderitu and Rwomushana (2006) con el fin de ejecutar experimentos numéricos.

Primero se realiza un análisis teórico del modelo sin control para establecer las propiedades del equilibrio endémico. Luego, se agrega el control y el análisis teórico del modelo permite identificar valores umbral de feromonas que son interesantes para su aplicación en campo. En particular, se muestra que existe un umbral por encima del cual se asegura la estabilidad asintótica global del equilibrio trivial, es decir, la población se extingue. Finalmente, se obtienen resultados teóricos mediante experimentos numéricos (Anguelov, Dufourd and Dumont, 2017).

Cuadro 2. Lista de parámetros y valores usados en las simulaciones numéricas.

Parámetro	Descripción	Unidad	Valor
b	Tasa intrínseca de oviposición de huevos	Hembra-1día ⁻¹	9.272
r	Tasa de hembras a machos	-	0.57
k	Capacidad de carga	-	1000
γ	Hembras fertilizadas por un solo macho	-	4
μ_I	Tasa de mortalidad en el compartimiento I	Día ⁻¹	1/15
μ_F	Tasa de mortalidad en los compartimientos Y, F	Día ⁻¹	1/75.1
μ_M	Tasa de mortalidad en el compartimiento M	Día ⁻¹	1/86.4
v_I	Tasa de transferencia de I a Y	Día ⁻¹	1/24.6
v_Y	Tasa de transferencia de Y a F	Día ⁻¹	0.5
δ	Tasa de transferencia de F a Y	Día ⁻¹	0.1

Fuente: Ekesi, Nderitu and Rwomushana (2006).

2.7 LITERATURA CITADA

- Addison, P. S. (2002). Fractals and Chaos: An Illustrated Course. CRC Press. Consultada en https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=l2E4ciBQ9qEC&oi=fnd&pg=PR9&ots=7JFfnlyQ_V&sig=3PcsZ9oJip0Fsx-Vi9vNzmQ1GM
- Andriantiatsaholainaina, L. A., Kouikoglou, V. S. & Phillis, Y. A. (2004). Evaluating strategies for sustainable development: fuzzy logic reasoning and sensitivity analysis. Ecological Economics. 48(2), 149–172. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2003.08.009>
- Anguelov, R., Dufourd, C. and Dumont, Y. (2017). Mathematical model for pest–insect control using mating disruption and trapping. Applied Mathematical Modelling 52 (2017) 437–457. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1016/j.apm.2017.07.060>

- APEAM (Asociación de Productores y Empacadores Exportadores de Aguacate de México). (2020). Uruapan, Michoacán, México. Consultada en <http://www.apeamac.com/que-es-apeam/>
- Araújo, M. B. and New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*. 22(1), 42–47. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>
- Arenas, A., Díaz-Guilera, A., Kurths, J., Moreno, Y. & Zhou, C. (2008). Synchronization in complex networks. *Physics Reports*. 469(3), 93–153. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2008.09.002>
- Ascención-Betanzos, G., Bravo-Mojica, H., González-Hernández, H., Johansen-Naime, R. M. y Becerril-Román, A. E. (1999). Fluctuación poblacional y daño de trips en aguacate cv. Hass. 1999. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5, 291-296.
- Auld, B. (2002). Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential. *Plant Pathology*. 51, 518.
- Bailey, D. J., Otten, W. & Gilligan, C. A. (2000). Saprotrophic invasion by the soil-borne fungal plant pathogen *Rhizoctonia solani* and percolation thresholds. *New Phytologist*. 146(3), 535–544. Consultada en <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00660.x>
- Baret, F., Houles, V. & Guérif, M. (2007). Quantification of plant stress using remote sensing observations and crop models: the case of nitrogen management. *Journal of Experimental Botany*. 58, 869–880.
- Barratt, B. I. P., Howarth, F. G., Withers, T. M., Kean, J. M., Ridley, G. S., 2010. Progress in risk assessment for classical biological control. *Biological Control*. 52(3), 245–254. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.02.012>
- Blum, M., Lensky, I. M., Rempoulakis, P. & Nestel, D. (2015). Modeling insect population fluctuations with satellite land surface temperature. *Ecological Modelling*. 311, 39–47. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.005>
- Bonabeau, E. (2002). Agent-based modeling: Methods and techniques for simulating human systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99, 7280-7287.
- Bone, C., Dragicevic, S. & Roberts, A. (2006). A fuzzy-constrained cellular automata model of forest insect infestations. *Ecological Modelling*. 192(1-2), 107-125. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.09.013>
- Briere, J. F., Pracros, P., Le Roux, A. Y. & Pierre, J. S. (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology*. 28(1), 22-29. Consultada en <https://doi.org/10.1093/ee/28.1.22>
- Cao, Y., DeWalt, R. E., Robinson, J. L., Tweddle, T., Hinz, L. & Pessino, M. (2013). Using Maxent to model the historic distributions of stonefly species in Illinois streams: the effects of regularization and threshold selections. *Ecological Modelling*. 259, 30-39. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.03.012>

- Choi, W. I. and Ryoo, M. I. (2003). A matrix model for predicting seasonal fluctuations in field populations of *Paronychiurus kimi* (Collembola: onychiuridae). *Ecological Modelling*. 162(3), 259–265. Consultada en [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00384-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00384-8)
- Chon, T.-S., Park, Y.-S., Kim, J.-M., Lee, B.-Y., Chung, Y.-J. & Kim, Y. (2000). Use of an artificial neural network to predict population dynamics of the Forest–Pest pine needle gall midge (Diptera: cecidomyiida). *Environmental Entomology*. 29, 1208–1215.
- Coria-Avalos, V. M. (2009). Tecnología para la producción de aguacate en México (2ª ed.). Libro técnico núm. 8. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional Pacífico Centro. Campo Experimental Uruapan. Michoacán, México.
- Coulson, R. N. and Saunders, M. C. (1987). Computer-assisted decision-making as applied to entomology. *Annual Review of Entomology*. 32, 415–437. Doi: 10.1146/annurev.en.32.010187.002215
- De Boer, R. J. (2018). Modeling Population Dynamics: A Graphical Approach. Utrecht University. Theoretical Biology and Bioinformatics. Pp. 199. Consultada en <http://tbb.bio.uu.nl/rdb/books.html>
- De Roos, A. M. (2019). Modeling Population Dynamics. Amsterdam, The Netherlands. Pp. 208.
- Diuk-Wasser, M. A., Vourc'h, G., Cislo, P., Hoen, A. G., Melton, F., Hamer, S. A., Rowland, M., Cortinas, R., Hickling, G. J. & Tsao, J.I. (2010). Field and climate-based model for predicting the density of host-seeking nymphal *Ixodes scapularis*, an important vector of tick-borne disease agents in the eastern United States. *Global Ecology and Biogeography*. 19, 504–514.
- Ehrlén, J. and Morris, W. F. (2015). Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters*. 18(3), 303–314. Consultada en <https://doi.org/10.1111/ele.12410>
- Ekesi, S., Nderitu, P. Rwomushana, I. (2006). Field infestation, life history and demographic parameters of the fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Bulletin of Entomological Research*. 96 (04) 379–386.
- Elith, J. and Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40, 677–697. Consultada en <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ellner, S. P., Seifu, Y. & Smith, R. H. (2002). Fitting population dynamic models to time-series data by gradient matching. *Ecology*. 83, 2256–2270.
- Fan, M. and Kuang, Y. (2004). Dynamics of a nonautonomous predator–prey system with the Beddington–DeAngelis functional response. *Journal of Mathematical Analysis and applications*. 295(1):15–39. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2004.02.038>
- Fand, B. B., Tonnang, H. E., Kumar, M., Bal, S. K., Singh, N. P., Rao, D., Kamble, A. L., Nangare, D. D. & Minhas, P. S. (2014a). Predicting the impact of climate change on regional and seasonal abundance of the mealybug *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae) using temperature-driven phenology model linked to GIS. *Ecological Modelling*.

- 288, 62–78. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.05.018>
- Fand, B. B., Tonnang, H. E., Kumar, M., Kamble, A. L. & Bal, S. K. (2014b). A temperature-based phenology model for predicting development, survival and population growth potential of the mealybug, *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae). *Crop Protection*. 55, 98–108. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.10.020>
- Fath, B. D. (2014). Sustainable systems promote wholeness-extending transformations: the contributions of systems thinking. *Ecological Modelling*. 293, 42-48. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.002>
- Filho, T. M. R., Gléria, I. M., Figueiredo, A. & Brenig, L. (2005). The Lotka-Volterra canonical format. *Ecological Modelling*. 183(1), 95–106. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.07.023>
- Fisher, J. B. and Davenport, T. L. (1989). Structure and development of surface deformation on avocado fruits. *HortScience* 24(5), 841-844.
- Forkuor, G. and Maathuis, B. (2012). Comparison of SRTM and ASTER derived digital elevation models over two regions in Ghana-Implications for hydrological and environmental modeling: INTECH Open Access Publisher, 03-21.
- Forrester, J. W. (1961). *Industrial Dynamics*. MIT press, MIT, and John Wiley & Sons, New York.
- Gamarra, J. G. P. and He, F. (2008). Spatial scaling of mountain pine beetle infestations. *Journal of Animal Ecology*. 77(4), 796–801. Consultada en <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01389.x>
- Garrett, K. A., Dobson, A. D. M., Kroschel, J., Natarajan, B., Orlandini, S., Tonnang, H. E. & Valdivia, C. (2013). The effects of climate variability and the color of weather time series on agricultural diseases and pests, and on decisions for their management. *Agricultural and Forest Meteorology*. 170, 216-227. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.04.018>
- Goudriaan, J. (1986). Boxcar train methods for modelling of ageing, development, delays and dispersion. Department of Theoretical Production Ecology. Agricultural University. 6708 PD Wageningen. The Netherlands. 68: 453-473.
- Goudriaan, J. and van Roermund, H. J. W. (1989). Modelling of ageing, development, delays and dispersion. En Rabbinge, R., Ward, S. A. and van Laar, H. H. (1989). *Simulation and systems management in crop protection*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation (Pudoc). Wageningen, the Netherlands. Pp. 424.
- Goudriaan, J. and van Roermund, H. J. W. (1993). Modelling of ageing, development, delays and dispersion. En Leffelaar (1993). *On systems analysis and simulation of ecological processes with examples in CSMP and Fortran*. SPRINGER-SCIENCE+BUSINESS MEDIA, B.V. Wageningen, The Netherlands. Pp. 300.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T. & DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-

- oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science*. 310(5750), 987-991. Doi: 10.1126/science.1116681
- Grimmett, G. (1999) What is Percolation? In: *Percolation. Grundlehren der mathematischen Wissenschaften (A Series of Comprehensive Studies in Mathematics)*, vol 321. Springer, Berlin, Heidelberg. Pp 1-31. Consultada en https://doi.org/10.1007/978-3-662-03981-6_1
- Guimapi, R. Y., Mohamed, S. A., Okeyo, G. O., Ndjomatchoua, F. T., Ekesi, S., Tonnang, H. E. (2016). Modeling the risk of invasion and spread of *Tuta absoluta* in Africa. *Ecological Complexity*. 28, 77-93. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.08.001>
- Guisan, A. and Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 8, 993-1009. Consultada en <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E. & Mantyka-Pringle, C. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*. 16(12), 1424-1435. Consultada en <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Gutierrez, A. P., Dos Santos, W. J., Pizzamiglio, M. A., Villacorta, A. M., Ellis, C. K., Fernandes, C. A. P. & Tutida, I. (1991). Modelling the interaction of cotton and the cotton boll weevil. II. Bollweevil (*Anthonomus grandis*) in Brazil. *Journal of Applied Ecology*. 28(2), 398–418. Doi: 10.2307/2404558
- Haque, M. (2011). A detailed study of the Beddington-De Angelis predator-prey model. *Mathematical Biosciences*. 234(1):1-16. Doi: 10.1016/j.mbs.2011.07.003
- Hastie, T. and Fithian, W. (2013). Inference from presence-only data; the ongoing controversy. *Ecography*. 36(8), 864-867. Consultada en <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00321.x>
- Hoddle, M. (2008). The Biology and Management of the Avocado Thrips, *Scirtothrips perseae* Nakahara (Thysanoptera: Thripidae). Department of Entomology. University of California, Riverside, CA. Consultada en <https://biocontrol.ucr.edu/avocado-thrips>
- Hoogcarspel, A. P. and Jobsen, J. A. (1984). Laboratory method for testing the side-effects of pesticides on *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae). Results with pesticides used in glasshouse crops in the Netherlands. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 97: 268-278.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y. C., Hill, J. K., Willis, S. G., Bartlein, P. J., Cramer, W., Hagemerijer, W. J. & Thomas, C. J. (2004). The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level. *Ecology Letters*. 7, 417–426.
- Johansen, R., Mojica-Guzmán, A. y Ascención-Betanzos, G. (1999). Introducción al conocimiento de los insectos tisanópteros mexicanos, en el aguacatero (*Persea americana* Miller). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5, 279-285.
- Jonckheere, I., Nackaerts, K., Muys, B., van Aardt, J. & Coppin, P. (2006). A fractal dimension-based modelling approach for studying the effect of leaf distribution on LAI retrieval in forest canopies. *Ecological Modelling*. 197(1-

- 2), 179–195. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.036>
- Kaplan, I. & Denno, R. F. (2007). Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*. 10(10), 977–994. Consultada en <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x>
- Kari, J. (2005). Theory of cellular automata. A survey. *Theoretical Computer Science*. 334(1-3), 3–33. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.tcs.2004.11.021>
- Khadioli, N., Tonnang, Z. E. H., Ong'amo, G., Achia, T., Kipchirchir, I., Kroschel, J. & LeRu, B. (2014). Effect of temperature on the life history parameters of noctuid lepidopteran stem borers, *Busseola fusca* and *Sesamia calamistis*. *Annals of Applied Biology*. 165, 373–386. Consultada en <https://doi.org/10.1111/aab.12157>
- Körner, O. and Jakobsen, L. (2006). A thrips pest pressure model for greenhouse climate control. *Acta Horticulturae* 718: 407-414.
- Kuang, Y. (2017). Modeling and analysis of competing dynamic ecological systems. PhD Dissertation. Kansas State University. Manhattan, Kansas. United States. Pp. 146. Consultada en <https://krex.k-state.edu/dspace/handle/2097/35555>
- Kuboka, M. N. (2013). Effect of temperature on the efficacy of *Metarhizium Anisopliae* (metchnikoff) sorokin in the control of Western Flower Thrips in French Beans. University of Nairobi, Kenia. Consultada en <http://erepository.uonbi.ac.ke/handle/11295/56445>
- Lefkovich, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. 21(1), 1-18. Doi: 10.2307/2528348
- Legaspi, C. B., Carruthers, R. I. and Larkin, T. S. (1997). New graphical modeling environments, time to reconsider simulation modeling? *American Entomologist* 43, 105-116.
- Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33 (3), 183-212. Consultada en <https://doi.org/10.1093/biomet/33.3.183>
- Lewis, E. G. (1977). On the generation and growth of a population. In: *Mathematical Demography*. Biomathematics, vol 6. Springer, Berlin, Heidelberg Pp. 221-225. Consultada en https://doi.org/10.1007/978-3-642-81046-6_25
- Lewis, T. (1973). *Thrips. Their Biology, Ecology and Economic Importance*. Trevor Lewis. Academic Press, New York.
- Li, B. L. (2000). Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. *Ecological Modelling*. 132(1-2), 33–50. Consultada en [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00303-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00303-3)
- Li, H. and Takeuchi, Y. (2011). Dynamics of the density dependent predator–prey system with Beddington–DeAngelis functional response. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. 374(2):644-654. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2010.08.029>
- Logan, J. D., Wolessensky, W. & Joern, A. (2006). Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecological Modelling*.

- 196(3-4), 471–482. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.034>
- Maino, J. L. and Kearney, M. R. (2015). Testing mechanistic models of growth in insects. *Proceedings of the Royal Society. B* 282: 20151973. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1973>
- Maiorano, A., Bregaglio, S., Donatelli, M., Fumagalli, D. & Zucchini, A. (2012). Comparison of modelling approaches to simulate the phenology of the European corn borer under future climate scenarios. *Ecological Modelling*. 245, 65–74. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.03.034>
- Mills, N. J. & Getz, W. M. (1996). Modelling the biological control on insect pests: a review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling*. 92(2-3), 121–143. Consultada en [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00177-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00177-8)
- Mwalusepo, S., Tonnang, H. E., Massawe, E. S., Johansson, T. & Le Ru, B. P. (2014). Stability analysis of competing insect species for a single resource. *Journal of Applied Mathematics*. 2014. Pp 14. Consultada en <https://doi.org/10.1155/2014/285350>
- Mwalusepo, S., Tonnang, H. E., Massawe, E. S., Okuku, G. O., Khadioli, N., Johansson, T., Calatayud, P.-A. & Le Ru, B. P. (2015). Predicting the impact of temperature change on the future distribution of maize stem borers and their natural enemies along east african mountain gradients using phenology models. *PLOS ONE* 10, e0130427. Consultada en <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130427>
- Nakahara, S. (1997). *Scirtothrips perseae* (Thysanoptera: Thripidae), a new species infesting avocado in southern California. *INSECTA MUNDI*, 11(2), 189-192.
- Nakanishi, M. & Cooper, L. G. (1974). Parameter estimation for a multiplicative competitive interaction model: least squares approach. *Journal of Marketing Research*. 303–311. Consultada en <https://doi.org/10.1177%2F002224377401100309>
- Ndjomatchoua, F. T., Tonnang, H. E., Plantamp, C., Campagne, P., Tchawoua, C. & Le Ru, B. P. (2016). Spatial and temporal spread of maize stem borer *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: noctuidae) damage in smallholder farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 235, 105–118. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.013>
- Nedorezov, L. V., Löhr, B. L. & Sadykova, D.L. (2008). Assessing the importance of self-regulating mechanisms in diamondback moth population dynamics: application of discrete mathematical models. *Journal of Theoretical Biology*. 254(3), 587–593. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.06.027>
- Nothnagl, M. (2006). Interaction between Greenhouse grown Chrysanthemum and *Frankliniella occidentalis*. A Modelling Approach. Doctoral dissertation. ISSN 1652-6880, ISBN 91-576-7146-X. Pp. 41.
- Nothnagl, M., Kosiba, A., Alsanius, B. W., Anderson, P. and Larsen, R. U. (2008). Modelling Population Dynamics of *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae) on Greenhouse Grown Chrysanthemum. *European Journal of Horticultural Science*. 73 (1). 12–19.

- Pearse, I. S. and Altermatt, F. (2013). Predicting novel trophic interactions in anon-native world. *Ecology Letters*. 16(8), 1088–1094. Consultada en <https://doi.org/10.1111/ele.12143>
- Recknagel, F. (2001). Applications of machine learning to ecological modelling. *Ecological Modelling*. 146(1-3), 303–310. Consultada en [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00316-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00316-7)
- Ren, D., Yu, H., Fu, W., Zhang, B. & Ji, Q. (2012). Crop diseases and pests monitoring based on remote sensing: a survey. In: *World Automation Congress (WAC)*. IEEE, pp. 177–181. Doi: 10.1109/ICoOM.2012.6316245
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). (2017). *Planeación Agrícola Nacional 2017-2030* (1ª ed.). Ciudad de México, México. Consultada en <https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/257067/Potencial-Aguacate.pdf>
- Sánchez, P. J. de la L., Alcántara, R. J. J., Coria-Avalos, V. M., Anguiano, C. J., Vidales, F. I., Tapia, V. L. M., Aguilera, M. J. L., Hernández, R. G. y Vidales, F. J. A. (2001). *Tecnología para la producción de aguacate en México*. INIFAP. CIRPAC. C. E. Uruapan. Libro técnico núm. 1. Uruapan. Michoacán, México.
- Savary, S. and Willocquet, L. (2012). *Simulation Modeling in Botanical Epidemiology and Crop Loss Analysis*. France. Pp 173.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). (2019). *Panorama Agroalimentario 2019* (1ª ed.). Ciudad de México, México. Consultada en https://nube.siap.gob.mx/gobmx_publicaciones_siap/pag/2019/Atlas-Agroalimentario-2019
- Smith, E. R. and Conrey, F. R. (2007). Agent-based modeling: a new approach for theory building in social psychology. *Personality and Social Psychology Review*. 11(1), 87–104. Consultada en <https://doi.org/10.1177%2F1088868306294789>
- Sporleder, M., Tonnang, H. E. Z., Carhuapoma, P., Gonzales, J. C., Juarez, H., Kroschel, J. & Peña, J. E. (2013). Insect Life Cycle Modelling (ILCYM) software-a new tool for regional and global insect pest risk assessments under current and future climate change scenarios. *Potential Invasive Pests of Agricultural Crops*. 412–427. Doi: 10.1079/9781845938291.0412
- Stockwell, D. (1999). The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*. 13, 143–158.
- Sutherst, R. W. and Maywald, G. F. (1985). A computerised system for matching climates in ecology. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 13(3-4), 281–299. Consultada en [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(85\)90016-7](https://doi.org/10.1016/0167-8809(85)90016-7)
- Sutherst, R. W. (2003). Prediction of species geographical ranges. *Journal of Biogeography*. 30, 805–816.
- Swed, F. S. and Eisenhart, C. (1943). Tables for testing randomness of grouping in a sequence of alternatives. *Annals of Mathematical Statistics*. 14(1), 66–87. Doi: 10.1214/aoms/1177731494
- Thomas, C. D. (2001). Scale, dispersal and 1 5 population structure. In: *Insect Movement: Mechanisms and Consequences: Proceedings of the Royal*

- Entomological Society's 20th Symposium, CABI, p. 321. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1079/9780851994567.0321>
- Tonnang, H. E. Z., Hervé, B. D. B., Biber-Freudenberger, L., Salifu, D., Subramanian, S., Ngowi, V. B., Guimapi, R. Y. A., Anani, B., Kakmeni, F. M. M., Affognon, H., Niassy, S., Landmann, T., Ndjomatchoua, F. T., Pedro, S. A., Johansson, T., Tanga, C. M., Nana, P., Fiaboe, K. M., Mohamed, S. F., Maniania, N. K., Nedorezov, L. V., Ekesi, S. & Borgemeister, C. (2017). Advances in crop insect modelling methods-Towards a whole system approach. *Ecological Modelling*. 354, 88-103. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.015>
- Tonnang, H. E. Z., Nedorezov, L. V., Ochanda, H., Owino, J. & Löhr, B. (2009). Assessing the impact of biological control of *Plutella xylostella* through the application of Lotka–Volterra model. *Ecological Modelling*. 220(1), 60–70. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.09.002>
- Tonnang, H. E., Nedorezov, L. V., Owino, J. O., Ochanda, H. & Löhr, B. (2010). Host–parasitoid population density prediction using artificial neural networks: diamond back moth and its natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology*. 12, 233–242.
- Van Rijn, P. C. J., Mollema, C. and Steenhuis-Broers, G. M. (1995). Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomological Research* 85:285-297.
- Van Roermund, H. J. W. (1995). Understanding biological control of greenhouse whitefly with the parasitoid *Encarsia formosa*. From individual behaviour to population dynamics. Tesis de Doctorado. Wageningen, the Netherlands. Pp. 241.
- Van Roermund, H. J. W., Van Lenteren, J. C. and Rabbinge, R. (1997). Biological Control of Greenhouse Whitefly with the Parasitoid *Encarsia formosa* on Tomato: An Individual-Based Simulation Approach. *Biological Control* 9: 25-47.
- Venette, R. C., Kriticos, D. J., Magarey, R. D., Koch, F. H., Baker, R. H., Worner, S. P., Raboteaux, N. N. G., McKenney, D. W., Dobesberger, E. J. & Yemshanov, D. (2010). Pest risk maps for invasive alien species: a roadmap for improvement. *Bioscience*. 60(5), 349–362. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1525/bio.2010.60.5.5>
- Voinov, A. (2008). *Systems Science and Modeling for Ecological Economics* (1^a ed.). Elsevier Inc. London, UK.
- Wang, K. and Shipp, J. L. (2001). Simulation Model for Population Dynamics of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on Greenhouse Cucumber. *Environmental Entomology*. 30(6), 1073-1081. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1603/0046-225X-30.6.1073>
- Wallach, D., Makowski, D., Jones, J. W. & Brun, F. (2013). *Working with Dynamic Crop Models: Methods, Tools and Examples for Agriculture and Environment*. Academic Press.
- Walters, J. P., Archer, D. W., Sassenrath, G. F., Hendrickson, J. R., Hanson, J. D., Halloran, J. M., Vadas, P. & Alarcon, V. J. (2016). Exploring agricultural production systems and their fundamental components with system

- dynamics modelling. *Ecological Modelling*. 333, 51-65. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.04.015>
- Watts, M. J. and Worner, S. P. (2009). Estimating the risk of insect species invasion: kohonen self-organising maps versus k-means clustering. *Ecological Modelling*. 220(6), 821–829. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.12.016>
- Wiens, J. A., Schooley, R. L. & Weeks Jr, R. D. (1997). Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos*. 7(2), 257–264. Doi: 10.2307/3546292
- Wilby, A. & Thomas, M. B. (2002). Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*. 5, 353–360.
- Wilensky, U. and Rand, W. (2015). *An Introduction to Agent-Based Modeling. Modeling Natural, Social, and Engineered Complex Systems with NetLogo*. The MIT Press. Pp. 505.
- Wilocquet, L., Aubertot, J. N., Lebard, S., Robert, C., Lannou, C. and Savary, S. (2008). Simulating multiple pest damage in varying winter wheat production situations. *Field Crop Research*. 107, 12-28. Doi: 10.1016/j.fcr.2007.12.013
- With, K. A., Pavuk, D. M., Worchuck, J. L., Oates, R. K. & Fisher, J. L. (2002). Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications*. 12, 52–65.
- Yang, L., Peng, L., Zhang, L., Zhang, L. & Yang, S. (2009). A prediction model for population occurrence of paddy stem borer (*Scirpophaga incertulas*), based on Back Propagation Artificial Neural Network and Principal Components Analysis. *Computers and Electronics in Agriculture*. 68(2), 200–206. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.compag.2009.06.003>
- Zhang, S., Wei, J., Guo, X., Liu, T.-X. & Kang, L. (2010). Functional synchronization of biological rhythms in a tritrophic system. *PLOS ONE*. 5, e11064. Consultada en <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011064>
- Zhang, W. and Zhang, X. (2008). Neural network modeling of survival dynamics of holometabolous insects. A case study. *Ecological Modelling*. 211(3-4), 433–443. Consultada en <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.09.026>

3. ARTÍCULO CIENTÍFICO

MODELOS DINÁMICOS SIMPLE Y COMPLEJO PARA POBLACIONES DE TRIPS (*Scirtothrips perseae*) EN EL CULTIVO DE AGUACATE (*Persea americana* Mill.): DESARROLLO, SIMULACIÓN Y ANÁLISIS.

RESUMEN

Los trips (*Scirtothrips perseae*) son una de las especies insectiles que más daño ocasionan en las zonas aguacateras mexicanas, este daño puede ser indirecto al afectar las flores y el follaje tierno, y directo al atacar el fruto. Debido a su ataque, las pérdidas pueden superar hasta un tercio de la producción y afectar la apariencia del fruto ocasionando rechazo en mercados de exportación. La biología y hábitos de esta plaga, hace que el manejo con métodos biológicos y químicos se dificulte, ya que han desarrollado comportamientos evasivos y resistencia a insecticidas. Con la finalidad de conocer mejor las condiciones de vida de la plaga, diversas investigaciones han propuesto tablas de vida para diferentes especies de trips a temperaturas constantes. Los objetivos de este trabajo fueron resumir los principales enfoques de la modelación dinámica de poblaciones de trips mediante ecuaciones diferenciales (ordinarias y parciales) y el desarrollo de dos modelos matemáticos, uno simple y otro complejo, para predecir el comportamiento de la dinámica poblacional de trips en el cultivo de aguacate. El modelo compartimental (simple) se basa en cálculos de tasas de desarrollo y mortalidad, mientras que el modelo de vagones de tren (boxcar train), además de las tasas de desarrollo y mortalidad, también incluye las tasas de dispersión para cada etapa de desarrollo. Ambos modelos utilizan la temperatura del aire como variable de entrada. El modelo simple consta de trece ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) mientras que la discretización de la ecuación diferencial parcial (PDE), mediante el método de vagones de tren fraccionados (fractional boxcar train), da lugar a ciento trece ODEs. La solución numérica de ambos modelos se programó en los ambientes de simulación Fortran Simulation Translator (FST) y Matlab-Simulink. Los resultados de la simulación mostraron que la información contenida en las tablas de vida de las poblaciones de trips se puede utilizar para desarrollar ambos modelos matemáticos. Además, el modelo compartimental solo puede predecir la dinámica poblacional de las poblaciones de trips, mientras que el modelo boxcar train también puede predecir el comportamiento de los trips en el dominio del desarrollo. Ambos modelos resultaron ser sensibles al parámetro de proporción de sexos. Finalmente, la metodología aplicada podría extenderse aún más para otras plagas de árboles de aguacate y también se pueden mejorar ambos modelos realizando una calibración y evaluación del modelo.

Palabras clave: *Scirtothrips perseae*, tablas de vida, modelo matemático, ODEs, ambiente de simulación, dinámica poblacional.

Tesis de Maestría en Ciencias en Protección Vegetal, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: Jainer Oniel Sosa Calix

Director de Tesis: Dr. Joel Pineda Pineda

Codirector de Tesis: Dr. Irineo Lorenzo López Cruz

**SIMPLE AND COMPLEX DYNAMIC MODELS TO THRIPS (*Scirtothrips perseae*) POPULATIONS ON AVOCADO CROP (*Persea americana* Mill.):
DEVELOPMENT, SIMULATION AND ANALYSIS.**

ABSTRACT

Thrips (*Scirtothrips perseae*) are one of the insect species that cause strong damage in Mexican avocado areas. The injury can be indirect by affecting the flowers and tender foliage, and direct by attacking the fruit. Losses can exceed up to a third of fruits production and affect the appearance of the fruit causing rejection in export markets. The biology and habits of this pest make handling with biological and chemical methods difficult, since they have developed evasive behaviors and resistance to insecticides. In order to better understanding of the living conditions of the pest, several investigations have proposed life tables for different species of thrips under constant temperature. The objectives of this work were to summarize the main approaches of the dynamic modeling of thrips populations using differential equations (ordinary and partial) and the development of two mathematical models, one simple and the other complex, to predict the behavior of the thrips population dynamics in avocado crop. The compartmental (simple) model is based on development and mortality rates calculations whereas the boxcar train model in addition to development and mortality rates also includes the dispersion rates for each development stage. Both models use air temperature as the input variable. The simple model consists of thirteen ordinary differential equations (ODEs) while the discretization of the partial differential equation (PDE), by using the fractional boxcar train method, gives rise to one hundred and thirteen ODEs. The numerical solution of both models was programmed in the Fortran Simulation Translator (FST) and Matlab-Simulink simulation environments. Simulation results showed that information contained in life tables of thrips populations can be used to develop both mathematical models. Also that the compartmental model can predict only the population dynamics of thrips populations whilst the boxcar train model can also predict the behavior of thrips in the development domain. Both models turned out to be sensitive to the parameter sex ratio. Finally, the methodology applied could be extended further for other pests of avocado trees and also both models can be improved by carrying out a model calibration and model evaluation.

Keywords: *Scirtothrips perseae*, life tables, mathematical model, ODEs, simulation environment, population dynamics.

Thesis: Plant Protection, Universidad Autónoma Chapingo.

Author: Jainer Oniel Sosa Calix

Thesis Director: Dr. Joel Pineda Pineda

Thesis Codirector: Dr. Irineo Lorenzo López Cruz

3.1 INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos más importantes, complejos y costosos a abordar en el cultivo de aguacate es el combate de plagas y enfermedades, ya que el 23% o más de los insumos que se requieren se destina a este rubro. En particular, el aguacate es atacado por una gran cantidad de insectos y ácaros que causan daños considerables. Los trips son una de las especies insectiles que causa muchos problemas en este sistema de producción, ya que estos se encuentran distribuidos en todas las zonas aguacateras de México y que son capaces de ocasionar pérdidas del 30% o más de la producción, afectando también la apariencia del fruto lo cual es causa de rechazo en los mercados internacionales (SAGARPA, 2017; APEAM, 2020).

Los trips (*Scirtothrips perseae*) del aguacate se alimentan de hojas suculentas y frutos jóvenes. El daño de las hojas provoca un bronceado irregular o cicatrices en la parte superior e inferior de estas. Los trips ponen sus huevos de color amarillo a blanquecino en el envés de las hojas, en la fruta joven y en los peciolo de la fruta. Luego se desarrollan a través de dos estadios larvarios (el primero es blanco y pálido, el segundo es más grande, robusto y amarillo) y dos de pupa (prepupa y pupa). Los trips se desarrollan bien a temperaturas menores de 15 °C, sus poblaciones suelen aumentar a finales de invierno e inicios de primavera cuando estos se alimentan de hojas jóvenes (University of California, 2008).

Los trips tienen seis o más generaciones por año, y su desarrollo desde huevo a adulto ocurre de 20 a 30 días cuando las temperaturas promedian 18 a 24 °C. En función de lo anterior, es posible predecir su tiempo de desarrollo real monitoreando la temperatura del aire (University of California, 2008). Debido a la biología y hábitos de los trips en el aguacate, se dificulta su control biológico (Dissevelt, Altena and Ravensberg, 1995; Jacobson 1997; Jarosi, Kolias, Lapchin, Rochat and Dixon, 1997; Shipp and Ramakers, 2002) y químico debido a su comportamiento tigmotáctico, tamaño pequeño y habilidad para desarrollar resistencia a insecticidas (Jensen, 2000). Con el fin de conocer las mejores condiciones de vida de la plaga, numerosos estudios se han centrado en el

establecimiento de tablas de vida para los trips. Las tablas de vida son una síntesis de las estadísticas de mortalidad, supervivencia, fecundidad y otros parámetros biológico-reproductivos de interés, por edad de una población (Robb, 1989; Gaum, Giliomee and Pringle, 1994; Van rij, Mollema and Steenhuis-Broers, 1995; Hoddle, 2002).

A partir de la información que proporcionan las tablas de vida, es posible predecir la dinámica de poblaciones de trips bajo condiciones específicas empleando diferentes enfoques. Ya se han propuesto diversos marcos de modelado dinámico de poblaciones de insectos, y la elección de cierto enfoque dependerá en gran parte del objetivo del modelo y de la información disponible (Tonnang et al. 2017).

Diferentes autores han investigado modelos dinámicos de poblaciones insectiles, entre estos se encuentran modelos para trips (*Frankliniella occidentalis*) en crisantemos (*Chrysanthemum spp.*) cultivados en invernadero (Nothnagl, 2006; Nothnagl et al. 2008), para trips (*Frankliniella occidentalis*) (Pergande) en pepino (*Cucumis sativus*) de invernadero (Wang and Shipp, 2001), para trips (*Frankliniella occidentalis*) en Begonias (*Begonia elatior* hybrid var. Blitz.) de invernadero (Körner and Jakobsen, 2006), modelo mecanicista para la tasa de asimilación específica aplicado al crecimiento de insectos de siete órdenes diferentes (Coleóptera, Lepidóptera, Hemíptera, Himenóptera, Ortóptera, Díptera y Neuróptera) (Maino and Kearney, 2015), modelo genérico simple aplicado al control de la interrupción del apareamiento de *Frankliniella occidentalis* (Anguelov, Dufourd and Dumont, 2017; Ekesi, Nderitu and Rwomushana, 2006), entre otros.

Todavía no se han reportado modelos dinámicos aplicados a trips del aguacate (*Scirtothrips perseae*), así mismo, la información acerca de la biología y reproducción de esta plaga del aguacate es limitada, en este trabajo se emplean los datos de tablas de vida que han sido reportados por Hoddle (2002), en el desarrollo y análisis de un modelo dinámico para poblaciones de trips.

En este trabajo se abordan aspectos metodológicos que permiten generar modelos matemáticos dinámicos para poblaciones de trips. La metodología describe dos enfoques de modelado de poblaciones de trips en el cultivo de aguacate: modelos simples y modelos complejos. Los modelos simples consideran pocas variables de estado y ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales. El procedimiento considera las siguientes etapas: modelo conceptual mediante diagramas relacionales, estructura del modelo dado mediante ecuaciones diferenciales y ecuaciones algebraicas, su implementación en un ambiente de simulación (Fortran Simulation Translator [FST] y Matlab) y el análisis de su comportamiento.

Los modelos complejos están formados por decenas de variables de estado y ecuaciones diferenciales no lineales resultantes de la solución numérica de la ecuación diferencial en derivadas parciales que considera como variables independientes el tiempo y el estado de desarrollo de una población de insectos. El procedimiento incluye las siguientes etapas: modelo conceptual mediante diagramas relacionales o diagramas de flujo, la estructura del modelo mediante ecuaciones diferenciales, el cálculo de las tasas de desarrollo y dispersión relativa a partir de las tablas de vida de los insectos, el cálculo de los tamaños de clases, programación en un ambiente de simulación (FST y Matlab) y el análisis de su comportamiento.

El objetivo general de la investigación fue revisar el estado del arte de los enfoques de modelación y simulación para poblaciones de trips en el cultivo de aguacate y la comparación de dos enfoques de modelación que usan ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales y la programación de los modelos en varios ambientes de simulación. Los objetivos específicos fueron: 1) describir los principales enfoques del modelado dinámico de poblaciones de trips mediante ecuaciones diferenciales (ordinarias y parciales), 2) el desarrollo de dos modelos matemáticos, uno simple y otro complejo, para predecir el comportamiento de la dinámica de poblaciones de trips en el cultivo de aguacate, 3) la programación

de ambos modelos en los ambientes de simulación Fortran Simulation Translator (FST) y Matlab-Simulink, 4) y el análisis del comportamiento de ambos modelos.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Modelo simple o compartimental de la población de trips

3.2.1.1 Estructura del modelo

❖ Diagrama relacional del modelo compartimental

El modelo dinámico simple o compartimental está dado por trece variables de estado o compartimentos que representan el número de insectos en cada etapa de desarrollo de la población de trips: huevos (x_1), machos de primer estadio (x_2), machos de segundo estadio (x_3), machos de prepupas (x_4), machos de pupas (x_5), machos adultos no apareados (x_6), machos adultos apareados (x_7), hembras de primer estadio (x_8), hembras de segundo estadio (x_9), hembras de prepupas (x_{10}), hembras de pupas (x_{11}), hembras adultas no apareadas (x_{12}) y hembras adultas apareadas (x_{13}).

En la Figura 7 se muestra un diagrama relacional conceptual del desarrollo de la población de trips, donde los flujos de entrada y salida representan procesos que afectan a cada compartimento. Las variables de tasas de cambio (derivadas) son función de las variables de estado, la variable ambiental de entrada temperatura del aire y también de una tasa de mortalidad relativa (RMR_{Etapas}) que es una función también de la temperatura y la cantidad de individuos en la población. Las tasas de desarrollo (DR_{Etapas}) para cada etapa de desarrollo de los trips se calculan a partir de tablas de vida generadas por experimentos de crecimiento y desarrollo de poblaciones de insectos, llevados a cabo a temperaturas constantes.

En la Figura 7 se utilizó la siguiente simbología. MR: tasa de mortalidad, DR: tasa de desarrollo, EGGF: huevos hembras, EGGM: huevos machos, ML1: machos de primer estadio, FL1: hembras de primer estadio, ML2: machos de segundo

estadio, FL2: hembras de segundo estadio, MPP: machos prepupa, FPP: hembras prepupa, MPUP: machos pupas, FPUP: hembras pupas, MUA: machos adultos no apareados, FUA: hembras adultas no apareadas, MMA: machos adultos apareados, FMA: hembras adultas apareadas.

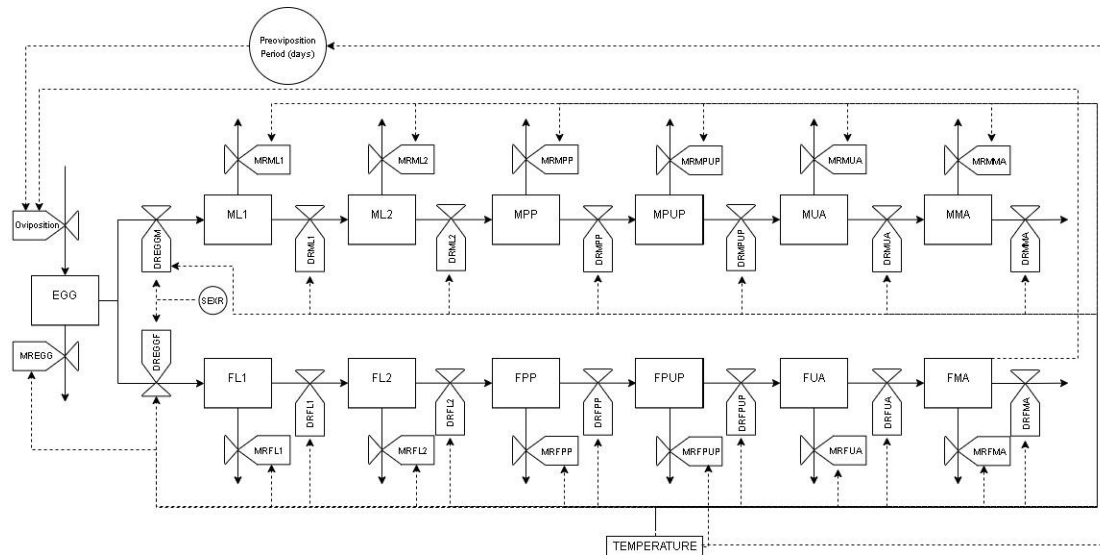


Figura 7. Diagrama relacional del modelo compartimental de la población de trips. Fuente: elaboración propia.

❖ Ecuaciones diferenciales

Las correspondientes ecuaciones diferenciales ordinarias del modelo compartimental están dadas por las ecuaciones listadas en el Cuadro 4. Tanto las tasas de desarrollo como las tasas de mortalidad relativa se calculan en cada momento requerido interpolando valores de matrices que contienen los valores estimados para cada valor de temperatura. $f_{OR}(T)$ es una función de tasa de oviposición dependiente de la temperatura. El cálculo de estas tasas se describe en la sección 3.2.1.2.

En el Cuadro 3, se muestran los valores de las condiciones iniciales para las variables de estado empleadas en el modelo simple o compartimental.

Cuadro 3. Condiciones iniciales de las variables de estado del modelo simple.

No.	Estado de Desarrollo	Condición Inicial (No. de Individuos)
1	x_1	1120
2	x_2	0
3	x_3	0
4	x_4	0
5	x_5	0
6	x_6	0
7	x_7	0
8	x_8	0
9	x_9	0
10	x_{10}	0
11	x_{11}	0
12	x_{12}	0
13	x_{13}	0

Fuente: Elaboración propia.

Cuadro 4. Ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) del modelo simple.

No.	Ecuación Diferencial Ordinaria (ODE)
1	$\frac{dx_1}{dt} = f_{OR}(T)x_{13} - DR_{EGGM}x_1 - DR_{EGGF}x_1 - MR_{EGG}$
2	$\frac{dx_2}{dt} = DR_{EGGM}x_1 - DR_{ML1}x_2 - RMR_{ML1}x_2$
3	$\frac{dx_3}{dt} = DR_{ML1}x_2 - DR_{ML2}x_3 - RMR_{ML2}x_3$
4	$\frac{dx_4}{dt} = DR_{ML2}x_3 - DR_{MPP}x_4 - RMR_{MPP}x_4$
5	$\frac{dx_5}{dt} = DR_{MPP}x_4 - DR_{MPUP}x_5 - RMR_{MPUP}x_5$
6	$\frac{dx_6}{dt} = DR_{MPUP}x_5 - DR_{MUA}x_6 - RMR_{MUA}x_6$
7	$\frac{dx_7}{dt} = DR_{MUA}x_6 - DR_{MMA}x_7 - RMR_{MNA}x_7$
8	$\frac{dx_8}{dt} = DR_{EGGF}x_1 - DR_{FL1}x_8 - RMR_{FL1}x_8$
9	$\frac{dx_9}{dt} = DR_{FL1}x_8 - DR_{FL2}x_9 - RMR_{FL2}x_8$
10	$\frac{dx_{10}}{dt} = DR_{FL2}x_9 - DR_{FPP}x_{10} - RMR_{FPP}x_9$
11	$\frac{dx_{11}}{dt} = DR_{FPP}x_{10} - DR_{FPUP}x_{11} - RMR_{FPUP}x_{11}$
12	$\frac{dx_{12}}{dt} = DR_{FPUP}x_{11} - DR_{FUA}x_{12} - RMR_{FUA}x_{12}$
13	$\frac{dx_{13}}{dt} = DR_{FUA}x_{12} - DR_{FUA}x_{13} - RMR_{FUA}x_{13}$

Fuente: Elaboración propia.

3.2.1.2 Procedimiento de modelación

❖ Información climática de la región

Los datos de temperatura máxima y mínima diarias fueron medidos por una estación meteorológica ubicada en el municipio de Uruapan, Estado de Michoacán (19.4061-102.0466), México.

❖ Tasas de desarrollo

Las tablas de vida de los trips reportadas por Hoddle (2002) (Cuadro 5) proporcionan la duración media en días o tiempo de residencia $\left(t_d^{(i)}\right)$ de cada etapa de vida de los trips a temperaturas constantes (15, 20, 25, 27.5 y 30 °C). Por lo tanto, las tasas de desarrollo ($días^{-1}$) se calcularon como el inverso del tiempo de residencia $\left(\frac{1}{t_d^{(i)}}\right)$ de cada etapa de desarrollo (Hoddle, 2002; Körner and Jakobsen, 2006; Savary and Willocquet, 2012). En los Cuadros 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 y 18, se muestran los valores calculados de las tasas de desarrollo a partir del Cuadro 5.

❖ Tasas de mortalidad

También se emplean datos de tasas de mortalidad real que fueron tomadas de Hoddle (2002), que corresponden a la proporción de individuos que mueren en cada etapa de desarrollo, estas dependen del número de individuos presentes en cada etapa de vida y de manera implícita de la temperatura del aire, esto es para: tasa de mortalidad de larvas en primer instar (Cuadro 19), tasa de mortalidad de larvas en segundo instar (Cuadro 20), tasa de mortalidad de prepupas (Cuadro 21) y tasa de mortalidad de pupas (Cuadro 22) (Sharov, 1997). Posteriormente, se indican los valores de las tasas de mortalidad para cada etapa.

Cuadro 5. Tabla de vida de *Scirtothrips perseae*.

Etapas	Temperatura									
	15 °C		20 °C		25 °C		27.5 °C		30 °C	
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
EGG	21.3 ± 0.08 n = 1121		14.3 ± 0.14 n = 573		10.9 ± 0.07 n = 824		9.9 ± 0.09 n = 268		8.8 ± 0.10 n = 153	
L1	3.9 ± 0.25 (n = 18)	3.9 ± 0.17 (n = 36)	3.1 ± 0.18 (n = 28)	2.8 ± 0.12 (n = 61)	1.9 ± 0.13 (n = 23)	2.1 ± 0.09 (n = 37)	1.2 ± 0.07 (n = 25)	1.4 ± 0.08 (n = 35)	1.7 ± 0.24 (n = 10)	1.8 ± 0.12 (n = 13)
L2	7.4 ± 0.35	7.8 ± 0.21	4.1 ± 0.19	3.9 ± 0.11	3.4 ± 0.17	3.3 ± 0.18	2.1 ± 0.15	2.2 ± 0.09	1.9 ± 0.22	1.9 ± 0.14
PP	2.9 ± 0.25	3.0 ± 0.20	1.7 ± 0.09	1.7 ± 0.09	1.2 ± 0.08	1.3 ± 0.06	1.2 ± 0.08	1.1 ± 0.06	1.4 ± 0.15	1.4 ± 0.18
PUP	8.1 ± 0.32	7.1 ± 0.23	3.9 ± 0.11	3.8 ± 0.10	2.5 ± 0.10	2.5 ± 0.10	2.4 ± 0.14	2.4 ± 0.11	2.5 ± 0.21	2.5 ± 0.14
MA	— (n = 7)	40.4 ± 3.39 (n = 7)	15.1 ± 4.33 (n = 7)	13.5 ± 2.24 (n = 7)	8.6 ± 0.90 (n = 11)	8.4 ± 0.92 (n = 21)	4.5 ± 0.73 (n = 22)	9.8 ± 1.17 (n = 5)	2.4 ± 0.68 (n = 11)	3.9 ± 0.39
UA	30.5 ± 3.7 (n = 6)	52.4 ± 6 (n = 5)	15.46 ± 2.1 (n = 13)	14.07 ± 1.5 (n = 14)	10 ± 1 (n = 9)	9.7 ± 0.8 (n = 20)	—	6.2 ± 3.4 (n = 6)	—	—

M= Machos; H= Hembras; EGG= Huevos; L1= Larvas 1 o primer instar; L2= Larvas 2 o segundo instar; PP= Prepupas; PUP= Pupas; MA= Adultos apareados; UA= Adultos no apareados. Fuente: Hoddle, 2002.

Cuadro 6. Tasa de desarrollo de huevos (*DREGGT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DREGGT</i>
1	-10	0
2	4.1	0
3	15	0.0469
4	20	0.0699
5	25	0.0917
6	27.5	0.1010
7	30	0.1136

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 7. Tasa de desarrollo de larvas 1 macho (*DRML1T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRML1T</i>
1	-10	0
2	9.9	0
3	15	0.2564
4	20	0.3226
5	25	0.5263
6	27.5	0.8333
7	30	0.5882
8	37.4	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 8. Tasa de desarrollo de larvas 1 hembra (*DRFL1T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRFL1T</i>
1	-10	0
2	9.9	0
3	15	0.2564
4	20	0.3571
5	25	0.4762
6	27.5	0.7143
7	30	0.5556
8	37.4	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 9. Tasa de desarrollo de larvas 2 macho (*DRML2T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRML2T</i>
1	-10	0
2	6	0
3	15	0.1351
4	20	0.2439
5	25	0.2941
6	27.5	0.4762
7	30	0.5263
8	33.8	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 10. Tasa de desarrollo de larvas 2 hembra (*DRFL2T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRFL2T</i>
1	-10	0
2	6	0
3	15	0.1282
4	20	0.2564
5	25	0.3030
6	27.5	0.4545
7	30	0.5263
8	33.8	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 11. Tasa de desarrollo de prepupas macho (*DRMPPT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRMPPT</i>
1	-10	0
2	6.7	0
3	15	0.3448
4	20	0.5882
5	25	0.8333
6	27.5	0.8333
7	30	0.7143
8	37.8	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 12. Tasa de desarrollo de prepupas hembra (*DRFPPT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRFPPT</i>
1	-10	0
2	6.7	0
3	15	0.3333
4	20	0.5882
5	25	0.7692
6	27.5	0.9091
7	30	0.7143
8	37.8	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 13. Tasa de desarrollo de pupas macho (*DRMPUT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRMPUT</i>
1	-10	0
2	7.9	0
3	15	0.1235
4	20	0.2564
5	25	0.4000
6	27.5	0.4167
7	30	0.4000
8	37.3	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 14. Tasa de desarrollo de pupas hembra (*DRFPUT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRFPUT</i>
1	-10	0
2	7.9	0
3	15	0.1408
4	20	0.2632
5	25	0.4000
6	27.5	0.4167
7	30	0.4000
8	37.3	0

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 15. Tasa de desarrollo de adultos no apareados macho (*DRMUAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRMUAT</i>
1	-10	0
2	10.2068	0
3	15	0.0328
4	20	0.0647
5	25	0.1000

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 16. Tasa de desarrollo de adultos no apareados hembra (*DRFUAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRFUAT</i>
1	-10	0
2	13.4072	0
3	15	0.0191
4	20	0.0711
5	25	0.1031
6	27.5	0.1613

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 17. Tasa de desarrollo de adultos apareados macho (*DRMMAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>DRMMAT</i>
1	-10	0
2	19.3666	0
3	20	0.0662
4	25	0.1163
5	27.5	0.2222
6	30	0.4167

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 18. Tasa de desarrollo de adultos apareados hembra ($DRFMAT$).

No.	Temperatura (°C)	$DRFMAT$
1	-10	0
2	14.1302	0
3	15	0.0248
4	20	0.0741
5	25	0.1190
6	27.5	0.1020
7	30	0.2564

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 19. Tasa de mortalidad de larvas en primer estadio (RMR_{L1}).

No.	Temperatura (°C)	RMR_{L1}
1	0	1
2	15	0.53
3	20	0.20
4	25	0.11
5	27.5	0.43
6	30	0.19
7	40	1

Fuente: Tomados de Hoddle, 2002.

Cuadro 20. Tasa de mortalidad de larvas en segundo estadio (RMR_{L2}).

No.	Temperatura (°C)	RMR_{L2}
1	0	1
2	15	0.41
3	20	0.35
4	25	0.48
5	27.5	0.22
6	30	0.68
7	40	1

Fuente: Tomados de Hoddle, 2002.

Cuadro 21. Tasa de mortalidad de prepupas (RMR_{PP}).

No.	Temperatura (°C)	RMR_{PP}
1	0	1
2	15	0.07
3	20	0.08
4	25	0.05
5	27.5	0.08
6	30	0.14
7	40	1

Fuente: Tomados de Hoddle, 2002.

Cuadro 22. Tasa de mortalidad de pupas (RMR_{PUP}).

No.	Temperatura (°C)	RMR_{PUP}
1	0	1
2	15	0.00
3	20	0.14
4	25	0.15
5	27.5	0.10
6	30	0.32
7	40	1

Fuente: Tomados de Hoddle, 2002.

❖ Tasas de oviposición y proporción de sexos de la descendencia

En este modelo se emplearon datos de períodos de oviposición ($PROVR$) en días tomados de las tablas de vida de Hoddle (2002) (Cuadro 23), y posteriormente se calcularon los valores de tasas de oviposición ($PROVRT$) (Cuadro 24) utilizando la siguiente ecuación:

$$PROVRT = \frac{1}{PROVR}$$

También se emplearon las tasas de sexos o proporción de machos y hembras (Cuadro 25), estos datos cumplen la función de variables auxiliares en el modelo y permiten realizar cálculos o estimaciones intermedias previo a la obtención de los valores de salida o de interés.

Cuadro 23. Período de oviposición de *S. perseae*.

	Temperatura			
	15 °C	20 °C	25 °C	27.5 °C
P. Ovip.	$17.6 \pm 1.7a$	$1 \pm 0.18b$	$0.97 \pm 0.15b$	$1.6 \pm 0.22b$

Fuente: Tomados de Hoddle, 2002.

Cuadro 24. Tasa de oviposición ($OVRT$).

No.	Temperatura (°C)	$OVRT$
1	10	0
2	12.5	0
3	15	0.0568
4	17.5	0.5284
5	20	1.0
6	22.5	1.0154
7	25	1.0309
8	27.5	0.6250

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 25. Proporción de machos y hembras (*SEXRT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>SEXRT</i>
1	10	0.63
2	12.5	0.63
3	15	0.63
4	17.5	0.66
5	20	0.69
6	22.5	0.66
7	25	0.62
8	27.5	0.15

Fuente: Tomados de Hoddle, 2002.

❖ Variables de entrada

Las funciones de forzamiento o variables de entrada del modelo representan el efecto o influencia del ambiente sobre el sistema (Voinov, 2008). En este trabajo se consideró el empleo de la temperatura máxima y mínima del aire (Cuadros 26 y 27) como variables de entrada, ya que tanto el desarrollo como la mortalidad de trips dependen de esta. La variación diaria de la temperatura fue simulada por la siguiente función sinusoidal (Goudriaan and van Roermund, 1993):

$$AMPTMP = 0.5(MAXT - MINT)$$

$$AVTEMP = 0.5(MAXT + MINT)$$

$$TEMP = AVTEMP + AMPTMP(-COS(2 \times \pi \times TIME))$$

MAXT y MINT son las temperaturas mínimas y máximas en función del tiempo de simulación.

En la ecuación anterior t es el tiempo de simulación, por lo que se necesita interpolar para calcular los valores de T_{max} y T_{min} en algunos días donde el valor medido no está disponible.

Cuadro 26. Temperatura máxima del aire empleada en el modelo simple.

No.	Momento de muestreo (día)	Temperatura (°C)
1	1	17.9
2	6	18.6
3	25	16.9
4	35	16.9
5	49	19.8
6	56	20.2
7	63	20.7
8	70	16.9
9	77	19.1
10	84	19.9
11	91	21.1
12	99	20.9
13	105	20.9
14	112	23.1
15	119	21.8
16	126	16.2
17	133	22.9
18	140	22.5
19	147	20.4
20	154	20.1
21	161	22.3

Fuente: Elaboración propia.

3.2.1.3 Modelo computacional

❖ Programación en el ambiente de simulación FORTRAN Simulation Translator (FST)

Fortran Simulation Translator (FST) es un entorno de simulación amigable para modelos de sistemas (Voinov, 2008; Rappoldt & van Kraalingen, 2008; Rappoldt & van Kraalingen, 2013), que es especialmente adecuado para fines de enseñanza e investigación.

La estructura del modelo compartimental (13 ODEs) en FST es la siguiente:

TITLE Modelo simple de la población de trips

INITIAL

- Condiciones iniciales
- Declaraciones de los parámetros

DYNAMIC

- Integración de las ODEs
- Cálculos de las variables auxiliares

- Matrices o arreglos de las tasas de desarrollo y mortalidad
- Características de la simulación
- Especificación de las salidas o resultados deseados

END

Cuadro 27. Temperatura mínima del aire empleada en el modelo simple.

No.	Momento de muestreo (día)	Temperatura (°C)
1	1	16.2
2	6	16.2
3	25	15.5
4	35	15.3
5	49	18.3
6	56	18.6
7	63	19.1
8	70	15.1
9	77	14.4
10	84	18.4
11	91	19.6
12	99	19.4
13	105	19.2
14	112	21.6
15	119	20.1
16	126	16.2
17	133	21.2
18	140	20.5
19	147	18.9
20	154	18.3
21	161	20.4

Fuente: Elaboración propia.

Todas las condiciones iniciales fueron cero, con la excepción de la población de huevos que se estableció en $x_1(0) = 1120$ según los datos experimentales de Hoddle (2002). El tiempo de simulación fue de 160 días. El conjunto de ODEs se resolvió con el método de integración de Euler de pasos de tiempo fijo, utilizando un tamaño de paso de integración de una hora (0,0417 días). También se utilizó el método de integración de paso de tiempo variable tipo Runge-Kutta con el fin de verificar la precisión de la solución numérica.

❖ Programación en Matlab-Simulink

Matlab es un solucionador matemático y Simulink es un sistema de modelado extensible (Voinov, 2008; The Mathworks, INC. 1984-2017). El entorno Matlab-

Simulink es atractivo debido a sus solucionadores de ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) compuestos por un amigable solucionador de problemas de valor inicial de código de diferencias finitas para el usuario (Anshino, Nagase & Vaillancourt, 2000; Shampine, Gladwell & Thompson, 2003).

La estructura del modelo computacional para el modelo compartimental descrito por el conjunto de trece ODEs (Cuadro 4) se implementó utilizando un modelo de Simulink con un bloque de función “s” con una subrutina de lenguaje C. Las condiciones de simulación, incluidas las condiciones iniciales, fueron las mismas que en el caso de la codificación FST.

3.2.1.4 Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad es un paso importante en el desarrollo de modelos en sistemas agrícolas (López-Cruz, Rojano-Aguilar, Salazar-Moreno and Ruiz-García, 2012). La sensibilidad del modelo fue analizada examinando los efectos de la variación en los parámetros, condiciones o variables de la historia de vida de los trips, tales como, la proporción de los sexos, mortalidad en cierta etapa de desarrollo, condiciones iniciales de las variables de estado, entre otros (Wang and Shipp, 2001).

El análisis de sensibilidad se ejecutó en FST solamente, en este se empleó el siguiente comando:

SENSITIVITY Varying = SEXR; BeginRange = 0.1; EndRange = 0.9; NumberOfRuns = 9

Mediante el código “*SENSITIVITY*”, podemos variar el parámetro de interés que en este caso es la proporción de machos y hembras (*Varying = SEXR*), luego se indica el valor inicial (*BeginRange = 0.1*) y final (*EndRange = 0.9*) y finalmente se programa el número de corridas (*NumberOfRuns = 9*) que particiona el rango deseado en nueve unidades o fracciones. De esta manera, se obtienen nueve respuestas diferentes del comportamiento de la población de trips en cada una de las etapas de desarrollo.

3.2.2 Modelo complejo o distribuido de la población de trips

3.2.2.1 Estructura del modelo

❖ Diagrama relacional del modelo distribuido

El diagrama relacional también conocido como modelo conceptual, es una representación cualitativa del sistema mediante un esquema o diagrama que emplea la simbología de Forrester (1961). Este diagrama permite resumir los elementos más importantes del sistema y las relaciones entre estos, permite mostrar el sistema de manera sencilla, accesible y comprensible a otros investigadores o interesados en el tema (Voinov, 2008).

El diagrama relacional de la Figura 8, muestra los elementos más importantes del modelo complejo. En este se muestran 13 etapas de desarrollo, esto es: huevo, larva 1, larva 2, prepupa, pupa, adultos apareados y adultos no apareados, con distinción entre hembras y machos en todos los estados excepto huevos. Los 13 estados están representados con rectángulos en cuyo interior tienen barras verticales, estas barras indican que en cada estado se encuentran diferentes grupos de edad de trips donde cada grupo tiene cierto retraso, este retraso se modela empleando arreglos y la metodología conocida como Fractional Boxcar Train (vagones de tren fraccionales).

Entre cada estado se muestran válvulas, estas representan las tasas de cambio en las cuales se programa la expresión algebraica del lado derecho de la ecuación diferencial y permiten regular o condicionar el flujo de materia de un estado a otro. Las tasas de desarrollo que dependen del inverso del tiempo de residencia, se programan en el lado derecho de las ecuaciones diferenciales. Las tasas de dispersión relativa que dependen de la relación inversamente proporcional (cociente) entre el producto del error estándar del tiempo de residencia y la raíz cuadrada del número de individuos en cada etapa de vida con el tiempo de residencia, también se programa en el lado derecho de las ecuaciones diferenciales y constituye un flujo de salida del estado anterior y un flujo de entrada para el estado posterior.

Las tasas de mortalidad aparente (proporción de individuos que mueren en cada estado) se programan en las tasas de cambio o válvulas. Estas dependen implícitamente de la temperatura del aire y explícitamente del número de individuos presentes en cada etapa de vida. Se emplea también el período de oviposición (días) necesario para calcular la tasa de oviposición, esta variable influye directamente en la etapa de huevo y constituye un flujo de entrada hacia el estado de huevo. También se emplea otra variable auxiliar conocida como tasa de sexos o proporción de machos y hembras que influye en las tasas de cambio que constituyen flujos de entrada hacia los estados de larvas 1 machos (ML_1) y larvas 1 hembras (FL_1). La tasa de oviposición y la proporción de sexos son dependientes de la temperatura del aire.

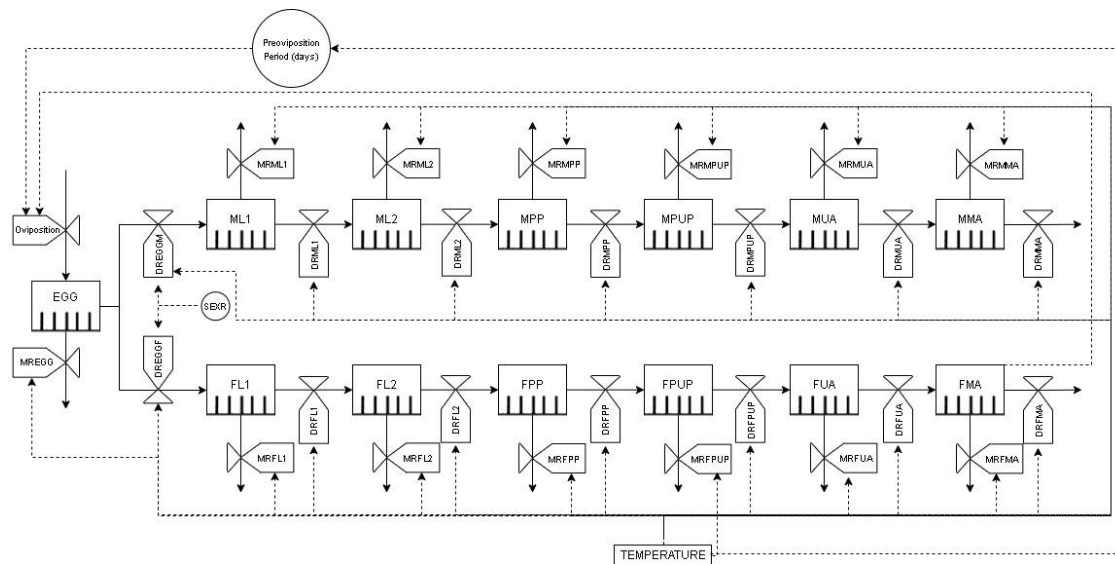


Figura 8. Diagrama relacional del modelo complejo. Fuente: Elaboración propia.

La variable de entrada o función de forzamiento es la temperatura del aire, la cual se calcula a partir de la temperatura máxima y mínima del aire. La temperatura influye en todas las tasas de cambio o flujos y variables auxiliares. En el diagrama se indica con líneas punteadas los flujos de información entre los componentes del sistema, y con líneas continuas los flujos de materia entre dichos componentes.

❖ Ecuaciones diferenciales

Un modelo más general para el desarrollo de insectos se puede representar por la siguiente ecuación diferencial parcial (Goudriaan, 1986):

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -v \frac{\partial c}{\partial g}$$

Donde c es una función de densidad que describe la distribución del desarrollo de la población en el intervalo $[0, g_f]$, v es la tasa de desarrollo que es constante para condiciones ambientales constantes e independiente de g . g es la variable independiente del estado de desarrollo dada por los diversos estados de desarrollo de la población de insectos, a saber: huevos, larvas, prepupas, pupas y adultos. t es la variable independiente tiempo. g_f es el límite superior del soporte de desarrollo particular. Para resolver la ecuación anterior numéricamente, es necesaria la discretización tanto del tiempo como del desarrollo. Por tanto, el eje de desarrollo (g) se discretiza en un número N de clases de igual amplitud (γ).

$$\sum_{i=1}^N c_i \gamma \approx \int_0^{g_f} c(g) dg$$

Donde c_i es la concentración promedio de individuos en cada clase i . Suponiendo que se conoce la distribución de la población con respecto al desarrollo en el tiempo cero, las clases pueden manejarse fijando los límites de las clases con respecto al eje de desarrollo o dejando que los límites de las clases se muevan con la misma tasa de desarrollo. Estos procedimientos numéricos se denominan Método de Vagones de Tren Fijos (del inglés, Fixed Boxcar Train o FBT) y Tren de Vagón de Escaleras Mecánicas (del inglés, Escalator Boxcar Train o EBT), respectivamente (Goudriaan & van Roermund, 1993; Carrillo et al. 2019; De Roos, 1988). En el caso del método FBT, se produce un flujo continuo de individuos a través de los límites de las clases, lo que permite no solo el desarrollo sino también la dispersión de los individuos en la población. Por el contrario, para

el enfoque EBT, dado que los límites se mueven con la misma tasa de desarrollo que los individuos, no hay intercambio de ellos, por lo tanto, no ocurre dispersión.

Un tercer método llamado Tren de Vagón Fraccional (del inglés, Fractional Boxcar Train o FRBT) (Goudriaan, 1986; Goudriaan & van Roermund, 1993) es un enfoque híbrido de los dos FBT y EBT anteriores. En este caso, es posible la modificación de la cantidad de dispersión de la población de trips. En este trabajo se utilizó el método FRBT para la discretización de la ecuación diferencial parcial. El número resultante de ODEs provenientes de la discretización depende del número de clases N generadas para cada etapa de desarrollo de la población de insectos.

En el estudio actual, la solución del modelo complejo en el dominio del tiempo involucra 75 ODEs correspondientes al número de clases (Boxcars) que constituyen los grupos poblacionales. Sin embargo, el vagón cero requiere 13 estados adicionales. Uno para cada etapa de desarrollo. La tasa de desarrollo de los trips en cada etapa de vida agregará otras 13 ODEs, mientras que el aumento de la población de individuos para todas las etapas de desarrollo, excepto el huevo, incluye 12 ODEs más que son las que se resuelven de manera explícita (Cuadro 28). Por lo tanto, el modelo complejo para la dinámica poblacional de la población de trips implica la solución de 113 ODEs en el dominio del tiempo, 12 de ellas resueltas explícitamente y 101 ODEs implícitamente. Todas las ecuaciones son resueltas simultáneamente por los métodos numéricos empleados (FST y Matlab-Simulink).

3.2.2.2 Procedimiento de modelación

El método EBT tiene el inconveniente de que la dispersión solo ocurre dentro de un solo vagón. El método FBT tiene la limitación de que la dispersión relativa (RD) es constante ($1/\sqrt{N}$) (Goudriaan, 1986; Goudriaan & van Roermund, 1993). Por tanto, el método FRBT mejora ambas desventajas. Mientras que en el EBT ocurre un cambio completo al siguiente vagón en el punto de reajuste, en el FRBT solo se desplaza una fracción F del contenido de cada vagón. Además, en

contraste con EBT, en FRBT el desplazamiento fraccional ocurre una vez que se ha completado una fracción $F \in (0,1)$ del ciclo de desarrollo. Este parámetro se calcula con la siguiente ecuación:

$$F_i = 1 - N_i(RD_i)^2$$

Donde: N es el tamaño de los vagones de tren y RD la dispersión relativa de cada etapa de desarrollo. Es evidente que este parámetro cambia durante la simulación.

Cuadro 28. Ecuaciones diferenciales ordinarias (ODEs) del modelo complejo.

No.	Ecuación Diferencial Ordinaria (ODE)
1	$\frac{d(CUML1)}{dt} = PIML1$
2	$\frac{d(CUFL1)}{dt} = PIFL1$
3	$\frac{d(CUML2)}{dt} = PIML2$
4	$\frac{d(CUFL2)}{dt} = PIFL2$
5	$\frac{d(CUMPP)}{dt} = PIMPP$
6	$\frac{d(CUFPP)}{dt} = PIFPP$
7	$\frac{d(CUMPUP)}{dt} = PIMPUP$
8	$\frac{d(CUFPUP)}{dt} = PIFPUP$
9	$\frac{d(CUMUA)}{dt} = PIMUA$
10	$\frac{d(CUFUA)}{dt} = PIFUA$
11	$\frac{d(CUMMA)}{dt} = PIMMA$
12	$\frac{d(CUFMA)}{dt} = PIFMA$

Fuente: Elaboración propia.

Otra propiedad del método FRBT es que el nivel de desplazamiento de las fracciones poblacionales a través de cada etapa depende del producto del parámetro F por el ancho de clase (γ) mientras que, en el EBT el movimiento cíclico de población (g') permite el desplazamiento del insecto de una etapa a otra cuando la población en ese momento supera el ancho de clase. El significado

de g' ($0 < g' < \gamma$) es el desarrollo transcurrido desde el último reinicio del ciclo. En EBT, g' se restablece a cero, pero en FRBT solo disminuye en $F\gamma$.

❖ Información climática de la región

Al igual que en el modelo simple, los datos de temperatura máxima y mínima diarias fueron los que se midieron en Uruapan, Michoacán (19.4061-102.0466).

❖ Tasas de desarrollo

Todas las tasas de desarrollo empleadas en el modelo complejo, fueron las mismas que se calcularon en el modelo simple o compartimental.

❖ Cálculo de las tasas de dispersión relativa

Las tasas de dispersión relativa (RD_i) o coeficientes de variación para cada estado de desarrollo, se calcularon en dos pasos:

$$\sigma_i = \sqrt{n_i} \sigma_x^{(i)} \quad RD_i = \frac{\sigma_i}{t_d}$$

Donde: σ_i es la desviación estándar y n_i el número de individuos en cada etapa de desarrollo. $\sigma_x^{(i)}$ es el error estándar del tiempo medio de residencia de cada etapa de desarrollo reportado en las tablas de vida de los trips (Hoddle, 2002). Bajo las condiciones anteriores, se calculó la tasa de dispersión relativa para cada etapa de desarrollo (Cuadros 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40 y 41).

Cuadro 29. Tasa de dispersión relativa de huevos ($RDEGGT$).

No.	Temperatura (°C)	$RDEGGT$
1	-10	0
2	4.2145	0
3	15	0.1258
4	20	0.2344
5	25	0.1843
6	27.5	0.1488
7	30	0.1406

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 30. Tasa de dispersión relativa de larvas 1 machos (*RDML1T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDML1T</i>
1	-10	0
2	7.6996	0
3	15	0.2720
4	20	0.3072
5	25	0.3281
6	27.5	0.2917
7	30	0.4464

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 31. Tasa de dispersión relativa de larvas 1 hembras (*RDFL1T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFL1T</i>
1	-10	0
2	5.2674	0
3	15	0.2615
4	20	0.3347
5	25	0.2607
6	27.5	0.3381
7	30	0.2404

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 32. Tasa de dispersión relativa de larvas 2 machos (*RDML2T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDML2T</i>
1	-10	0
2	10.5921	0
3	15	0.2007
4	20	0.2452
5	25	0.2398
6	27.5	0.3571
7	30	0.3662

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 33. Tasa de dispersión relativa de larvas 2 hembras (*RDFL2T*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFL2T</i>
1	-10	0
2	10.4458	0
3	15	0.1615
4	20	0.2203
5	25	0.3318
6	27.5	0.2420
7	30	0.2657

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 34. Tasa de dispersión relativa de prepupas machos (*RDMPPT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDMPPT</i>
1	-10	0
2	0.8138	0
3	15	0.3657
4	20	0.2801
5	25	0.3197
6	27.5	0.3333
7	30	0.3388

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 35. Tasa de dispersión relativa de prepupas hembras (*RDFPPT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFPPT</i>
1	-10	0
2	2.3344	0
3	15	0.4000
4	20	0.4135
5	25	0.2807
6	27.5	0.3227
7	30	0.4636

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 36. Tasa de dispersión relativa de pupas machos (*RDMPUT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDMPUT</i>
1	-10	0
2	7.6432	0
3	15	0.1676
4	20	0.1492
5	25	0.1918
6	27.5	0.2917
7	30	0.2656

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 37. Tasa de dispersión relativa de pupas hembras (*RDFPUT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFPUT</i>
1	-10	0
2	6.3995	0
3	15	0.1944
4	20	0.2055
5	25	0.2433
6	27.5	0.2712
7	30	0.2019

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 38. Tasa de dispersión relativa de adultos no apareados machos (*RDMUAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFPUT</i>
1	-10	0
2	10.2068	0
3	15	0.2972
4	20	0.4898
5	25	0.3000

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 39. Tasa de dispersión relativa de adultos no apareados hembras (*RDFUAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFPUT</i>
1	-10	0
2	13.4072	0
3	15	0.2560
4	20	0.3989
5	25	0.3688
6	27.5	1.3433

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 40. Tasa de dispersión relativa de adultos apareados machos (*RDMMAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFPUT</i>
1	-10	0
2	19.3666	0
3	20	0.7587
4	25	0.3471
5	27.5	0.7609
6	30	0.9397

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

Cuadro 41. Tasa de dispersión relativa de adultos apareados hembras (*RDFMAT*).

No.	Temperatura (°C)	<i>RDFPUT</i>
1	-10	0
2	14.1302	0
3	15	0.2220
4	20	0.4390
5	25	0.5019
6	27.5	0.2670
7	30	0.3317

Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

❖ Tamaño (N) y amplitud (γ) de los vagones de tren (Boxcars Trains)

Para cada etapa de desarrollo de la población de trips, se calculó el número de clases (vagones de tren) según lo recomendado por Goudriaan and van Roermund (1993). El cálculo del valor de “ N ” lo define la siguiente ecuación:

$$N_i = 0.75 \frac{1}{\max (RD_i)^2}$$

Donde “ $\max RD$ ” representa el valor mayor que se obtiene al calcular la dispersión relativa de la población de trips en las cinco temperaturas constantes para cierta etapa de desarrollo. En el Cuadro 42 se muestra el número de clases obtenido para cada etapa de desarrollo. Al sumar los trece tamaños de vagones de tren, se obtiene un total de 75 variables de estado.

Los anchos o amplitudes de clase (Boxcar widths) se calcularon de la siguiente manera:

$$\gamma_i = 1/N_i, i = 1, \dots, 13$$

Cuadro 42. Número de clases por cada etapa de desarrollo.

No.	Etapas	No. Clases (hembras)	No. Clases (machos)	Total
1	Huevo		14	14
2	L1	7	4	11
3	L2	7	6	13
4	Prepupa	4	6	10
5	Pupa	10	9	19
6	A. apareados	3	1	4
7	A. no apareados	1	3	4

L1 = larva 1 o larva de primer instar; L2 = larva 2 o larva de segundo instar; A. apareados = Adultos apareados; A. no apareados = Adultos no apareados. Fuente: Elaboración propia. Calculados de Hoddle, 2002.

❖ Tasas de mortalidad

Las tasas de mortalidad empleadas en el modelo complejo o distribuido fueron las mismas que se usaron en el modelo simple o compartimental.

❖ Variables de entrada

Las variables de entrada empleadas en el modelo complejo o distribuido fueron las mismas que se usaron en el modelo simple o compartimental.

❖ Tasas de oviposición y proporción de sexos

Las tasas de oviposición y proporción de sexos empleadas en el modelo complejo o distribuido fueron exactamente las mismas que se usaron en el modelo simple o compartimental.

3.2.2.3 Modelo computacional

❖ Programación en Fortran Simulation Translator (FST)

La discretización de la ecuación diferencial parcial implica la solución en el dominio del tiempo de un conjunto mayor de ODEs. El modelo computacional en FST tiene la siguiente estructura:

DEFINE_CALL (...)

- Encabezados de FORTRAN subroutines boxcar (...), boxini (...), fract (...), shift (...) and ovrate (...).

TITLE Modelo Boxcar Train del desarrollo de trips

ARRAYS

- Declaraciones de los arreglos para las condiciones iniciales para las condiciones iniciales de cada boxcar train
- Declaraciones de los arreglos para cada boxcar train

INITIAL

- Condiciones iniciales
- Cantidad inicial de individuos en cada boxcar train
- Declaraciones de los parámetros del modelo
- Especificación del tamaño de los arreglos

DYNAMIC

- Integración de las ODEs
- Cálculo de las variables auxiliares
- Llamada de Fortran subroutine boxcar (...)
- Características de la simulación
- Especificación de las salidas deseadas

END

STOP

- Codificación en FORTRAN language of subroutines boxcar (...), boxini (...), fract (...), shift (...) and ovrate (...).

ENDJOB

Además, el conjunto de 113 ODEs se resolvió numéricamente en el tiempo, por un período de simulación de 160 días. Se utilizó el método de integración de Euler de pasos de tiempo fijo con un tamaño de paso de integración de una hora ($\Delta t = 0.04166$ días). El valor de Δt se eligió de tal manera que la precisión de la solución numérica sea aceptable. Se alcanza un error adecuado si se satisface la condición $\Delta t \leq \frac{F\gamma}{DR}$; de lo contrario, debería elegirse un tamaño de paso de integración menor (Goudriaan & van Roermund, 1993). Donde DR es la tasa de desarrollo de cada etapa de vida de los trips.

Todas las condiciones iniciales de los estados se establecieron en cero con excepción de los boxcars trains para huevos que se establecieron en 80 individuos para cada clase dado que el número de clases (N_{EGG}) para esta etapa de desarrollo fue de 14. A sabiendas que, el número total de huevos se dividió entre su número de clases como sugirieron otros investigadores (Goudriaan, 1986; Goudriaan & van Roermund, 1993).

❖ Programación en Matlab-Simulink

La programación en Matlab-Simulink se lleva a cabo en tres partes o fases, que se describen a continuación.

• Programa principal

El código en el programa principal se programa en el lenguaje propio de Matlab-Simulink, el cual inicia con la programación de los boxcar trains en referencia al número de clases que contiene cada arreglo (ARRAY SIZE) y algunos parámetros o constantes del modelo. Luego, se introduce la variable de entrada en una matriz que involucra la temperatura máxima y mínima dependientes del tiempo, esta representa el efecto del ambiente sobre el sistema en cuestión.

Posteriormente, se introduce una función Simulink que llama a una subrutina en Simulink.

- **Subrutina en Simulink**

La estructura del modelo computacional correspondiente a la discretización de la ecuación diferencial parcial utilizó un modelo de Simulink con un bloque de función *s* correspondiente a la subrutina en lenguaje “C” que contiene las 113 ODEs y subrutinas

En la subrutina en Simulink se tiene en primera instancia un puerto de entrada al modelo (In1) la cual activa la entrada de señales de retroalimentación al sistema de llamada a función, permitiendo a la vez que estos valores de entrada no cambien durante la simulación. Simulink transfiere automáticamente los valores de *t*, *x* y *y* al bloque “S-Function”. Este bloque llama a una subrutina o extensión en lenguaje “C” que es la que en última instancia ejecuta el modelo. Finalmente se concluye con un puerto de salida del sistema “Out1”.

- **Extensión en lenguaje “C”**

La extensión en lenguaje “C” contiene las variables, parámetros, condiciones y funciones previamente mencionadas que permiten la alimentación del modelo dinámico para la población de trips. También, se programan un conjunto de más de cien ecuaciones diferenciales mediante un código complejo de matrices y vectores que representan los distintos flujos de entrada y salida de materia a través de las variables de estado del sistema.

Las condiciones de la simulación del modelo complejo o distribuido programado en Matlab-Simulink fueron las misma a las ya codificadas en el modelo distribuido en FST.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Modelo simple o compartimental

Los resultados de la simulación para el número de huevos de la población de trips fue predicha por el modelo simple o compartimental (Figura 9), mismo que fue programado en FST y Matlab. La respuesta obtenida muestra que la cantidad inicial de huevos disminuye con el tiempo. Sin embargo, después de alcanzar un umbral mínimo, esta cantidad se ve afectada tanto por la variación en la tasa de oviposición como por la variabilidad de la proporción de sexos.

Se observaron predicciones similares de la cantidad de huevecillos para ambas implementaciones, donde se empleó la tasa de oviposición variable y la proporción de sexos constante (0.5) (Figura 10). Sin embargo, en contraste para el caso de la proporción de sexos variable (Figura 9), la población de huevos predicha alcanza un valor en el cual el sistema se estabiliza, esto al final del período de la simulación.

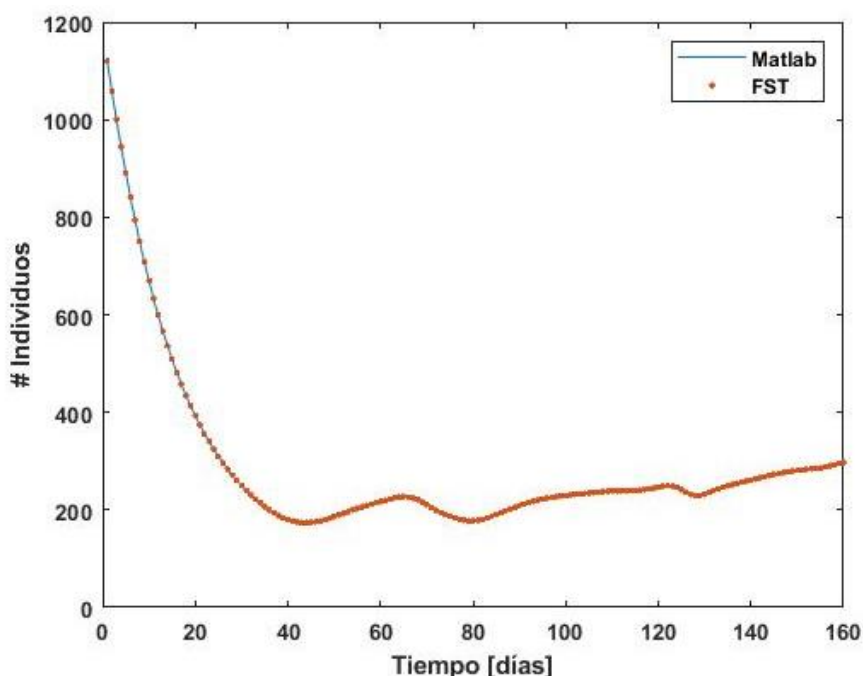


Figura 9. Predicción de la población de huevos de trips mediante el modelo compartimental programado en Matlab y FST, con tasa de oviposición y proporción de sexos variables.

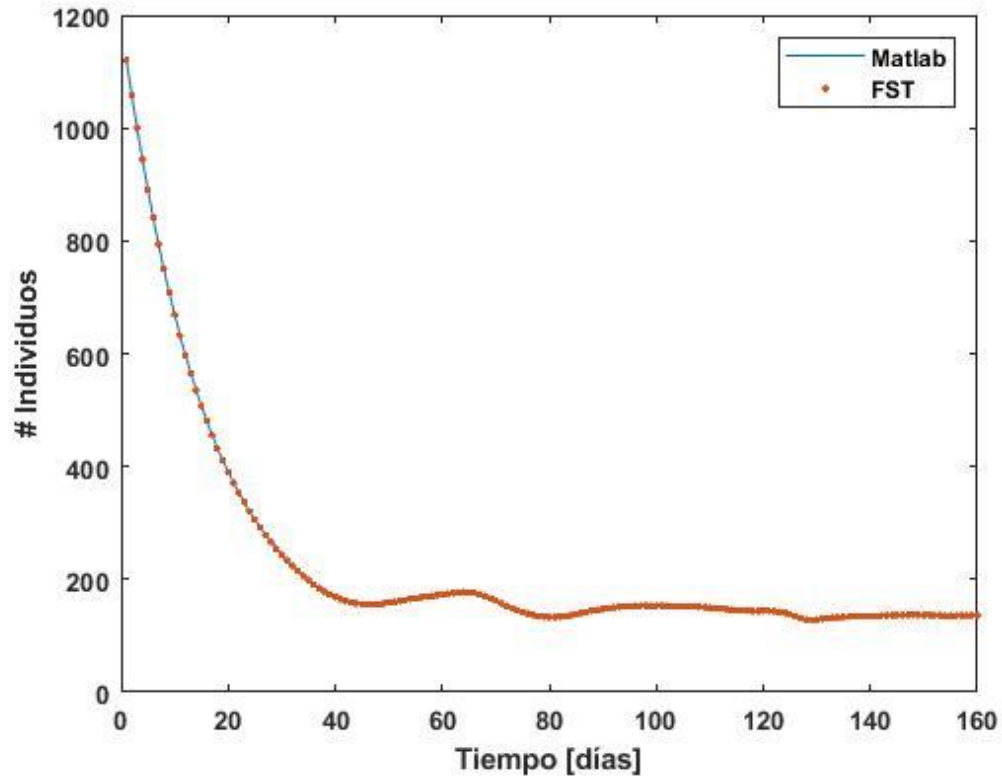


Figura 10. Predicción de la población de huevos de trips mediante el modelo compartimental programado en Matlab y FST, con tasa de oviposición variable y proporción de sexos constante (0.5).

Las predicciones de la dinámica poblacional de huevecillos de trips varía de acuerdo al parámetro de proporción de machos y hembras (Figura 11), esto cambiando el valor de dicho parámetro en 0.1 unidades en un rango de 0.1-0.9, se ejecutaron nueve corridas para tal efecto. La población muestra sensibilidad al parámetro en cuestión con un incremento constante a partir de los 40 días, y con una leve depresión alrededor de los 80 y 130 días. El análisis de sensibilidad se programó en FST.

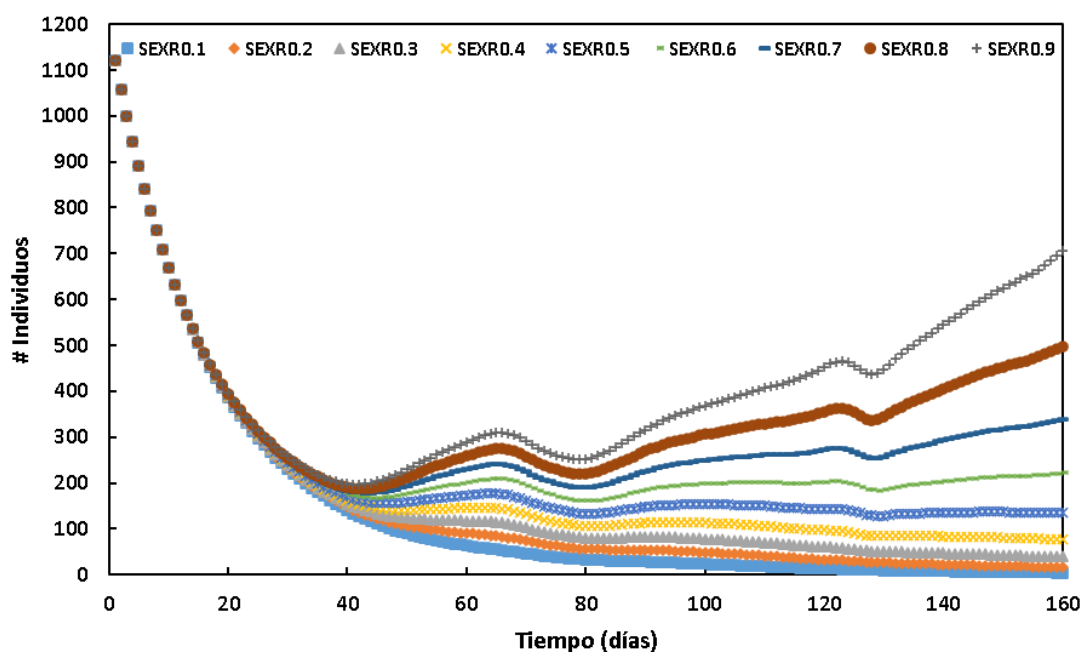


Figura 11. Análisis de sensibilidad de la población de huevos de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

La dinámica de la población de trips para todas las etapas de desarrollo, distinguiendo entre machos y hembras, predicha por el modelo compartimental programado en Matlab (Figura 12), fue la misma que la predicha por el mismo modelo programado en FST (Figura 13). Estos resultados son validados no solo en el contexto de la tasa de oviposición y proporción de sexos variable, sino también en el caso donde la tasa de oviposición es variable y la proporción de sexos constante (Figuras 14 y 15). A partir de estos resultados de simulación, se pueden observar diferencias notables en el comportamiento dinámico de las poblaciones de trips de machos y hembras. Estas diferencias fueron mayores en el caso de adultos apareados y no apareados (Figuras 12, 13, 14 y 15).

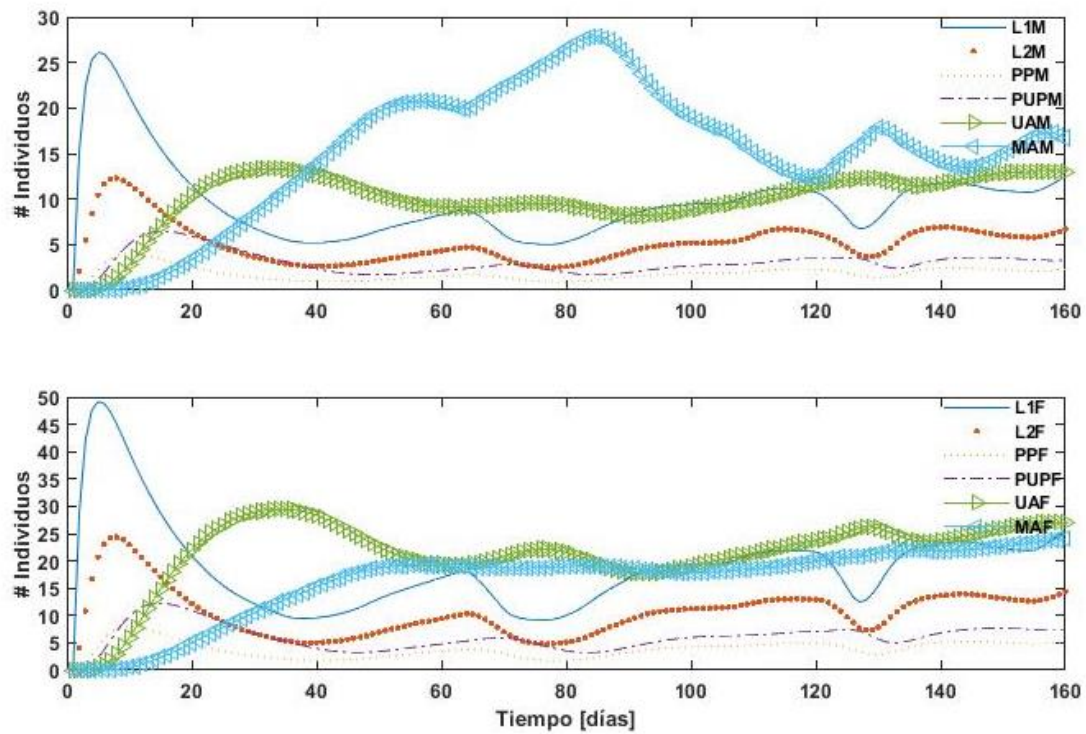


Figura 12. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición y proporción de sexos variable. Programación en Matlab. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.

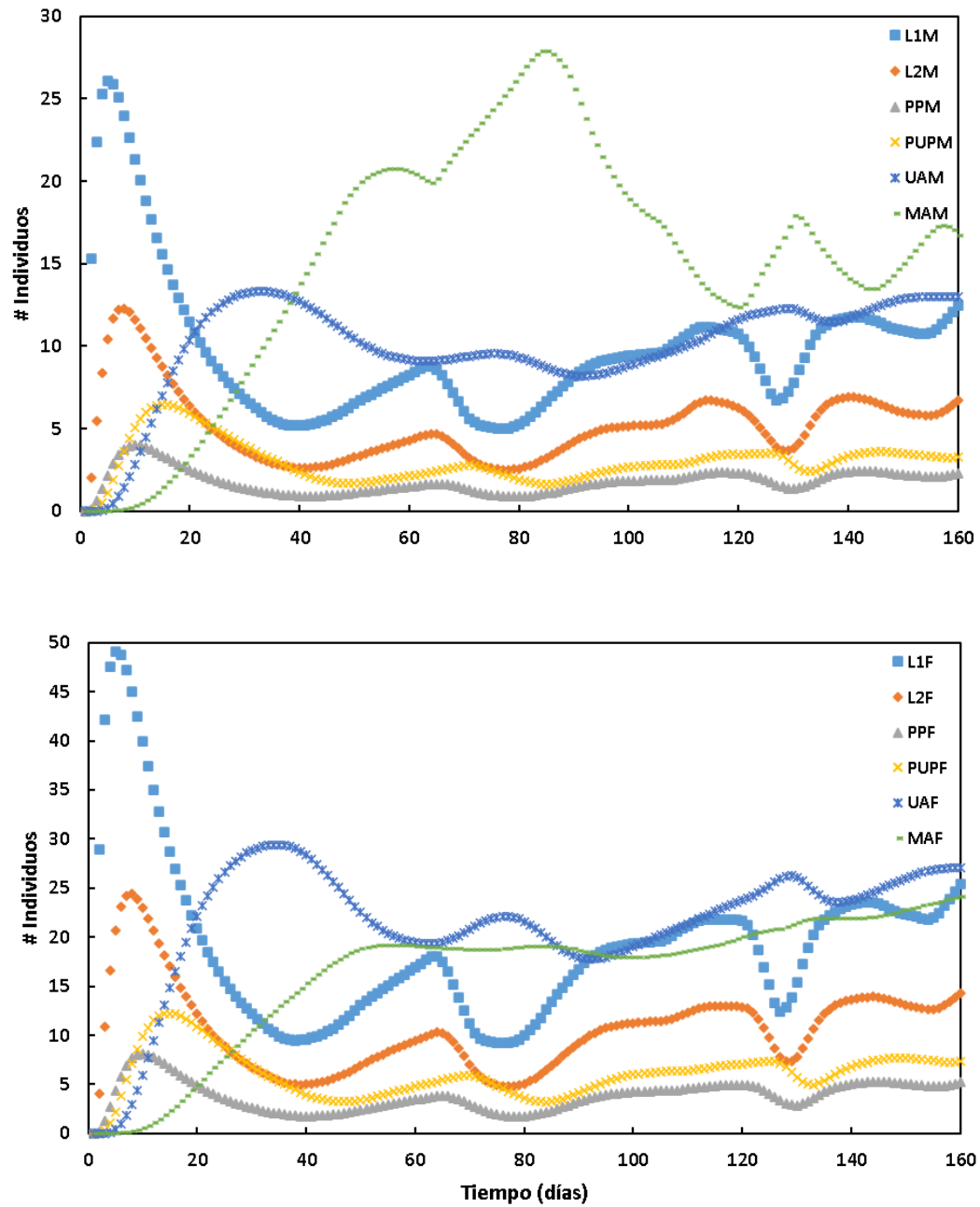


Figura 13. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición y proporción de sexos variable. Programación en FST. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.

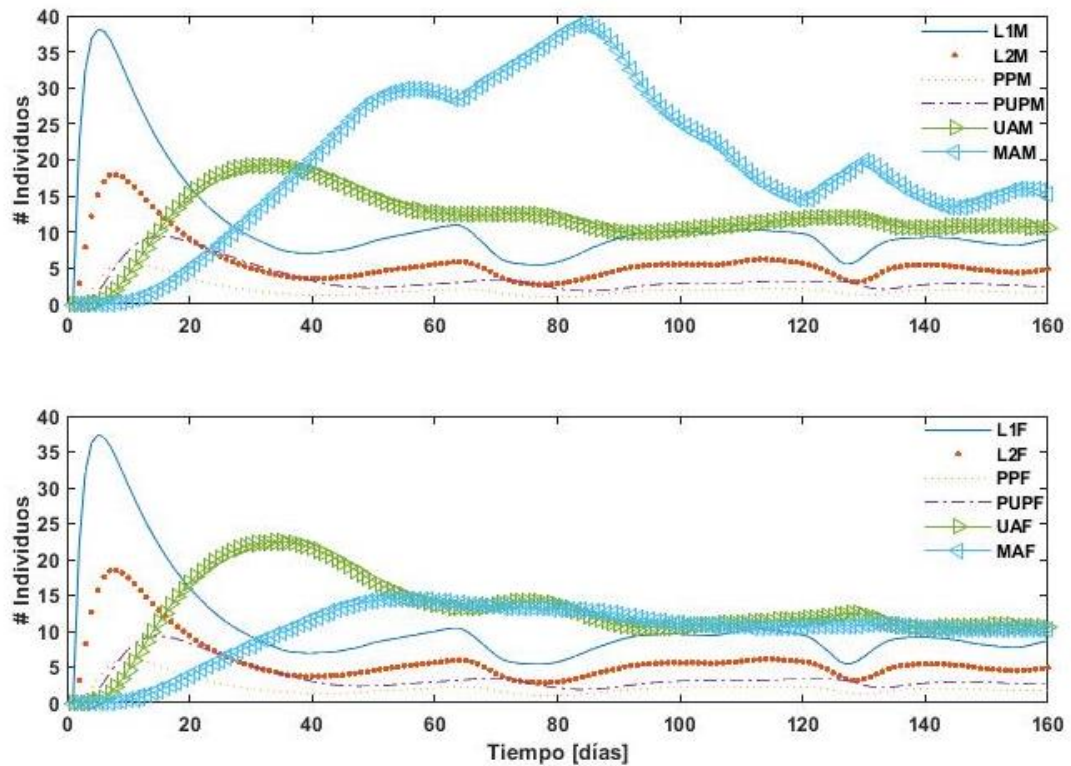


Figura 14. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición variable y proporción de sexos constante. Programación en Matlab. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.

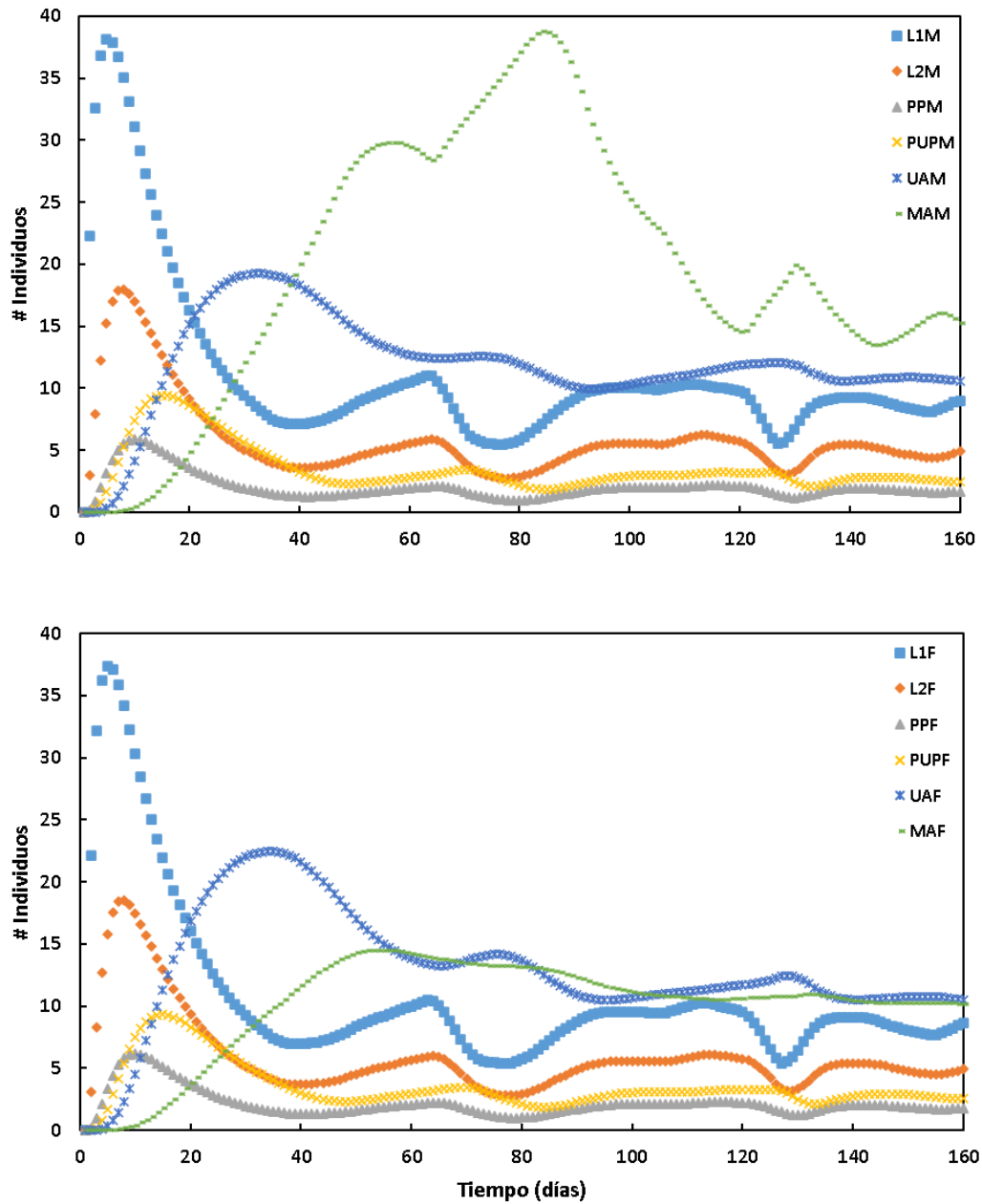


Figura 15. Predicciones de la población de trips con tasa de oviposición variable y proporción de sexos constante. Programación en FST. Machos: L1M; primer instar, L2M: segundo instar, PPM: prepupa, PUPM: pupa, UAM: adultos no apareados, MAM: adultos apareados. Hembras: L1F: primer instar, L2F: segundo instar, PPF: prepupa, PUPF: pupa, UAF: adultos no apareados, MAF: adultos apareados.

Las predicciones de la dinámica poblacional de trips varía de acuerdo al parámetro de proporción de machos y hembras (Figuras 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26 y 27) con una variación de 0.1 unidades en un rango de 0.1-0.9, se ejecutaron nueve corridas. En los estados de machos en primer y segundo instar larvario, prepupa y pupa (Figuras 16, 17, 18 y 19, respectivamente) muestran una sensibilidad similar durante todo el período de simulación. Esta se acentúa en los primeros 20 o 25 días y luego se reduce y estabiliza en el resto del período, y con una leve depresión alrededor de los días 80 y 130. También se observa, que en la medida el valor del parámetro tasa de machos/hembras aumenta, el número de individuos disminuye a una tasa constante y después de los 40 días y por el resto del período de simulación esta tasa de decremento se reduce y estabiliza. El análisis de sensibilidad se programó en FST.

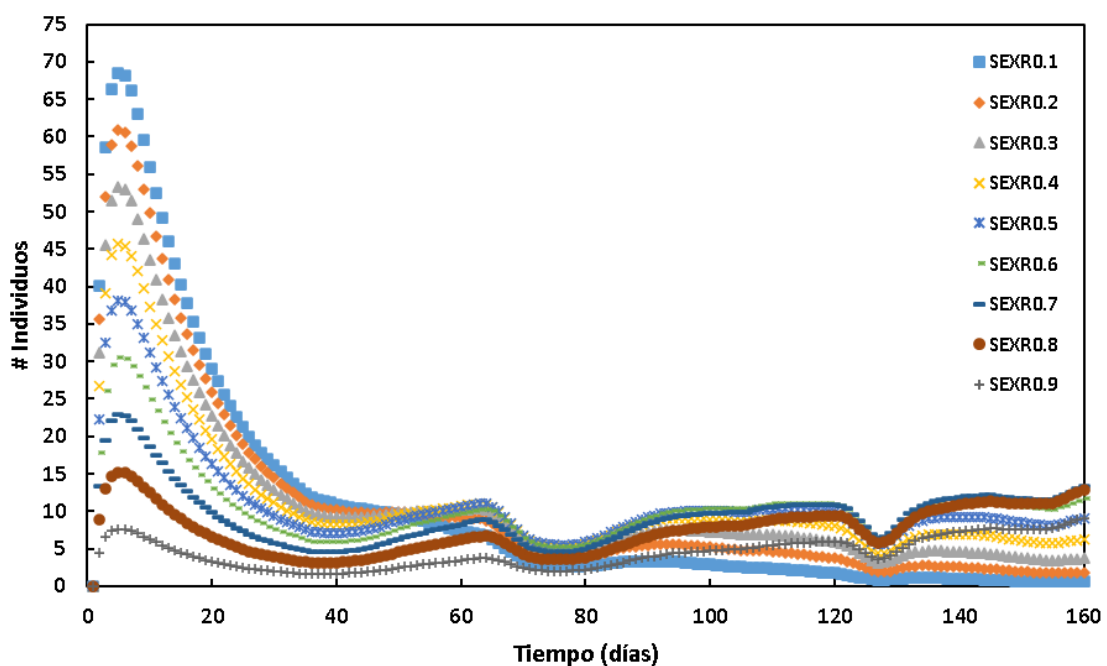


Figura 16. Análisis de sensibilidad de la población de machos en primer instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

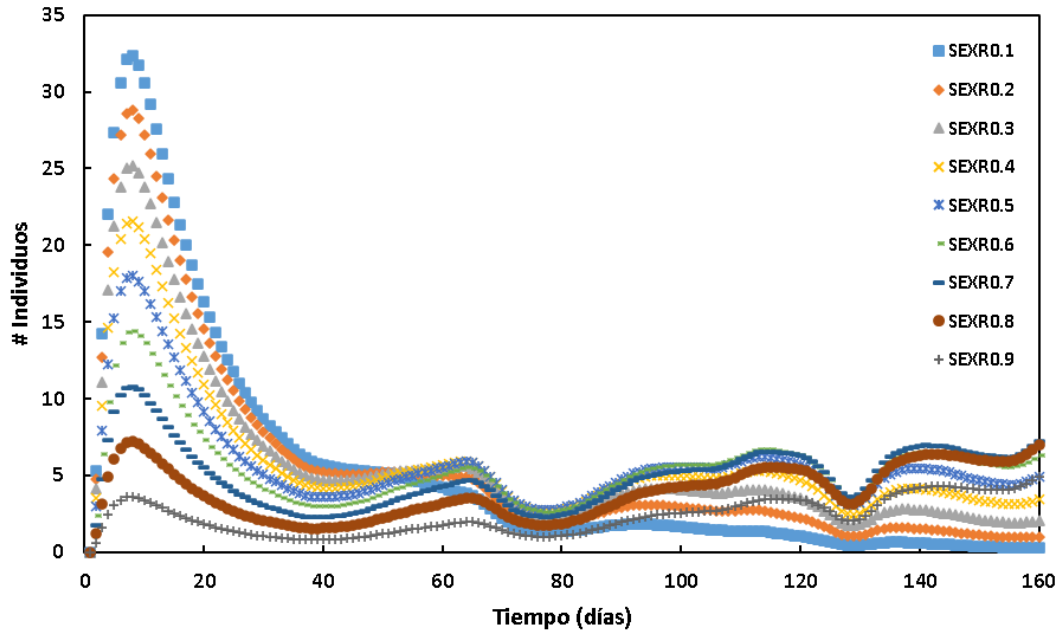


Figura 17. Análisis de sensibilidad de la población de machos en segundo instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

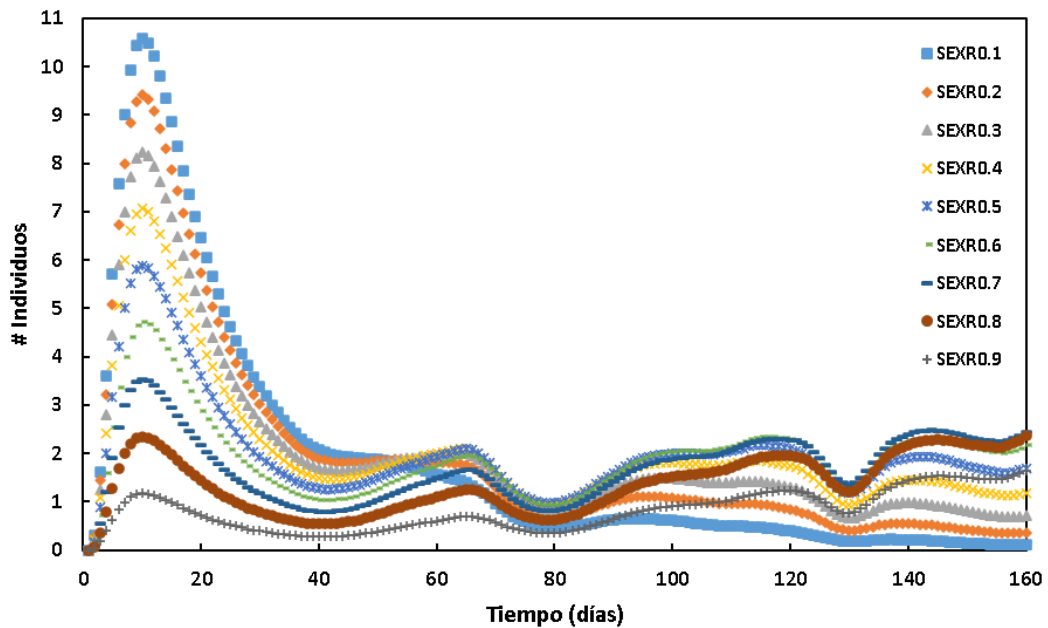


Figura 18. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado de prepupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

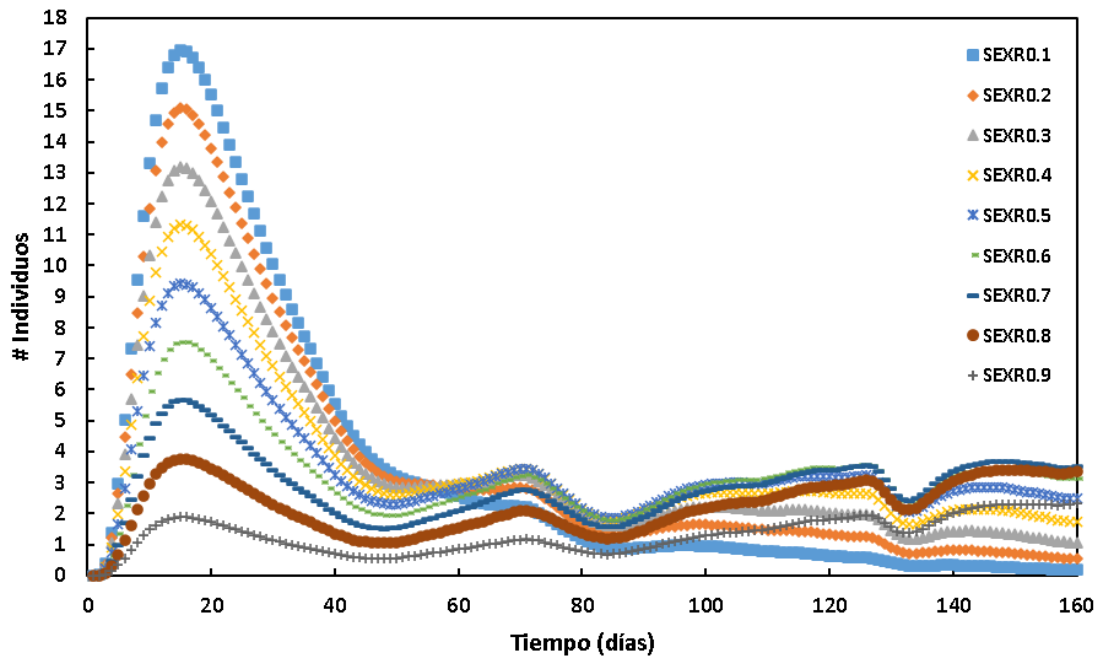


Figura 19. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado de pupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

En el estado de desarrollo de adultos machos no apareados de los trips (Figura 20), se presenta una sensibilidad mayor durante el período de 20 a 80 días y posteriormente la sensibilidad de la población disminuye. En tanto que para el estado de adultos machos apareados (Figura 21), la sensibilidad de la población se presenta mayormente durante los días 20 a 120 y posteriormente la sensibilidad disminuye. El análisis de sensibilidad se programó en FST.

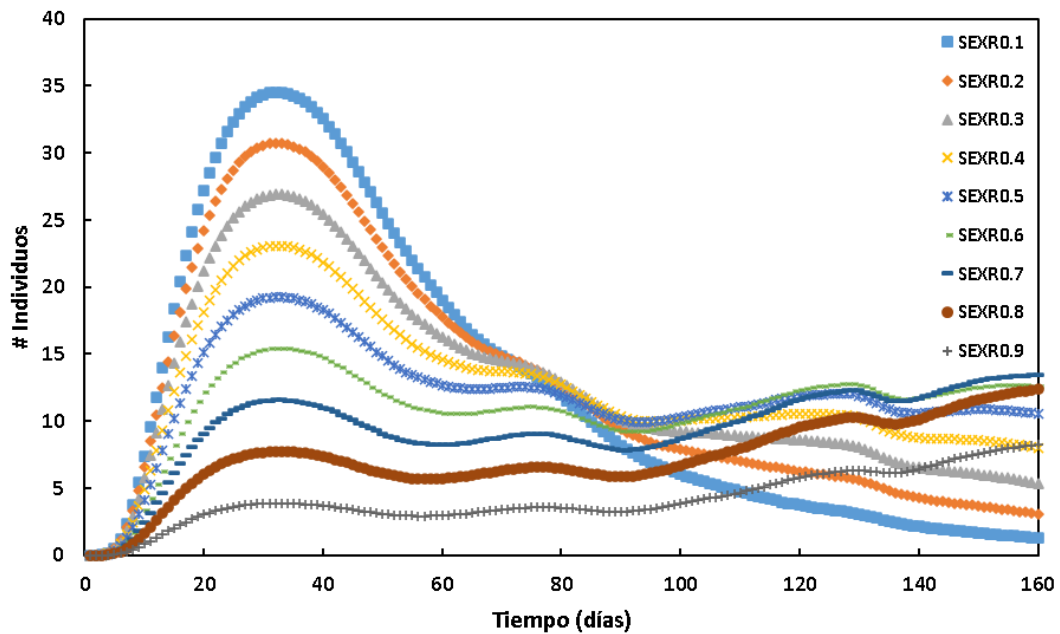


Figura 20. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado adulto no apareados mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

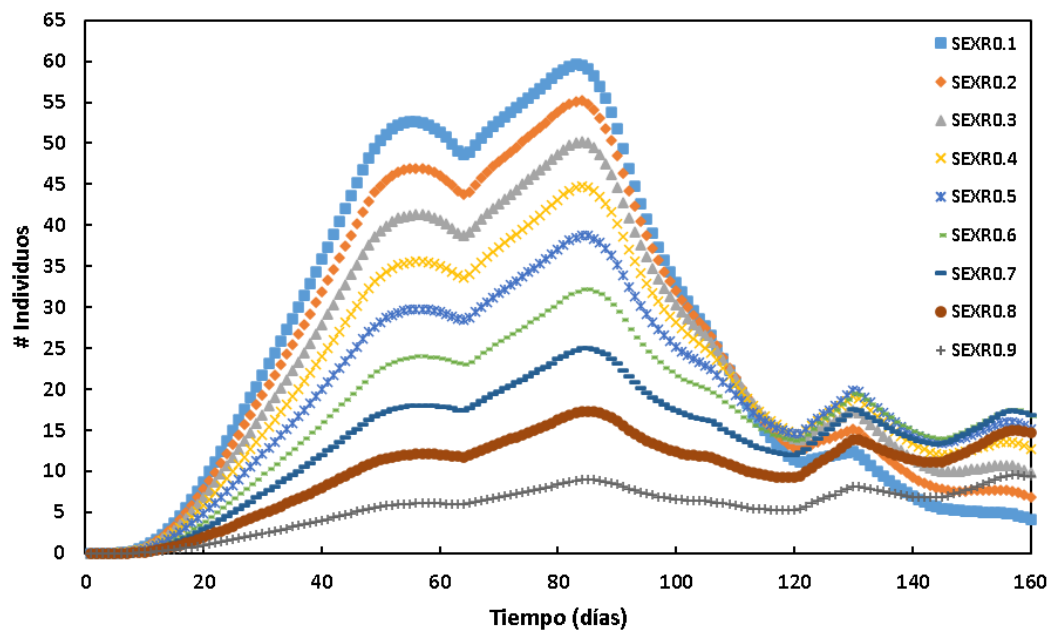


Figura 21. Análisis de sensibilidad de la población de machos de trips en estado adulto apareados mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

Para el caso de las hembras de trips en estado de desarrollo de larvas en primer y segundo instar, de prepupa y pupa (Figuras 22, 23, 24 y 25, respectivamente), se presenta una sensibilidad similar y que se incrementa constantemente a partir de los 80 días, con una leve reducción alrededor de los 130 días. En el caso de las hembras adultas no apareadas (Figura 26), la sensibilidad de la población permanece estable en el período de los 20 a 100 días, y posterior a los 100 días se muestra un incremento constante en la variabilidad de la población. En cambio, para las hembras adultas apareadas (Figura 27) el incremento en la sensibilidad de la población fue constante a partir de los 50 días. El análisis de sensibilidad se programó solamente en FST.

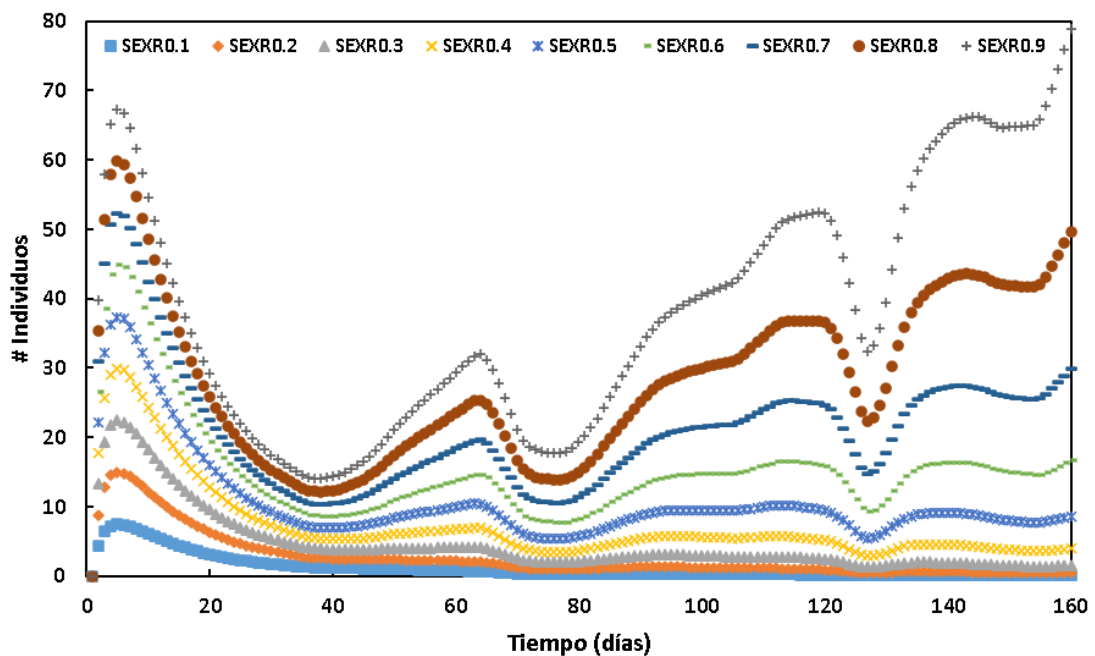


Figura 22. Análisis de sensibilidad de la población de hembras en primer instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

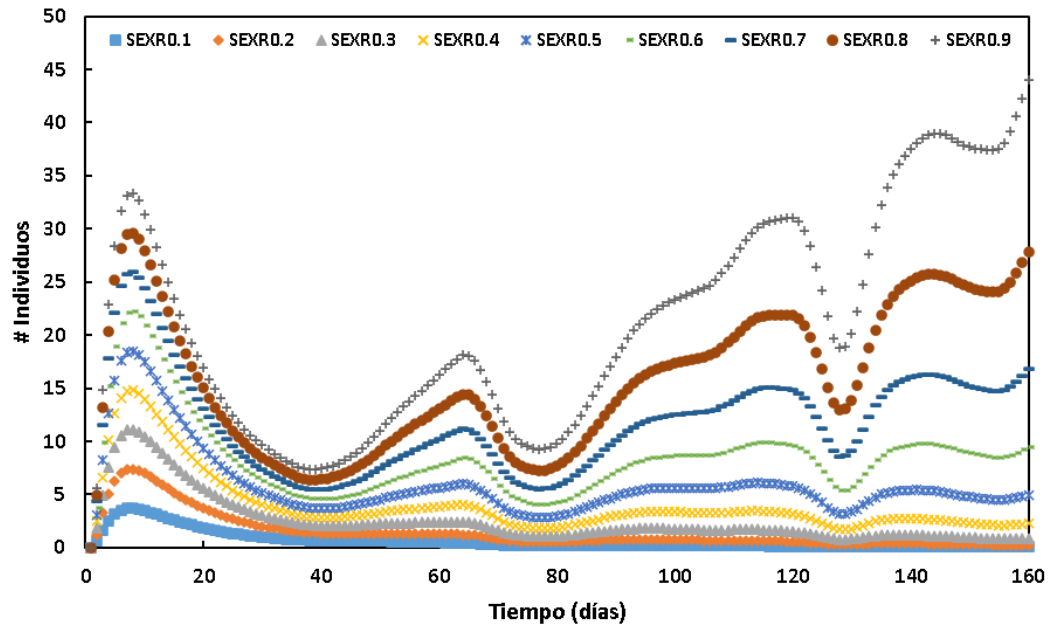


Figura 23. Análisis de sensibilidad de la población de hembras en segundo instar larvario de trips mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

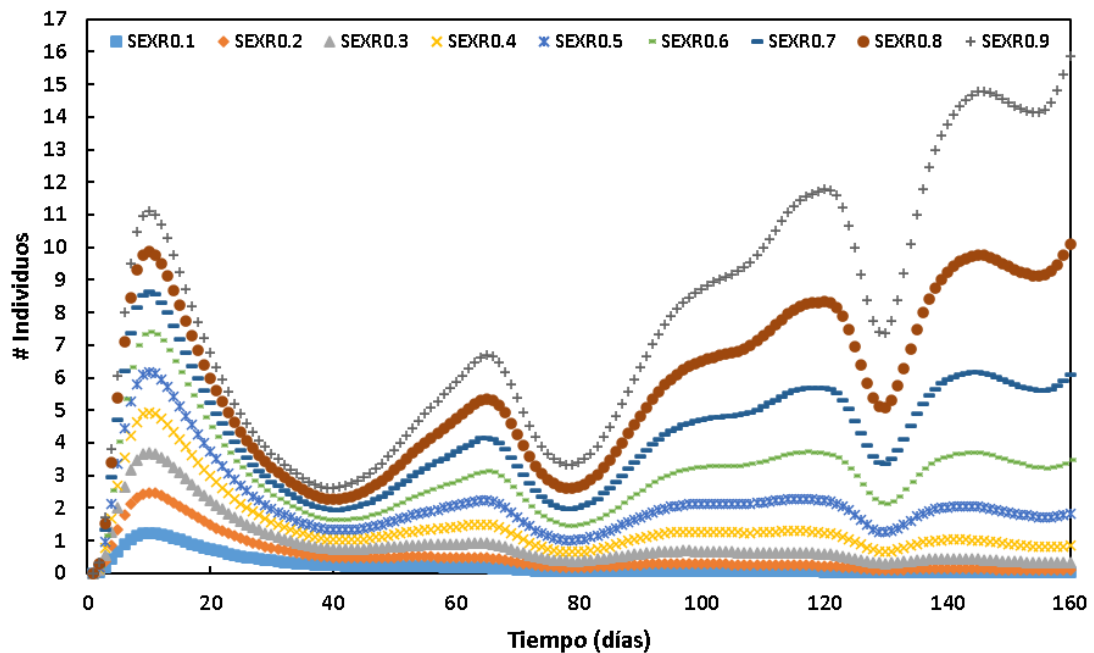


Figura 24. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de prepupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

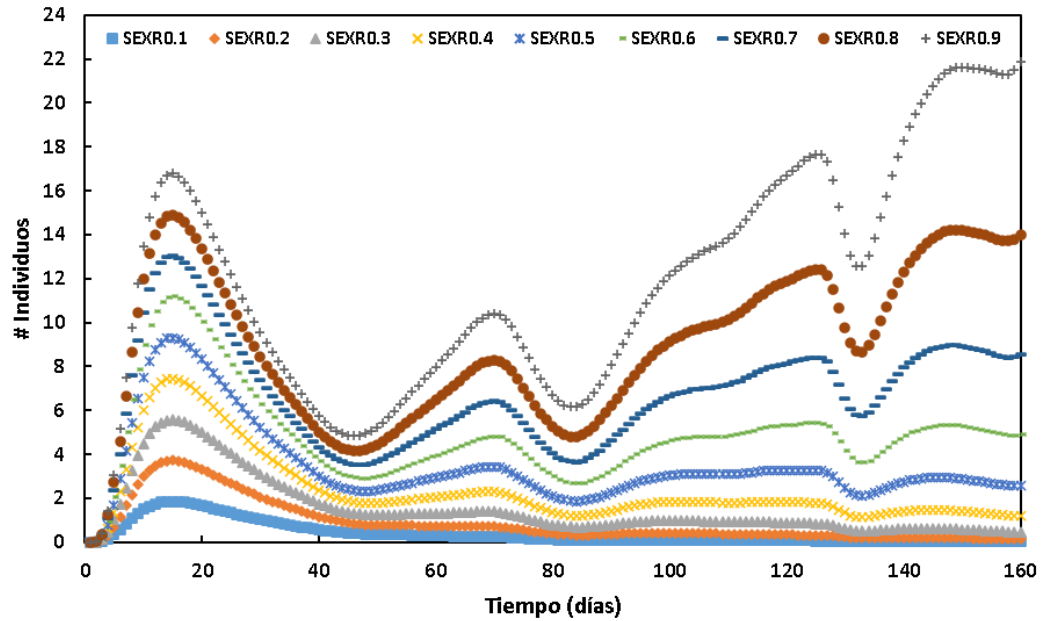


Figura 25. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de pupa mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

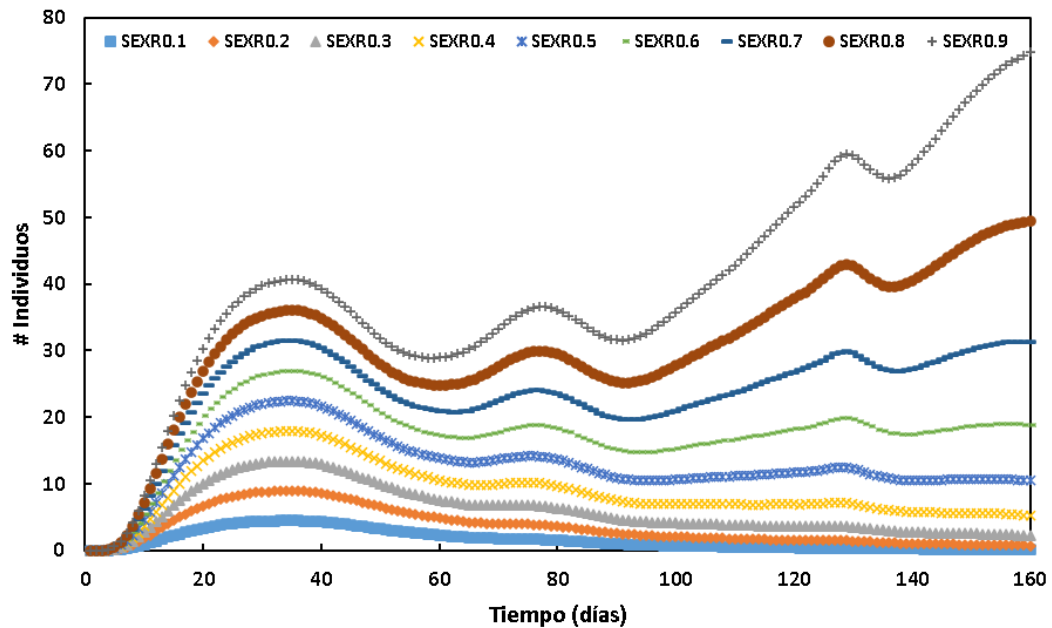


Figura 26. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de adulto no apareado mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

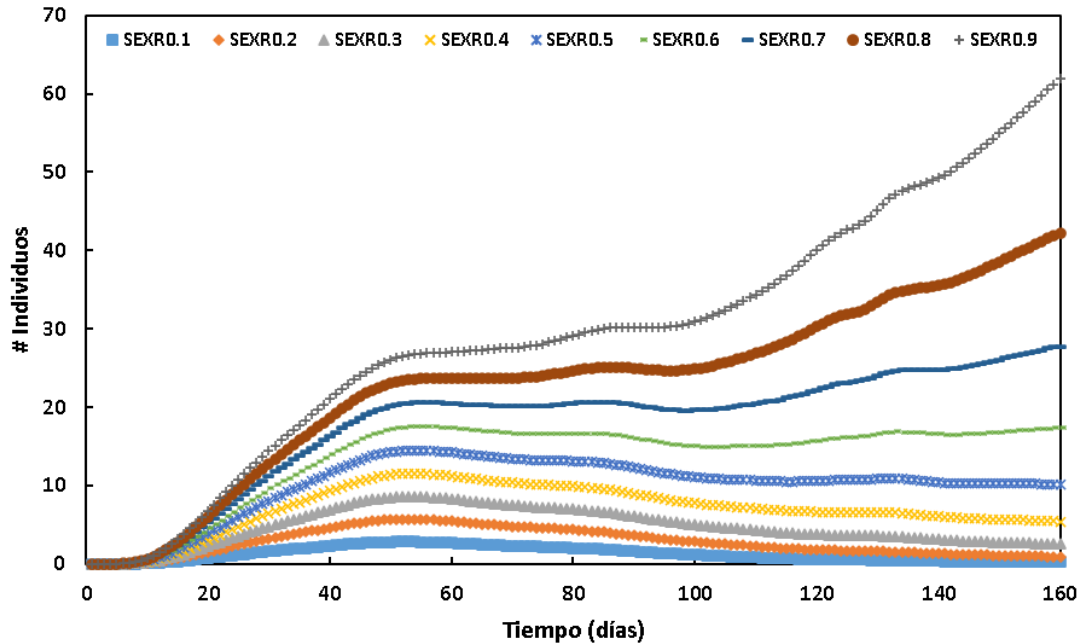


Figura 27. Análisis de sensibilidad de la población de hembras de trips en estado de adulto apareado mediante el modelo compartimental programado en FST, variando en 0.1 el parámetro de proporción de sexos en un rango de 0.1-0.9.

3.3.2 Modelo complejo o distribuido

El modelo Boxcar Train implementado en ambos códigos computacionales del modelo complejo (FST y Matlab), fue probada en primera instancia empleando tasas de mortalidad y oviposición variables, y una proporción de machos y hembras constante (0.5). El comportamiento mostrado por las predicciones generadas en ambas implementaciones, son muy similares entre sí para todos estados de desarrollo de la población de trips (Figuras 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38 y 39). Se observa que no hay un comportamiento o estado estable en la población de trips, en cambio, esta experimenta un incremento porcentual relativamente constante a partir de los 20 días para el caso de machos y hembras en primer y segundo instar larvario (Figuras 28, 29, 30 y 31).

Para el caso de hembras y machos en estado de prepupa y pupa, el incremento fue a partir de los 25 días (Figuras 32, 33, 34 y 35), en tanto que para el caso de hembras y machos en estado adulto no apareado (Figuras 36 y 37), dicho incremento porcentual se dio alrededor de los 35 días. Finalmente, para el caso de hembras y machos en estado adulto apareado, el incremento constante fue a partir de los 60 días de haber iniciado el período de simulación (Figuras 38 y 39).

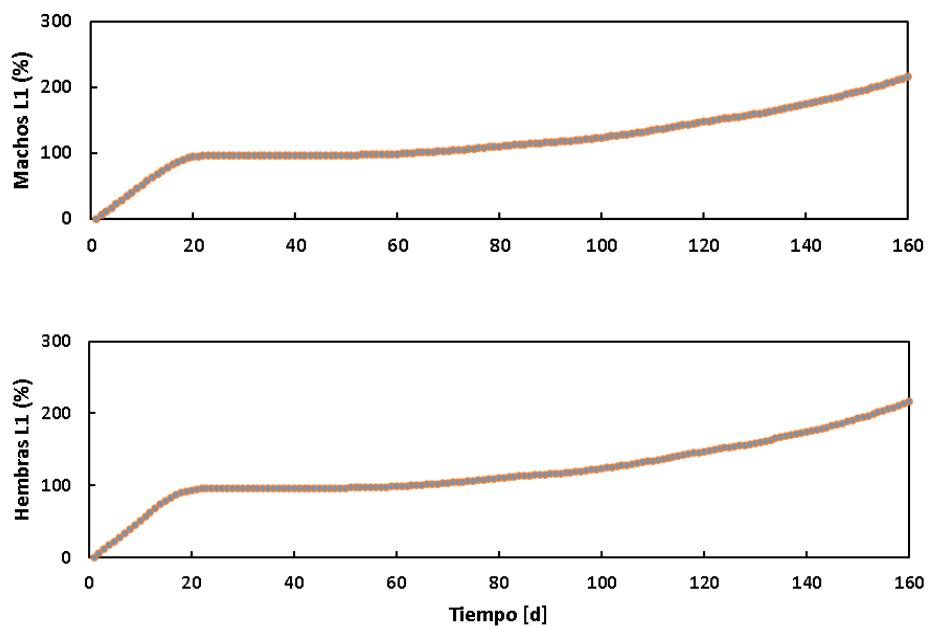


Figura 28. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

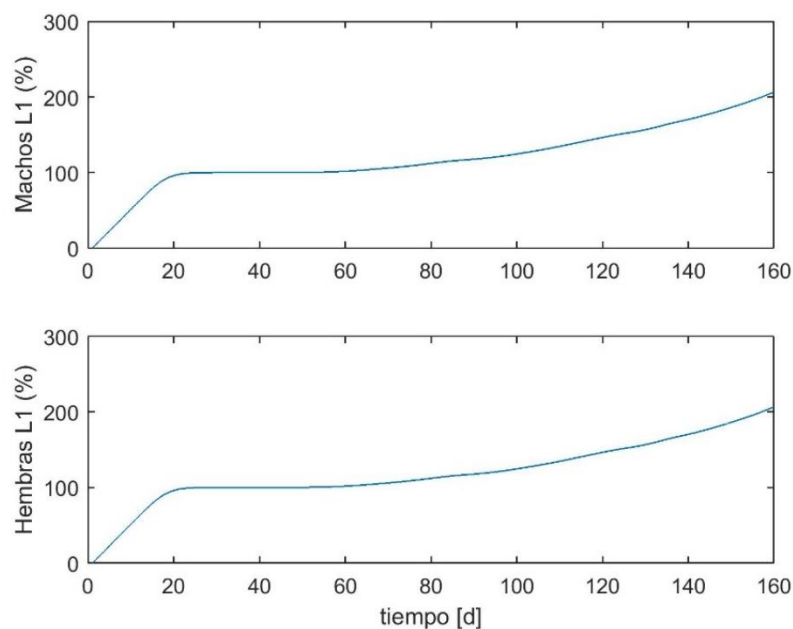


Figura 29. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

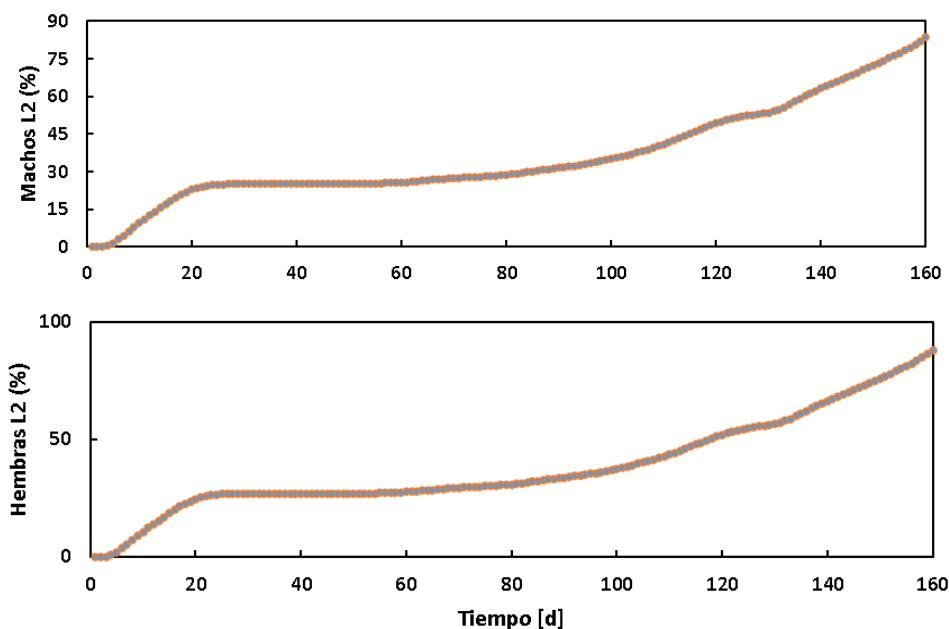


Figura 30. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

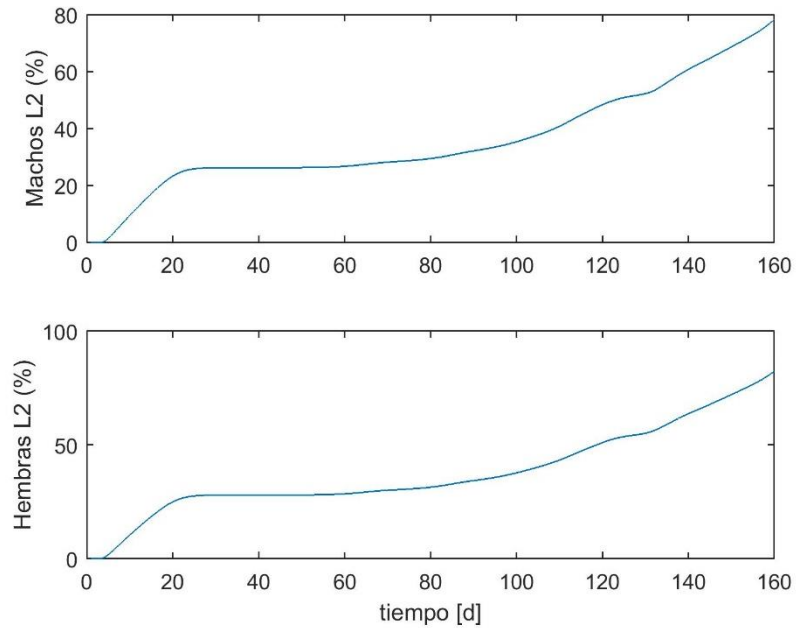


Figura 31. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

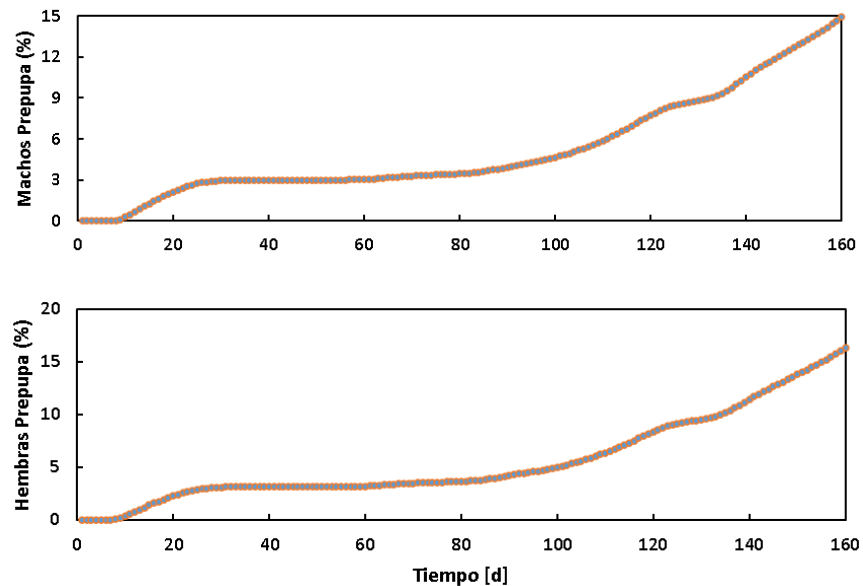


Figura 32. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

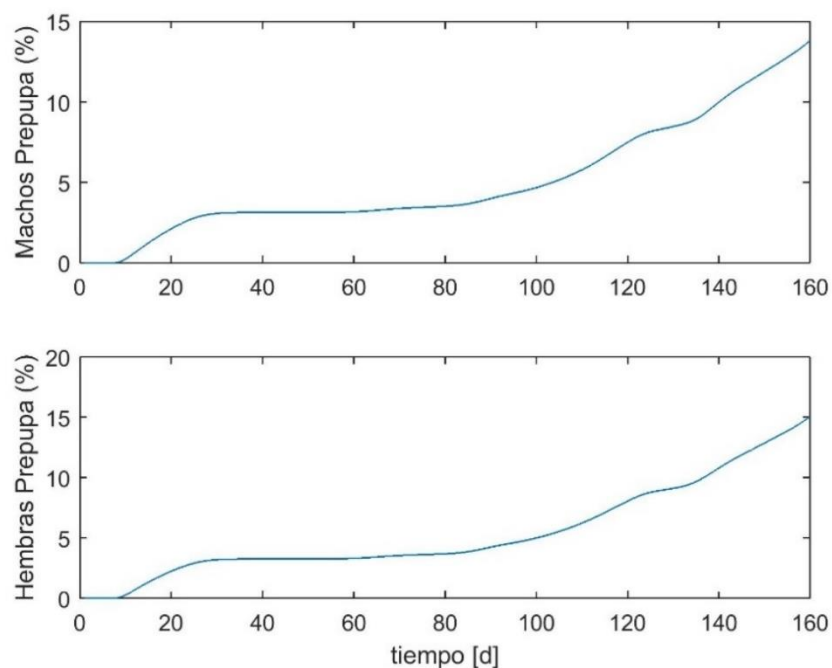


Figura 33. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

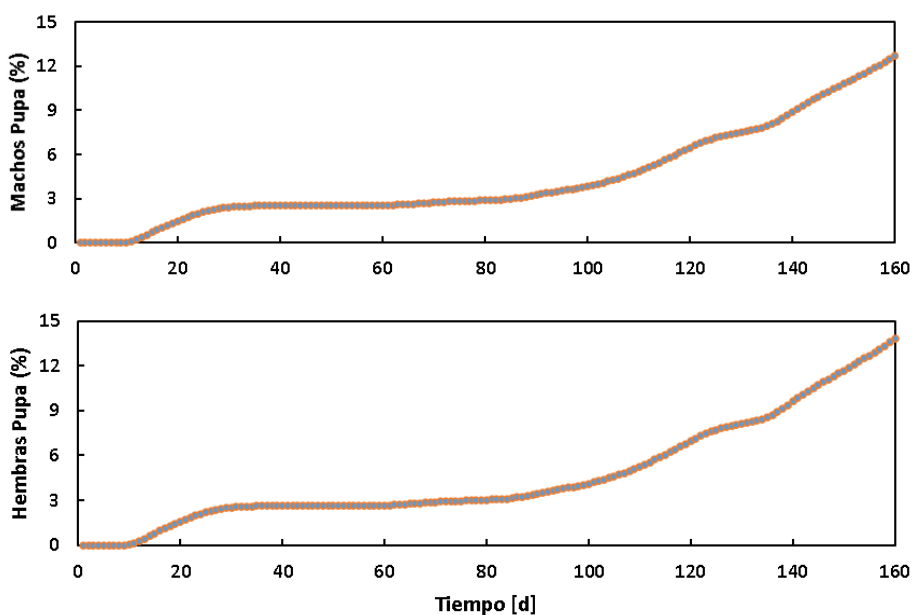


Figura 34. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

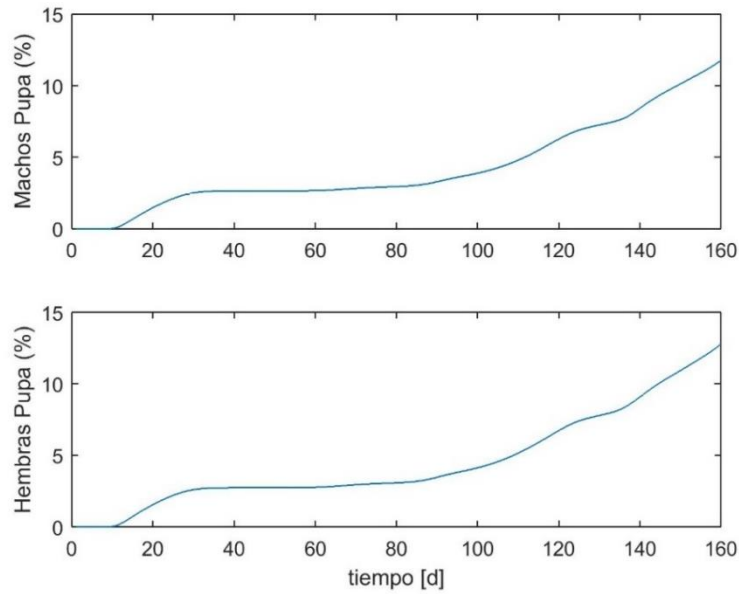


Figura 35. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

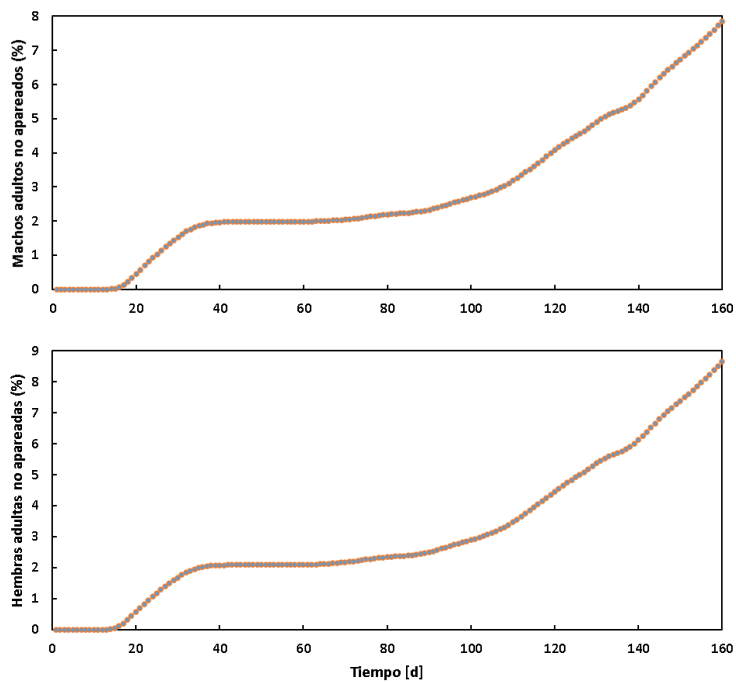


Figura 36. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

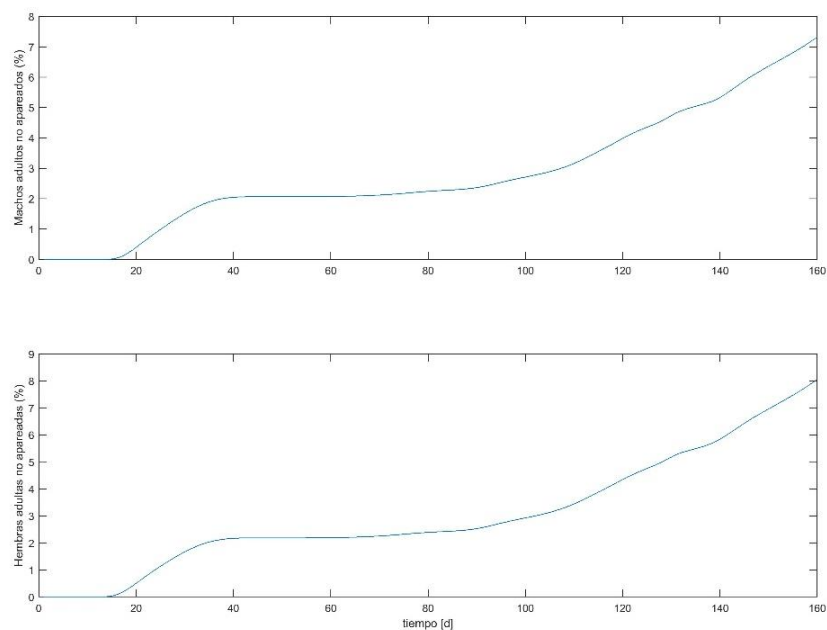


Figura 37. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

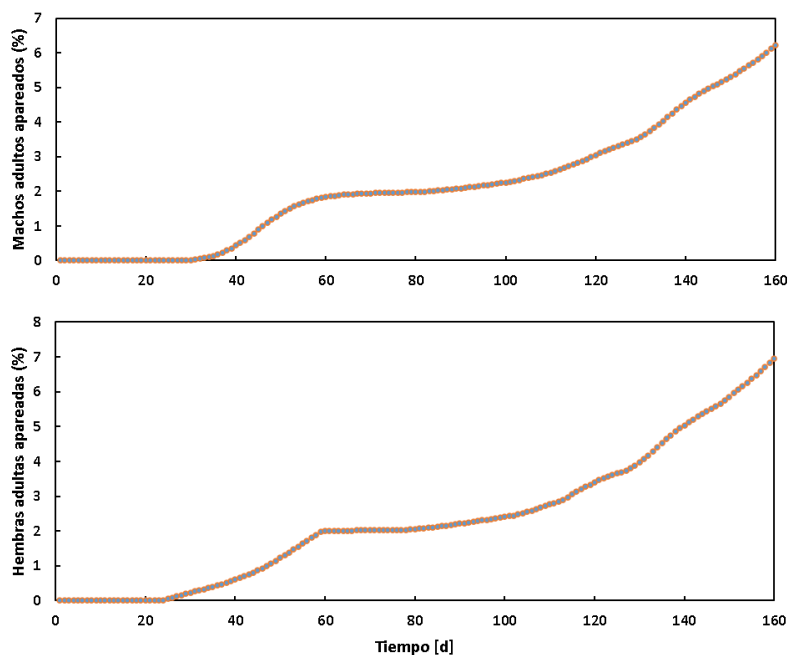


Figura 38. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

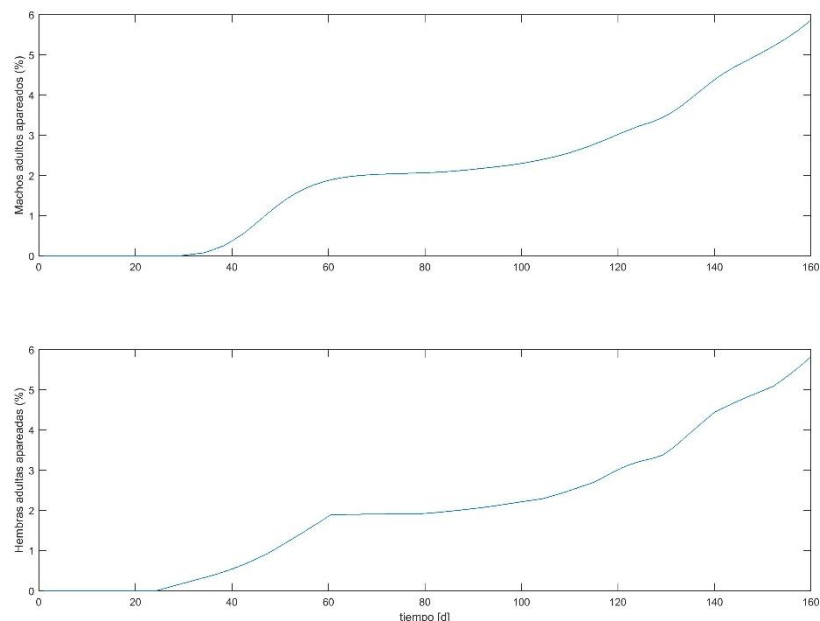


Figura 39. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos porcentuales.

El modelo Boxcar Train implementado en ambos códigos computacionales del modelo complejo (FST y Matlab), fue probada posteriormente con tasas de mortalidad y oviposición variables, y una proporción de machos y hembras constante (0.5), donde se generan predicciones en términos del número de individuos a lo largo de los 160 días que dura el período de simulación. Al igual que lo mostrado para el caso de los valores porcentuales, el comportamiento mostrado por las predicciones generadas en ambas implementaciones para el número de individuos (Figuras 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50 y 51).

Se observa, que a medida la población de trips avanza de una etapa o estado de desarrollo al siguiente, el número de individuos va decreciendo hasta alcanzar valores de 5 a 7 insectos al final del período de simulación para el caso de machos y hembras en estado adulto apareado y no apareado. Este comportamiento era de esperarse, ya que se han empleado valores de tasas de mortalidad diferentes de cero (tasas de mortalidad variables).

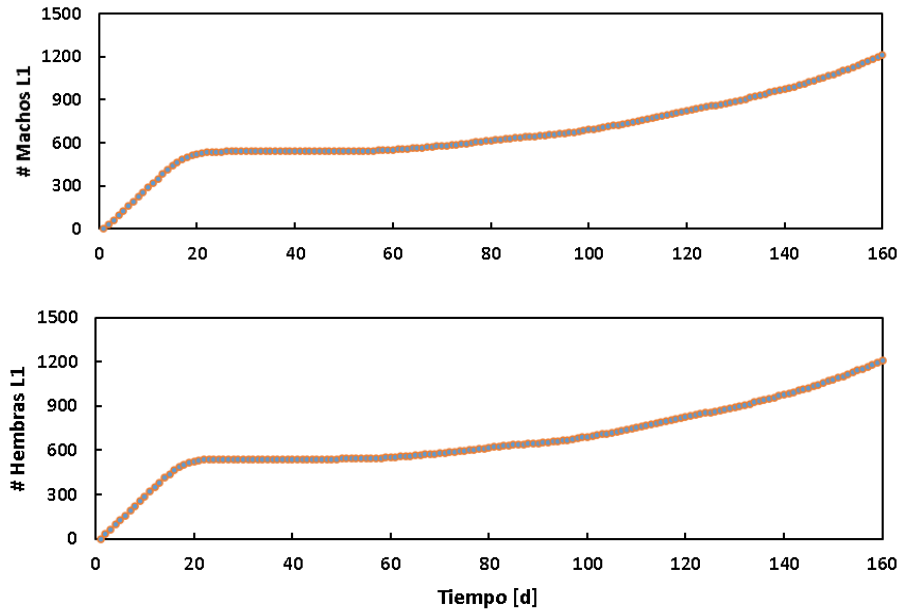


Figura 40. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

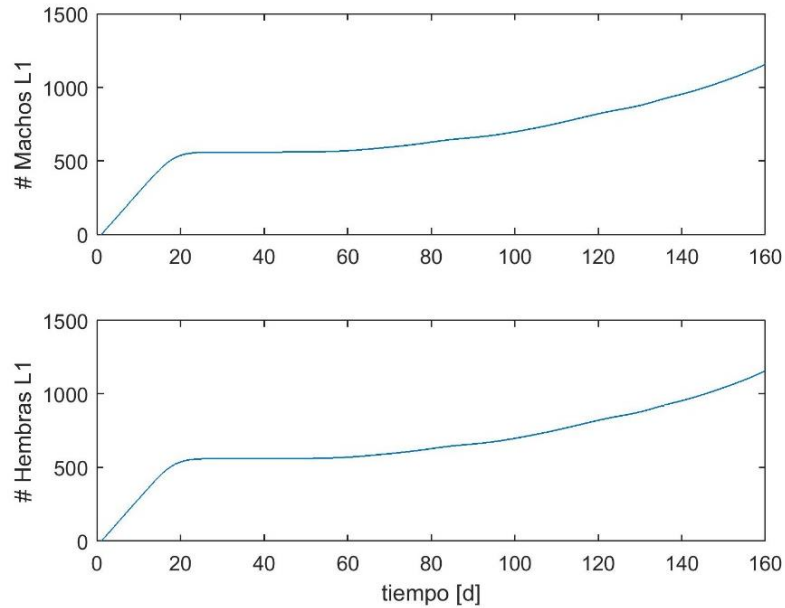


Figura 41. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

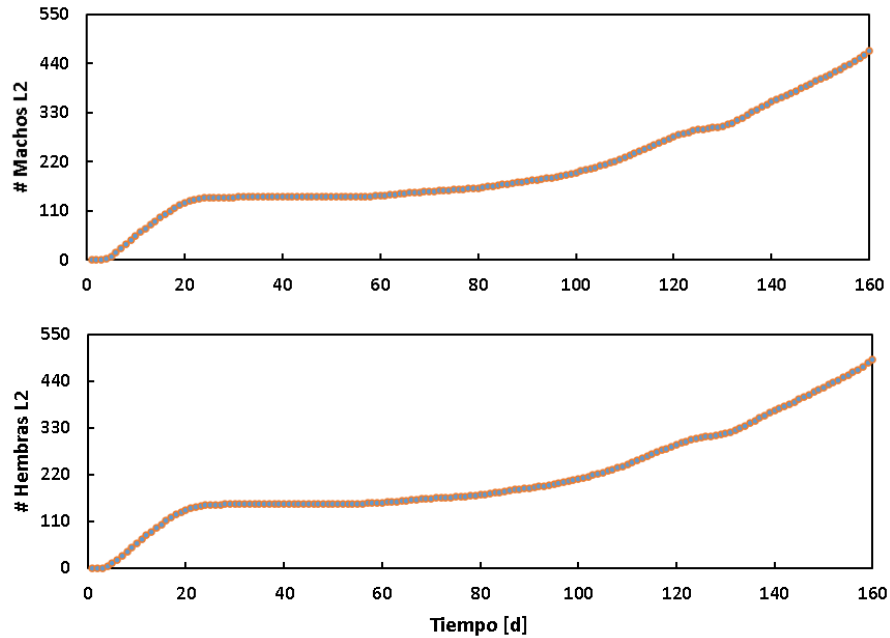


Figura 42. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

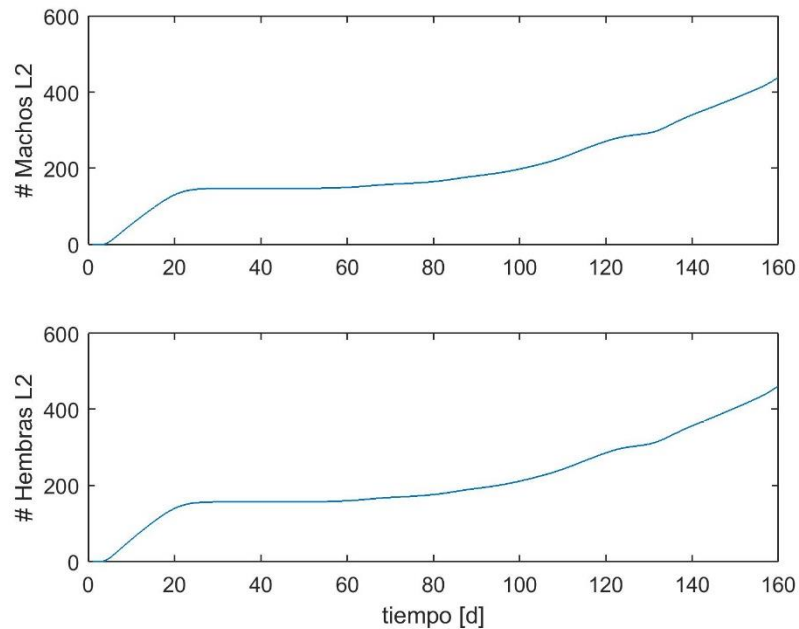


Figura 43. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

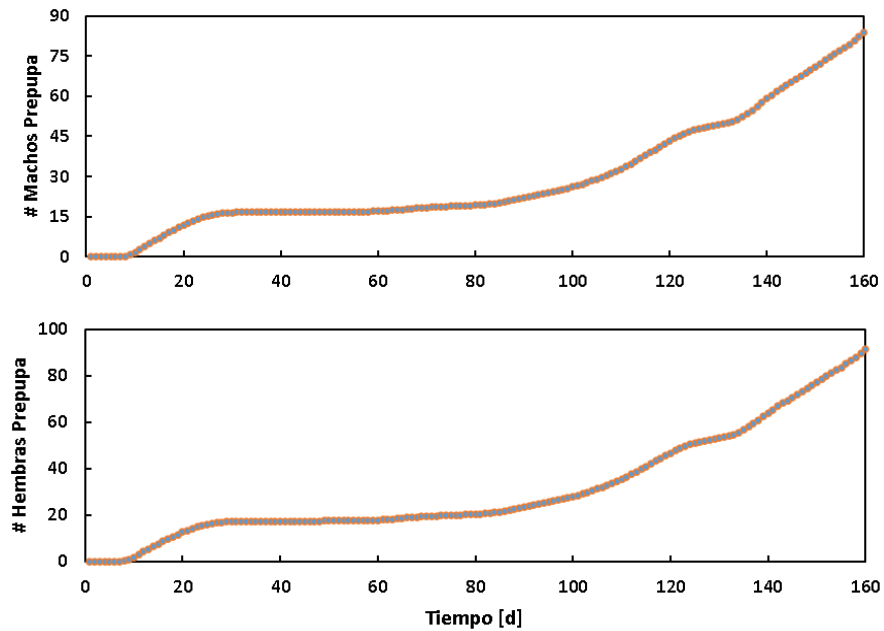


Figura 44. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

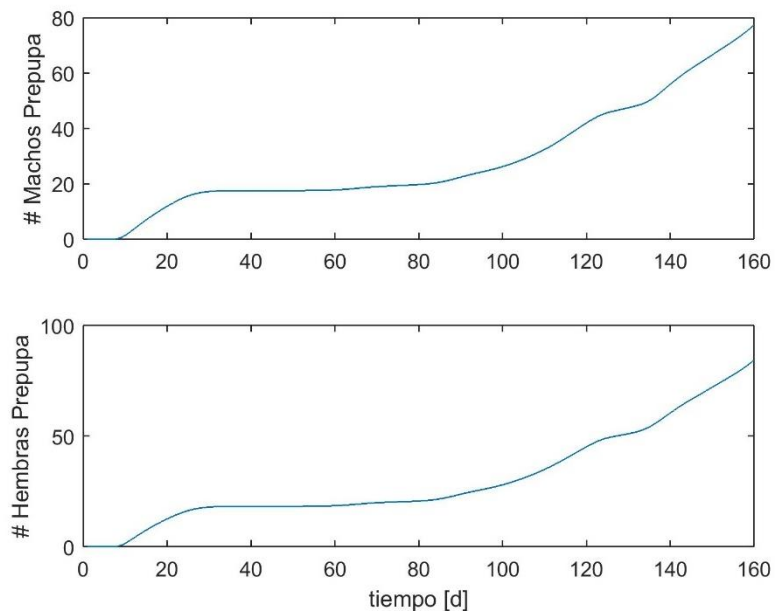


Figura 45. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variables, y proporción de sexos onstante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

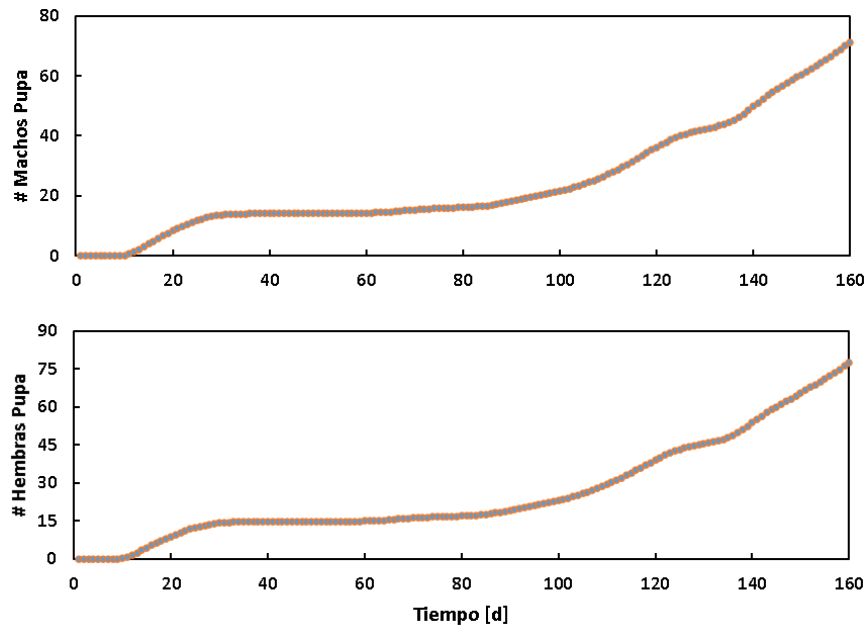


Figura 46. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

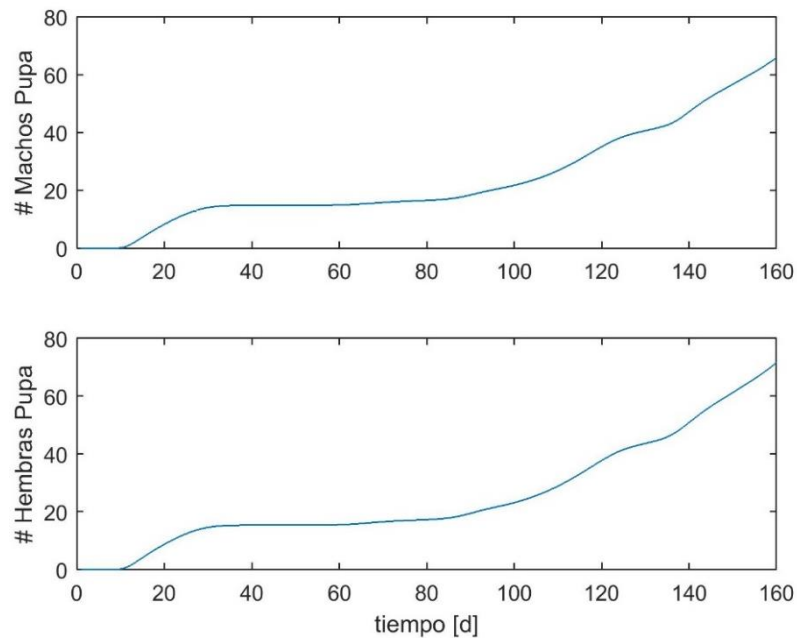


Figura 47. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

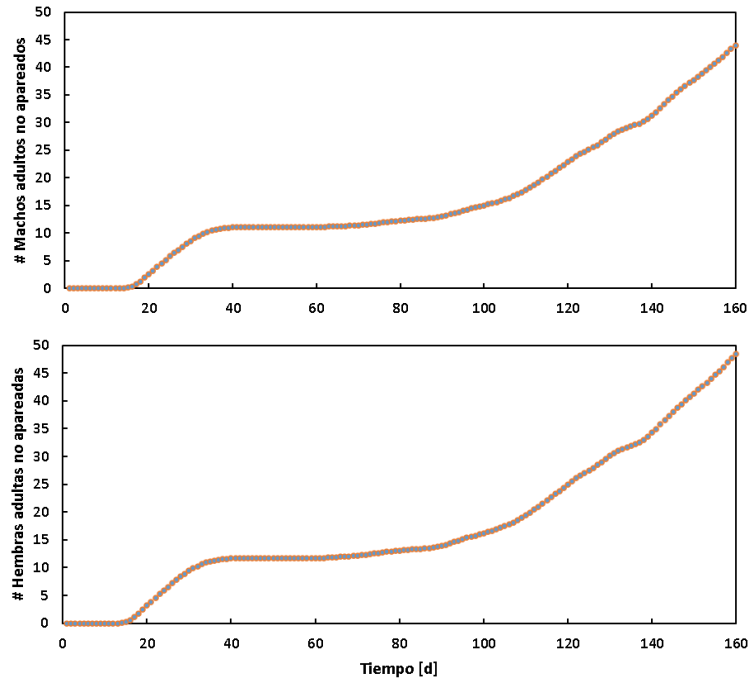


Figura 48. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

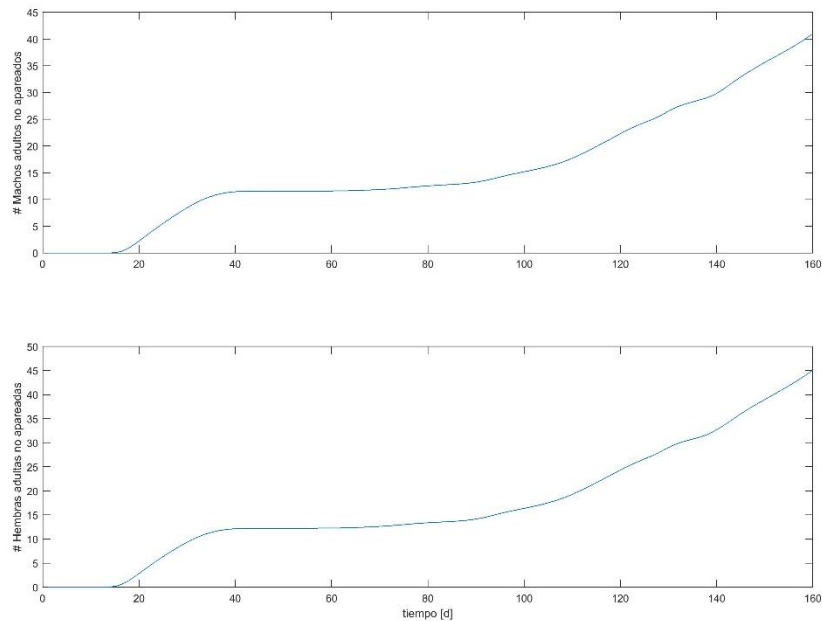


Figura 49. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

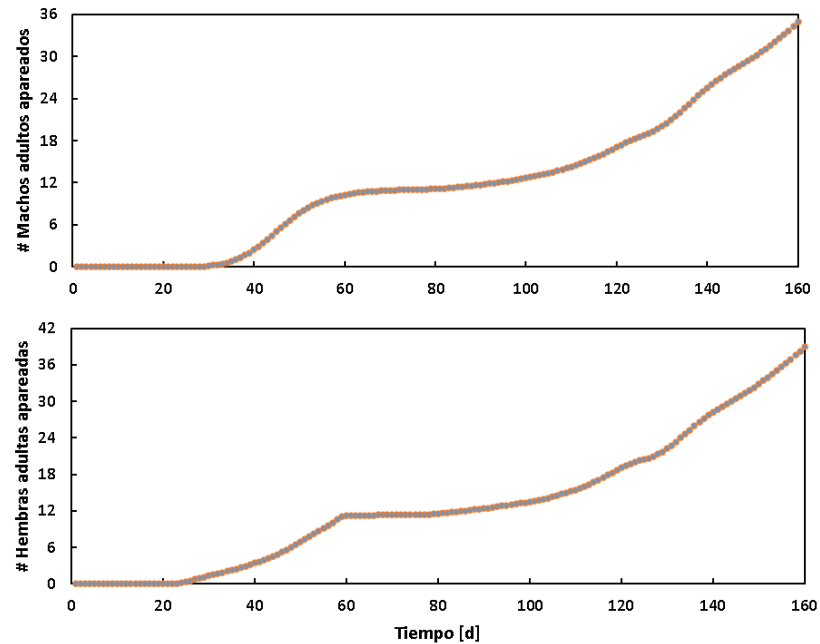


Figura 50. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

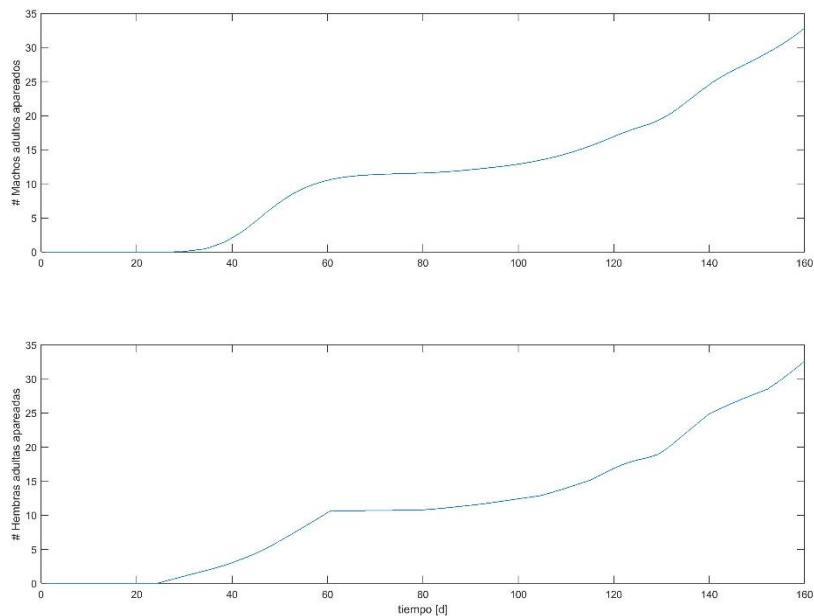


Figura 51. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5). Los valores están dados en términos del # de individuos.

El modelo Boxcar Train implementado en ambos códigos computacionales del modelo complejo (FST y Matlab), fue probada también para el caso en que las tasas de mortalidad, oviposición y proporción de machos y hembras son variables. Para el caso de machos y hembras en primer y segundo instar larvario (Figuras 52, 53, 54 y 55), el comportamiento mostrado por las predicciones generadas en ambas implementaciones, son muy similares entre sí. Sin embargo, en relación al comportamiento de la población donde la proporción de machos y hembras es constante (0.5) (Figuras 28, 29, 30 y 31), se observa un incremento porcentual más pronunciado a partir de los 70 a 80 días, alcanzando un valor relativamente mayor al final del período de simulación.

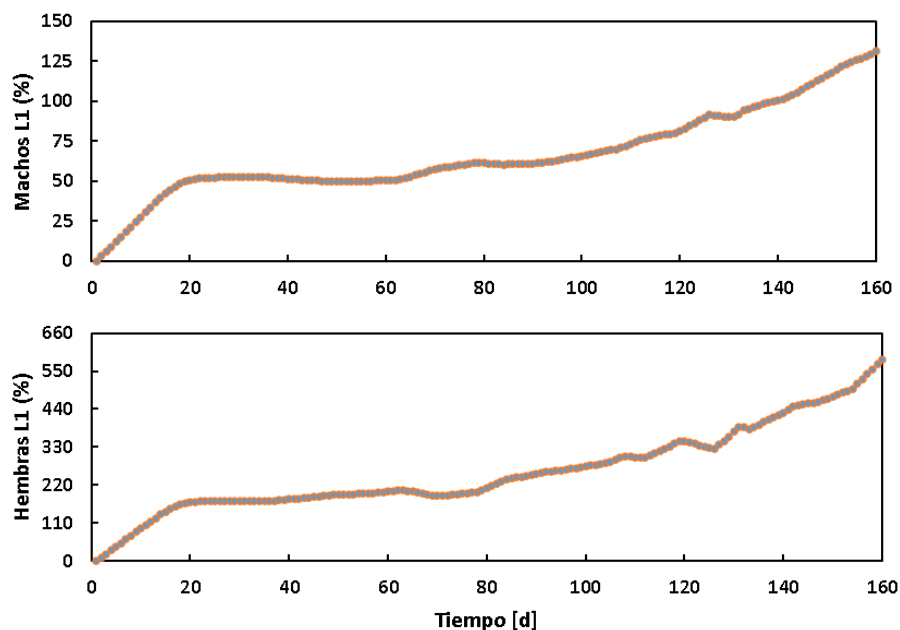


Figura 52. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

Para el caso de machos y hembras en los estados de desarrollo de prepupa, pupa, adultos apareados y no apareados (Figuras 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62 y 63), se tienen comportamientos similares en ambas implementaciones (FST y Matlab). Al comparar dichos comportamientos con las respuestas obtenidas para el caso en que la tasa de sexos es constante (0.5) (Figuras 32,33, 34, 35, 36, 37, 38 y 39), se observa un incremento más pronunciado a partir de los 100 días, y

alcanzando un valor casi igual al final del período de simulación respecto al obtenido en el contexto donde la tasa de sexos es constante.

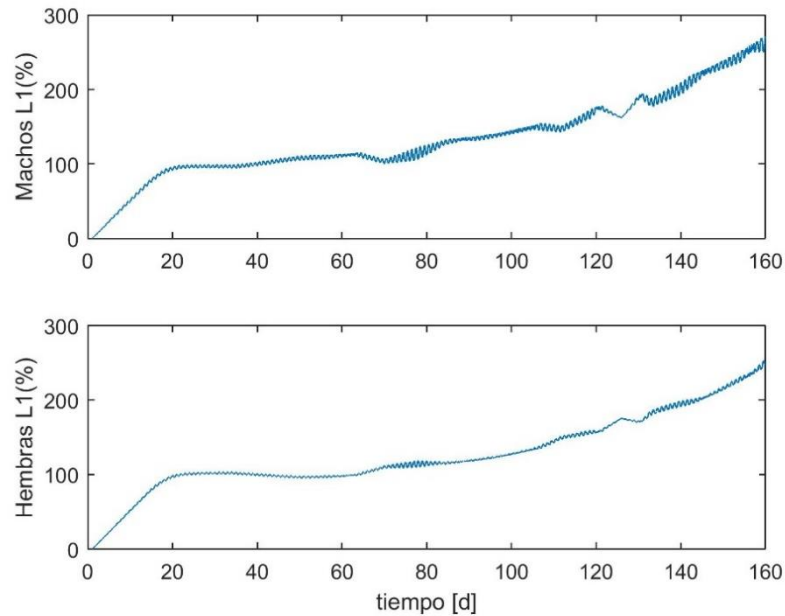


Figura 53. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

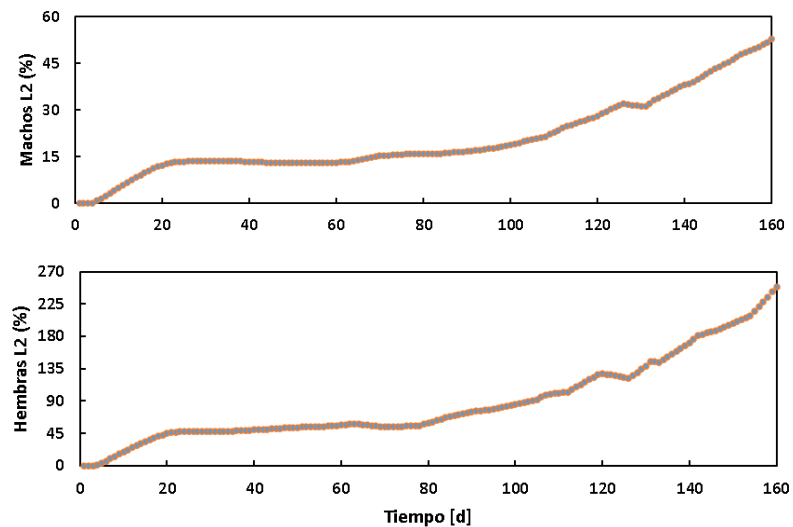


Figura 54. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

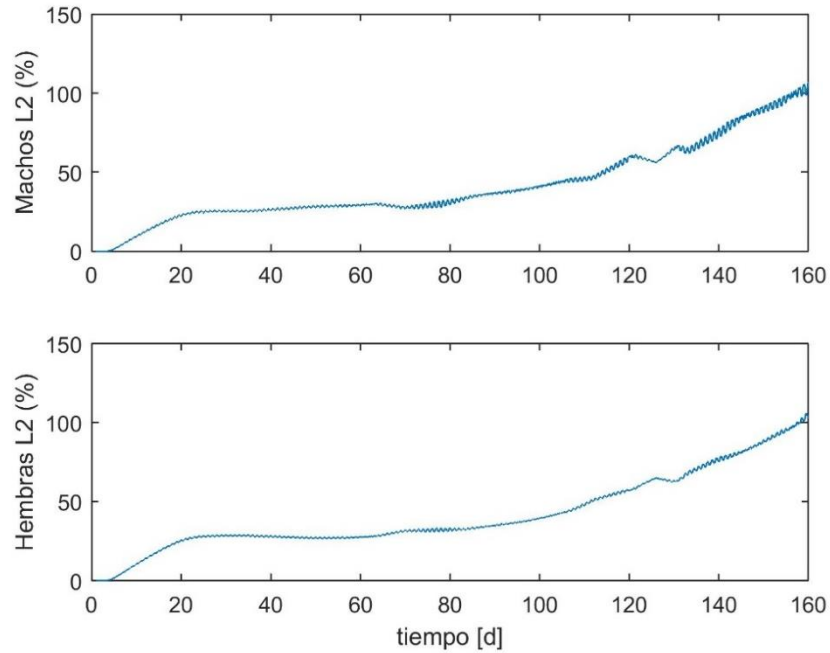


Figura 55. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

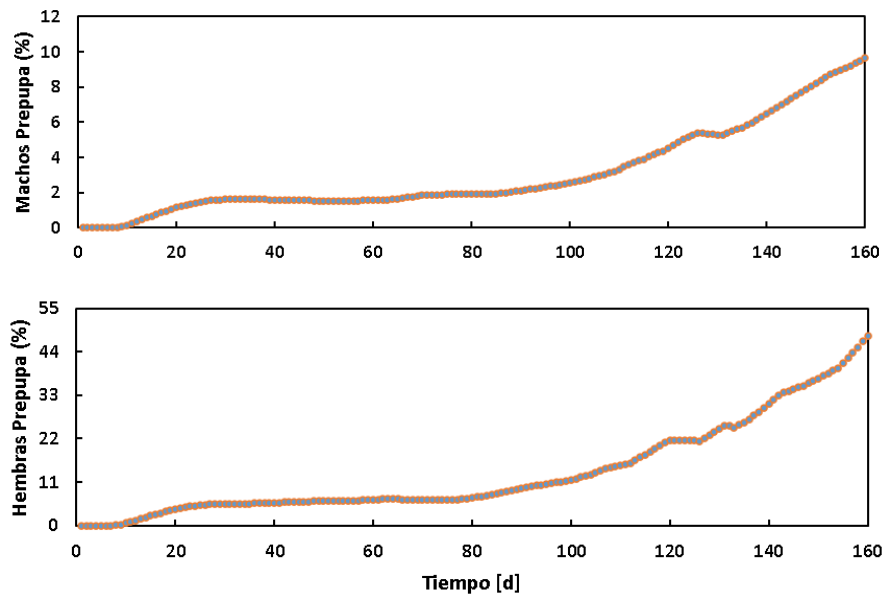


Figura 56. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

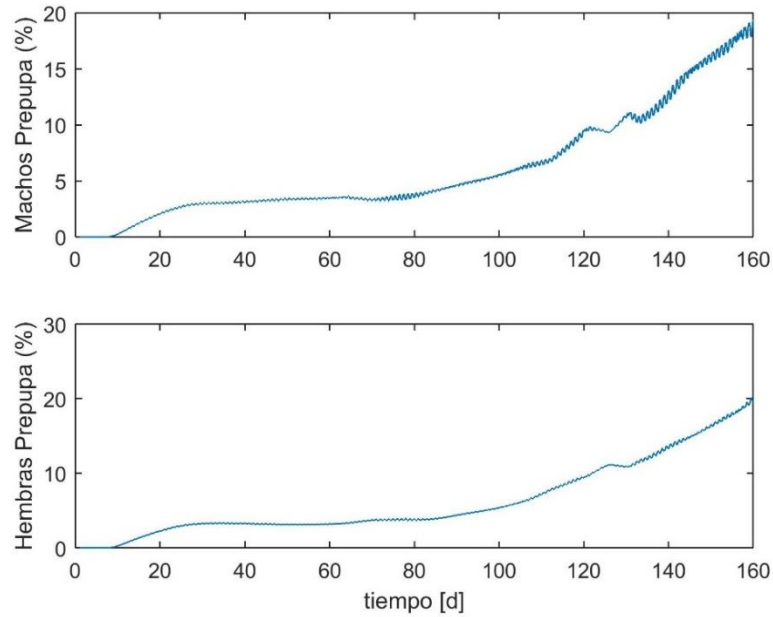


Figura 57. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

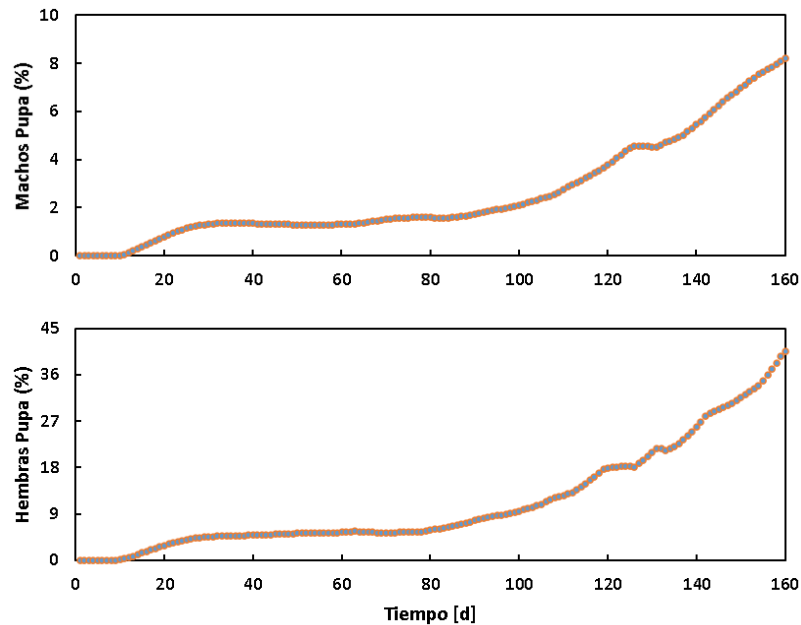


Figura 58. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

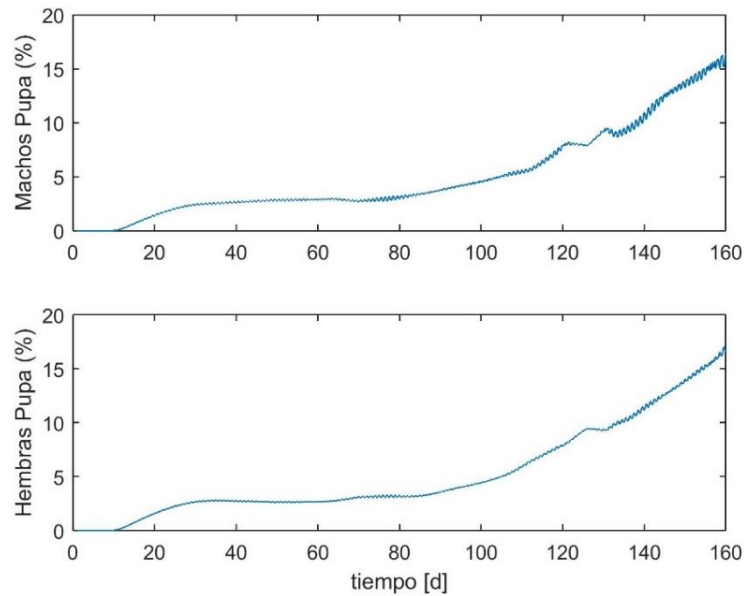


Figura 59. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

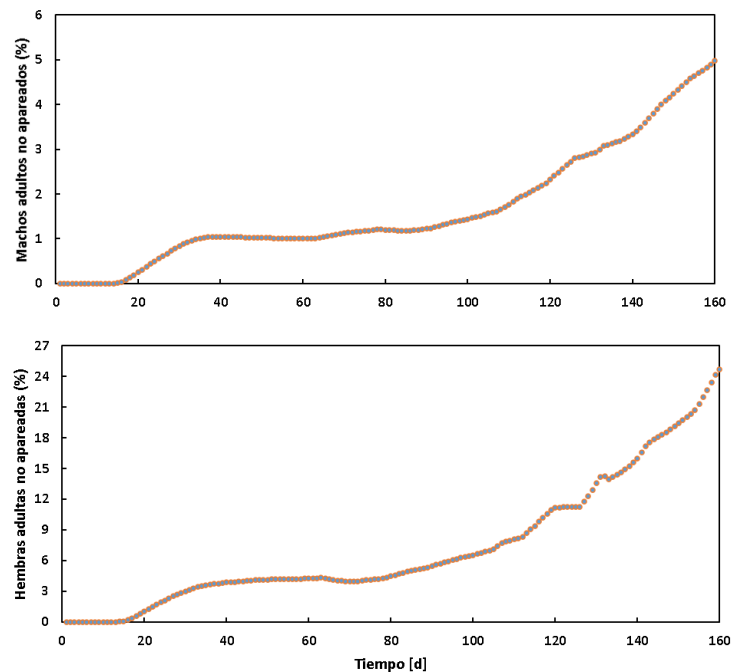


Figura 60. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

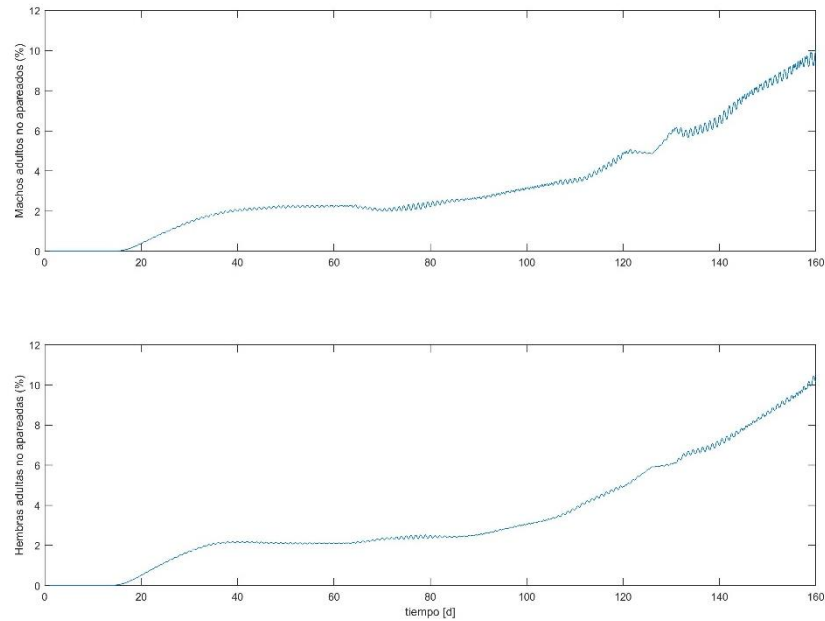


Figura 61. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

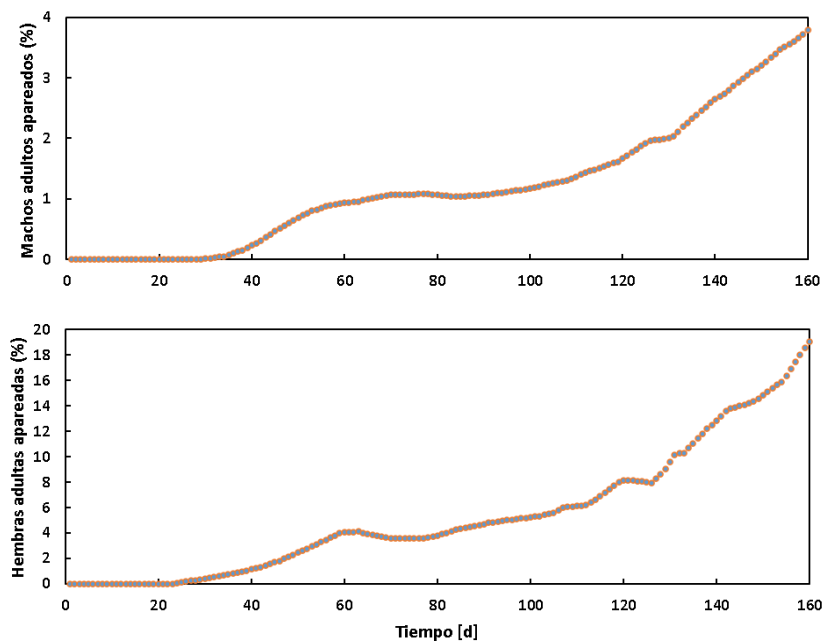


Figura 62. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

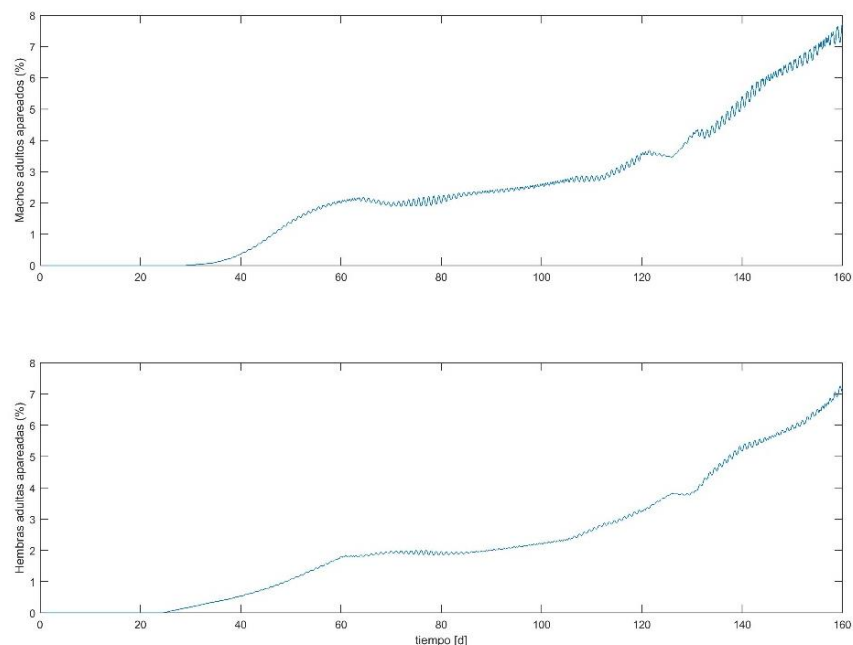


Figura 63. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos porcentuales.

El modelo Boxcar Train implementado en ambos códigos computacionales del modelo complejo (FST y Matlab), fue probada también para el caso en que las tasas de mortalidad, oviposición y proporción de machos y hembras son variables. Donde se obtuvo una respuesta dada por el número de individuos (Figuras 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74 y 75), mostrando un comportamiento similar en ambas implementaciones con poca diferencia respecto al que se observó en el caso donde la proporción sexual no varía (Figuras 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50 y 51).

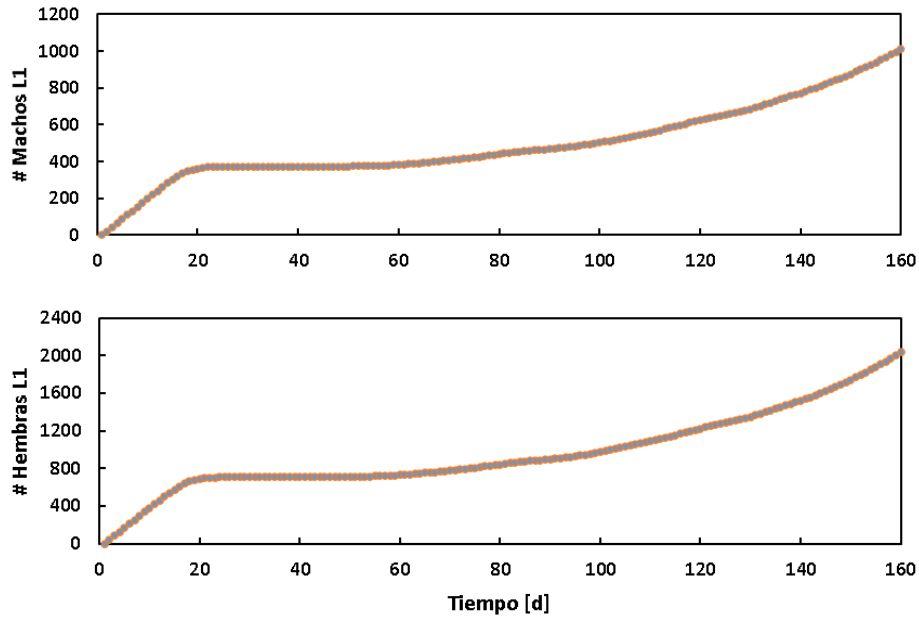


Figura 64. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

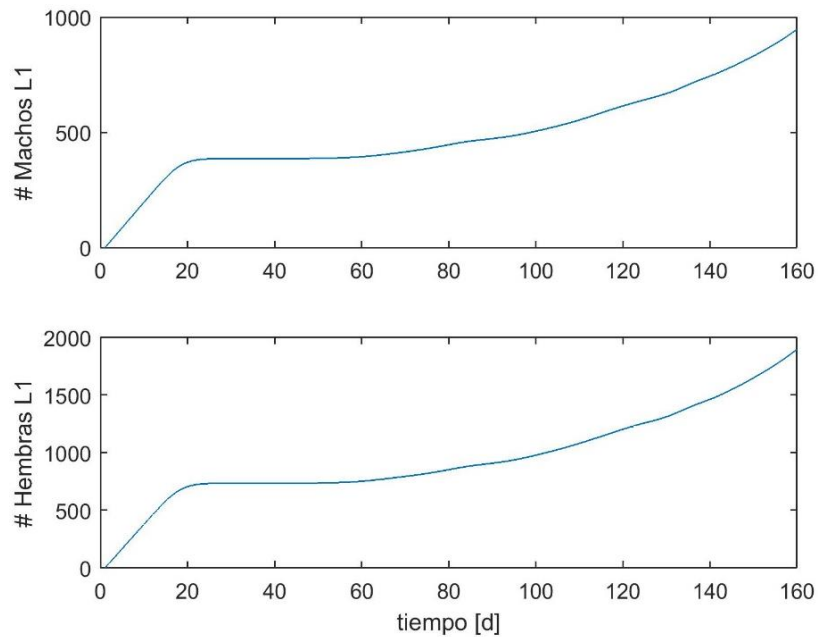


Figura 65. Predicción de la población de machos y hembras de trips en primer instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

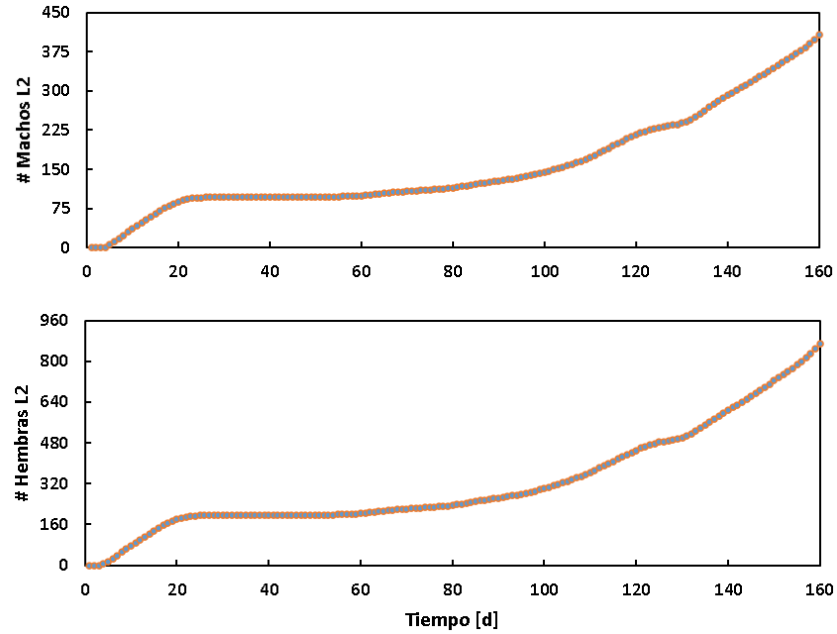


Figura 66. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

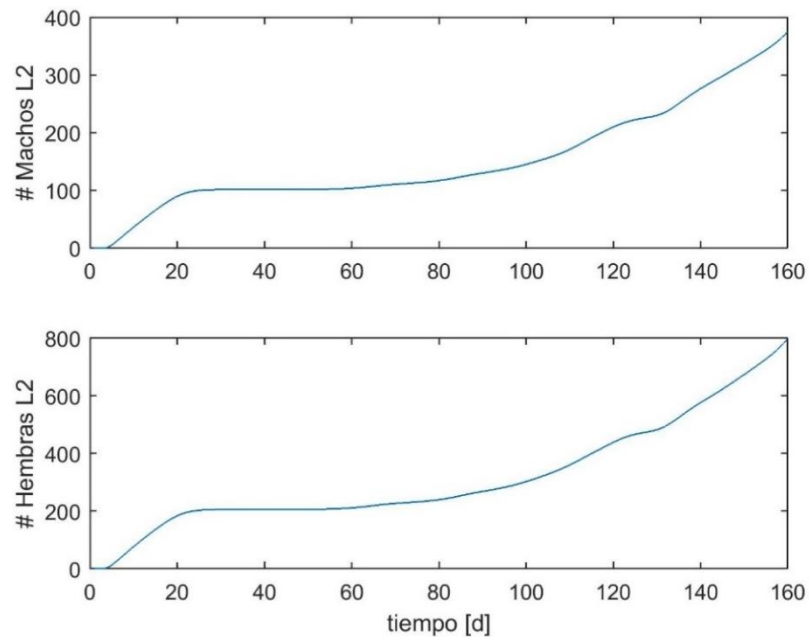


Figura 67. Predicción de la población de machos y hembras de trips en segundo instar larvario, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

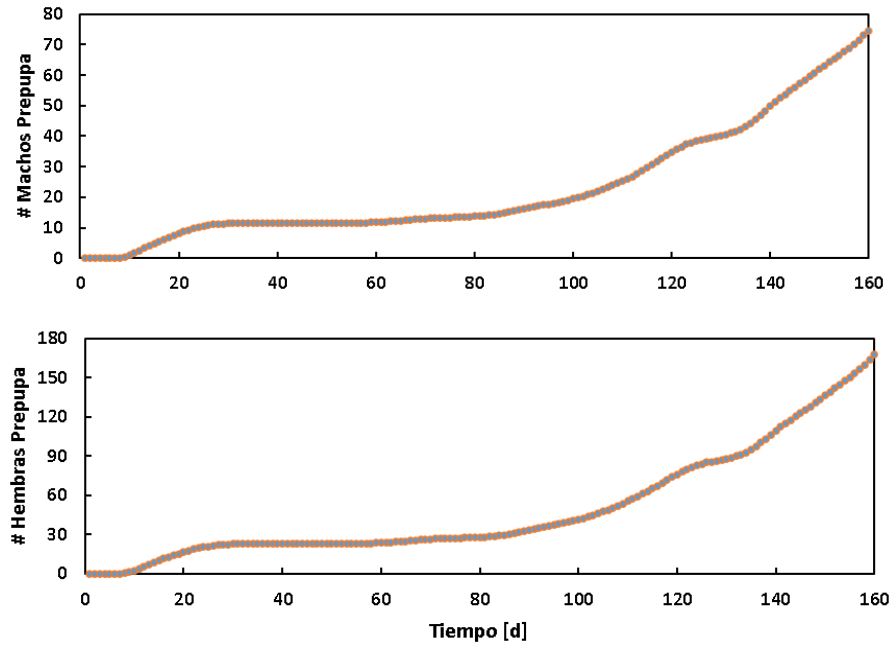


Figura 68. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

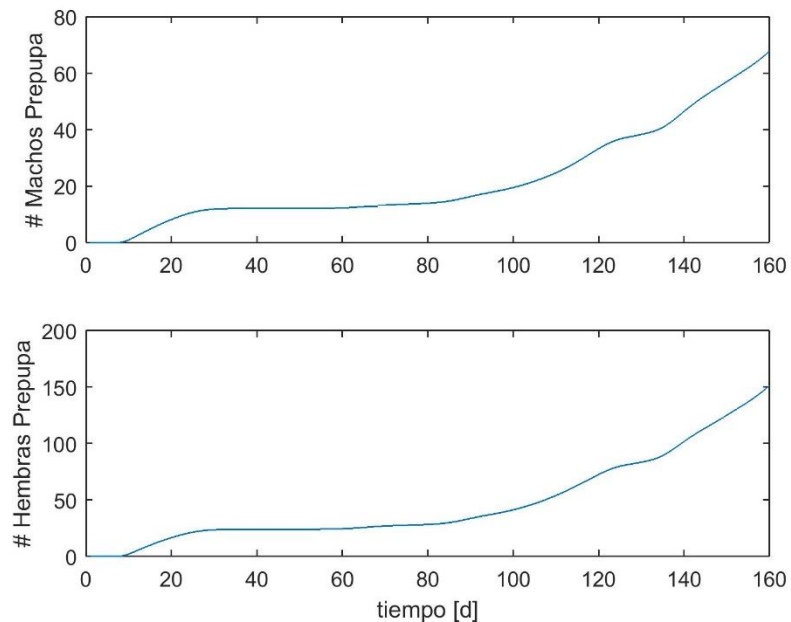


Figura 69. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de prepupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

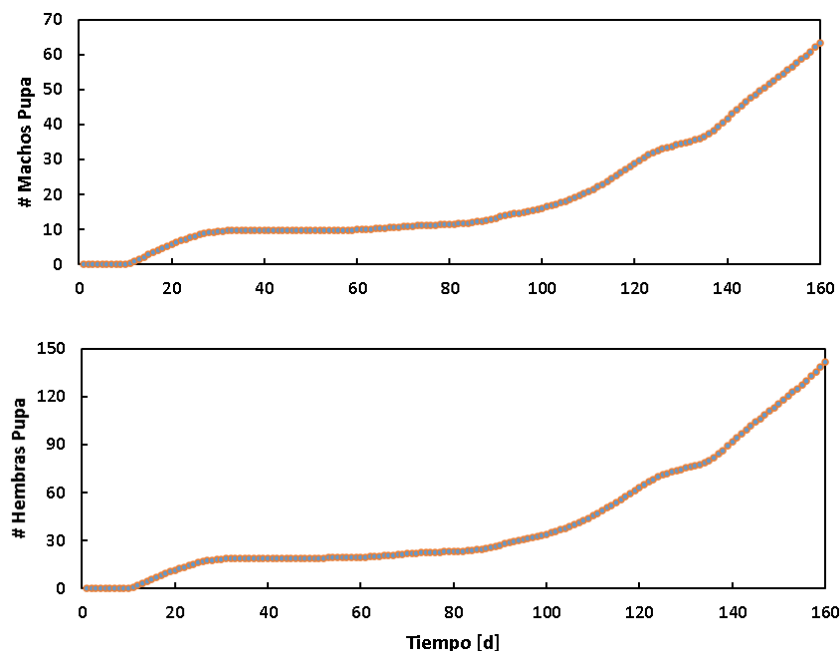


Figura 70. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

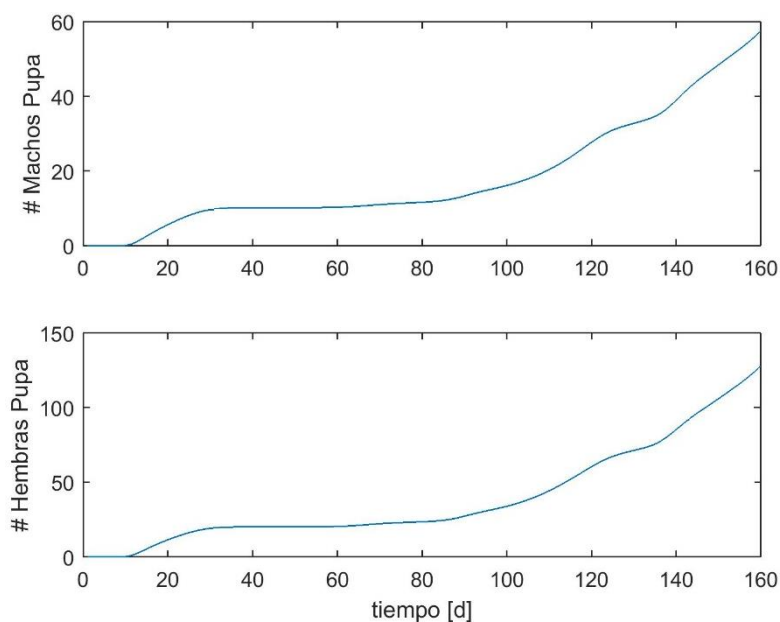


Figura 71. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado de pupa, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

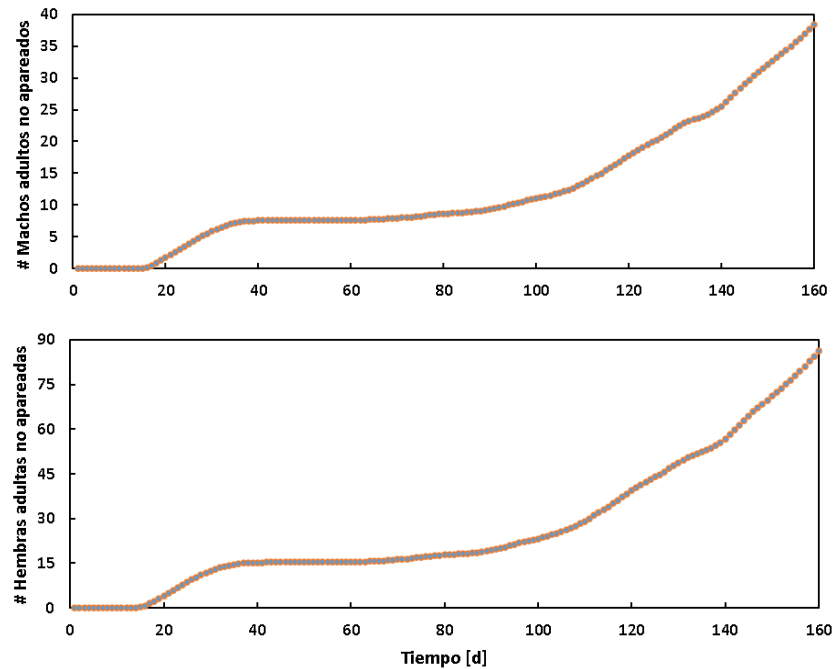


Figura 72. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

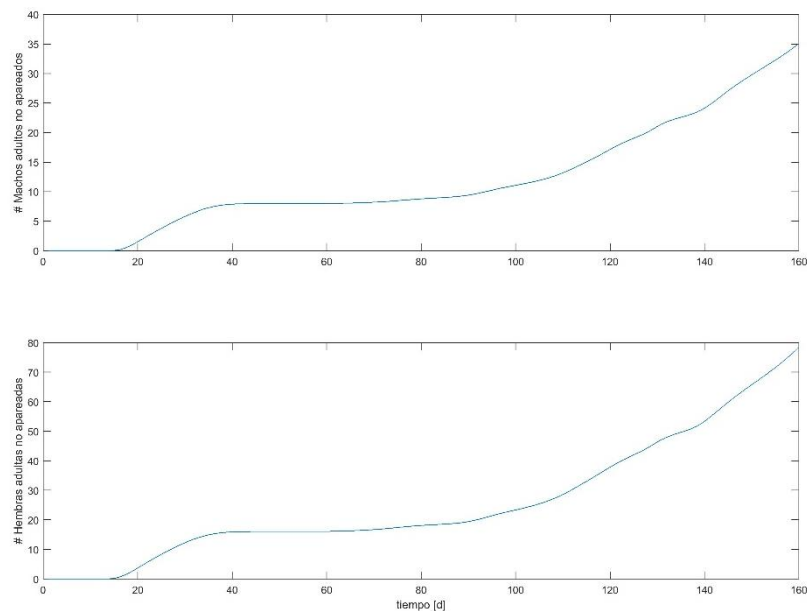


Figura 73. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto no apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

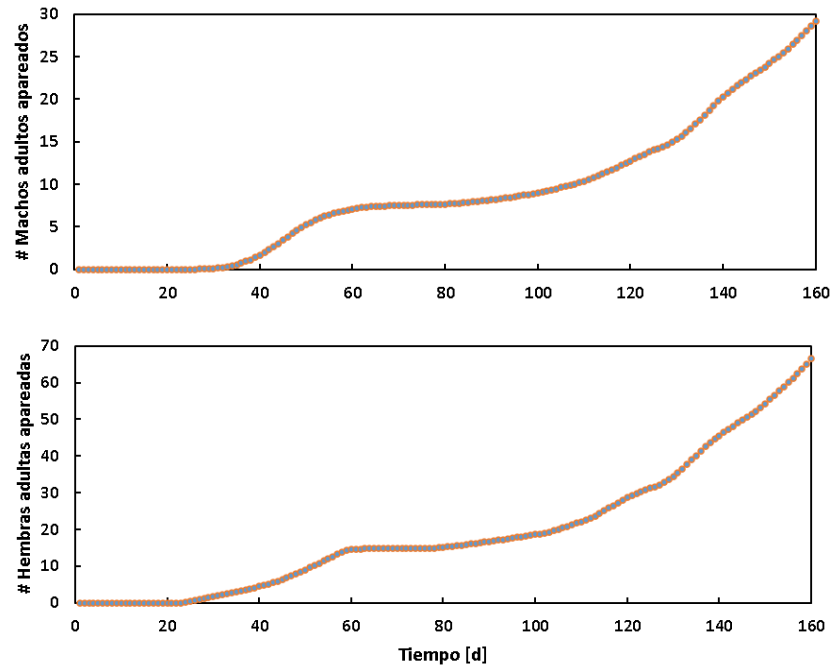


Figura 74. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

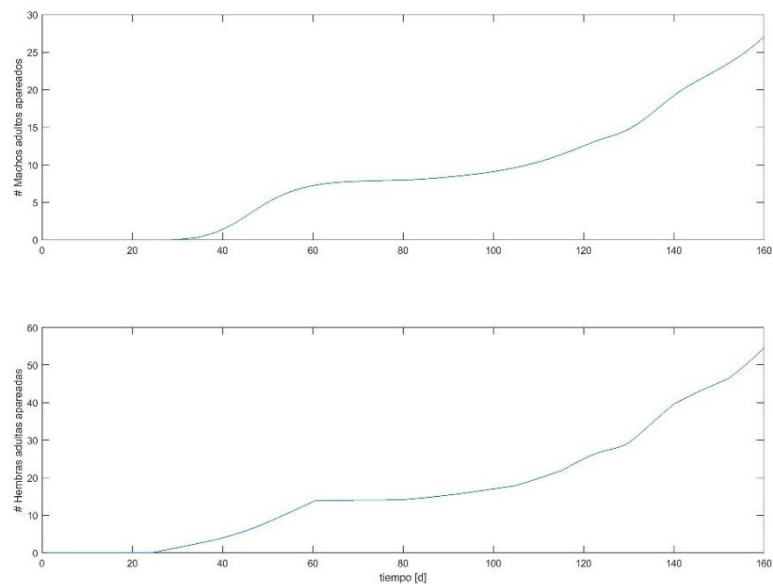


Figura 75. Predicción de la población de machos y hembras de trips en estado adulto apareado, mediante el modelo complejo programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables. Los valores están dados en términos del # de individuos.

En esta etapa de los resultados, se obtuvieron las simulaciones empleando el método Boxcar Train considerando las tasas de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5) con el fin de predecir el comportamiento de todas las clases de edad (Boxcars) para todos los estados de desarrollo. Se compararon los comportamientos de la respuesta de ambos modelos computacionales (FST y Matlab) (Figuras 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100 y 101).

Se muestra la comparación de 14 clases (incluyendo la clase cero) correspondiente a la etapa de desarrollo de huevecillos (Figuras 76 y 77). Para el caso de la respuesta obtenida de la programación en FST (Figura 76) se observó un rápido decrecimiento en la concentración de huevos de trips del valor inicial (80 huevos) para cada clase, durante los primeros 20 días del período de simulación. Posteriormente, se observa un aumento constante de los días 40 a 160 con una leve depresión alrededor de los 85 y 140 días. Para el caso de la respuesta obtenida mediante la programación en Matlab (Figura 77) se observa un comportamiento similar al mostrado por el modelo en FST. Es importante mencionar que, en el código de Matlab, los valores predichos se interceptan para cada hora y en el caso de FST esos valores se trazan cada día solamente.

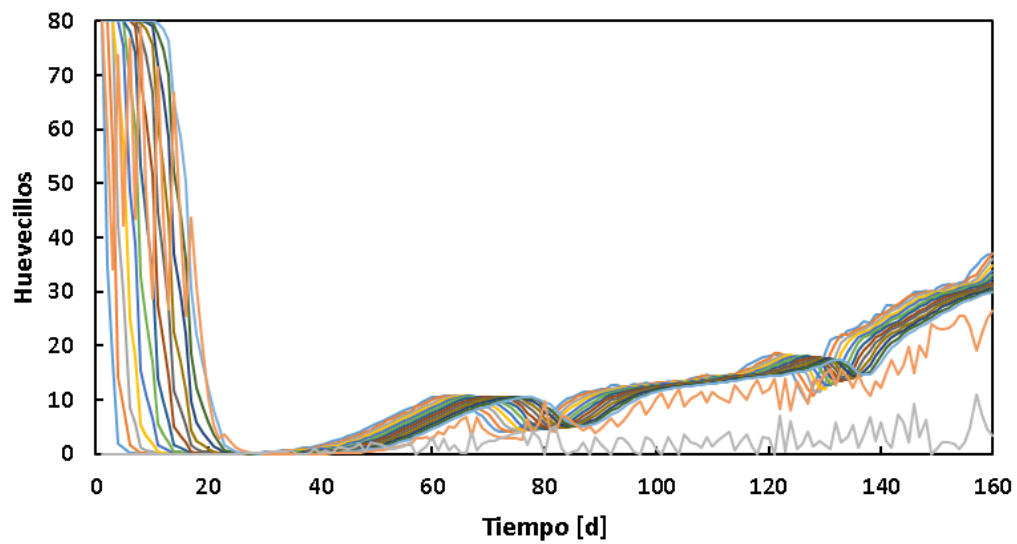


Figura 76. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

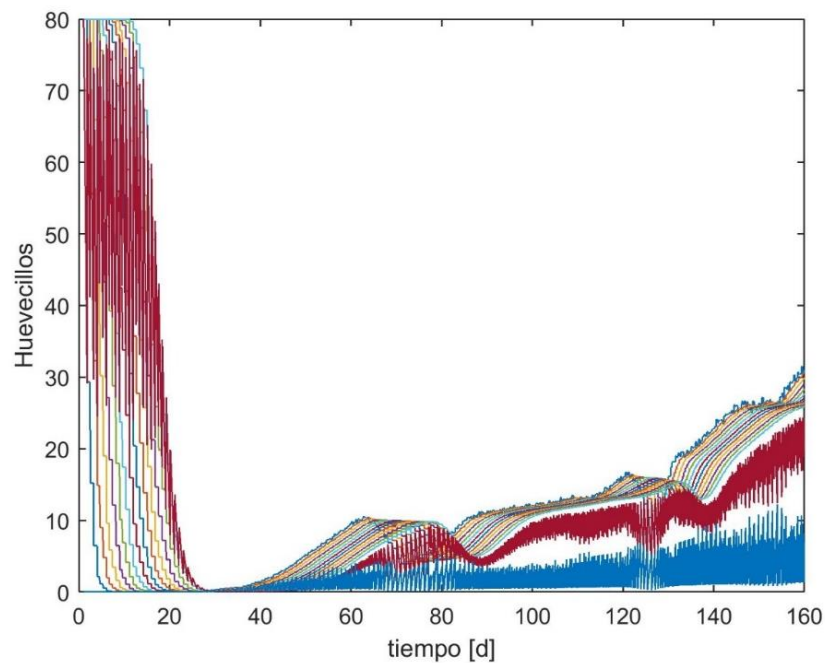


Figura 77. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

La respuesta transitoria de las cuatro clases (boxcars) para machos y siete clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas de la implementación en FST (Figuras 78 y 80), muestra una densa concentración del primer instar larvario durante los primeros 20 días, un decremento del día 20 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 79 y 81), se observa un comportamiento similar al obtenido por la implementación computacional en FST.

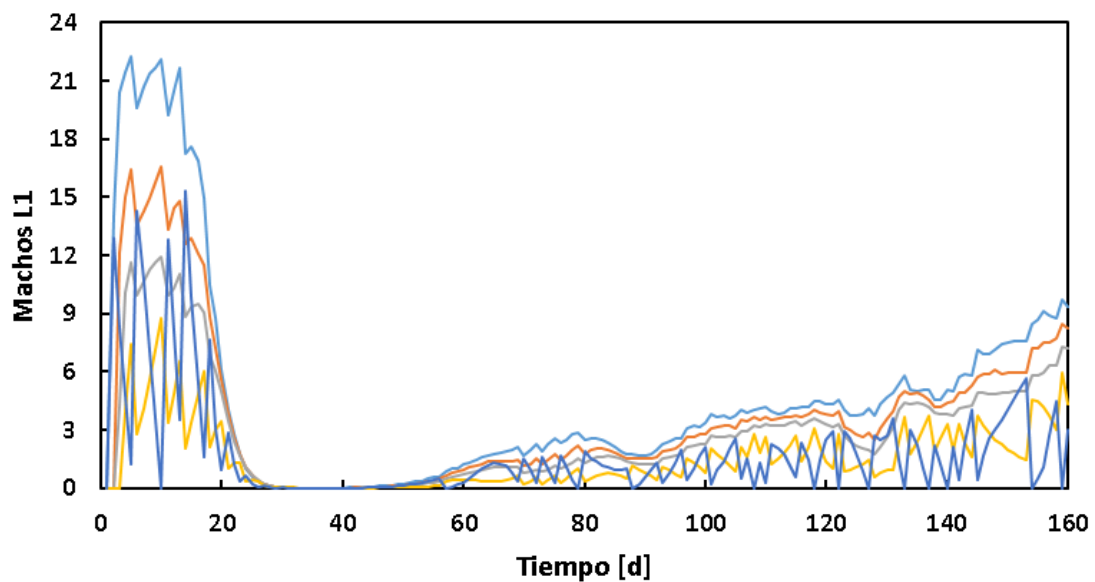


Figura 78. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

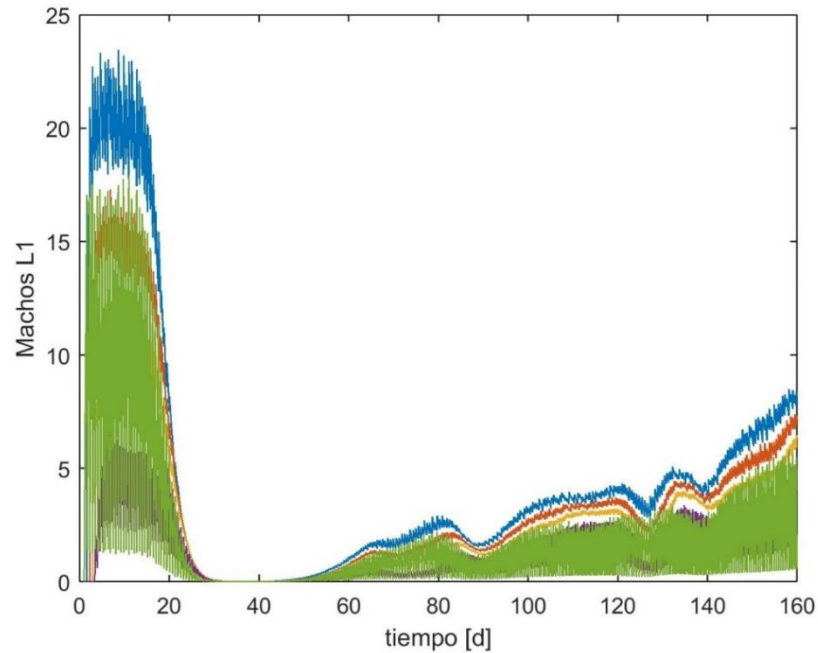


Figura 79. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

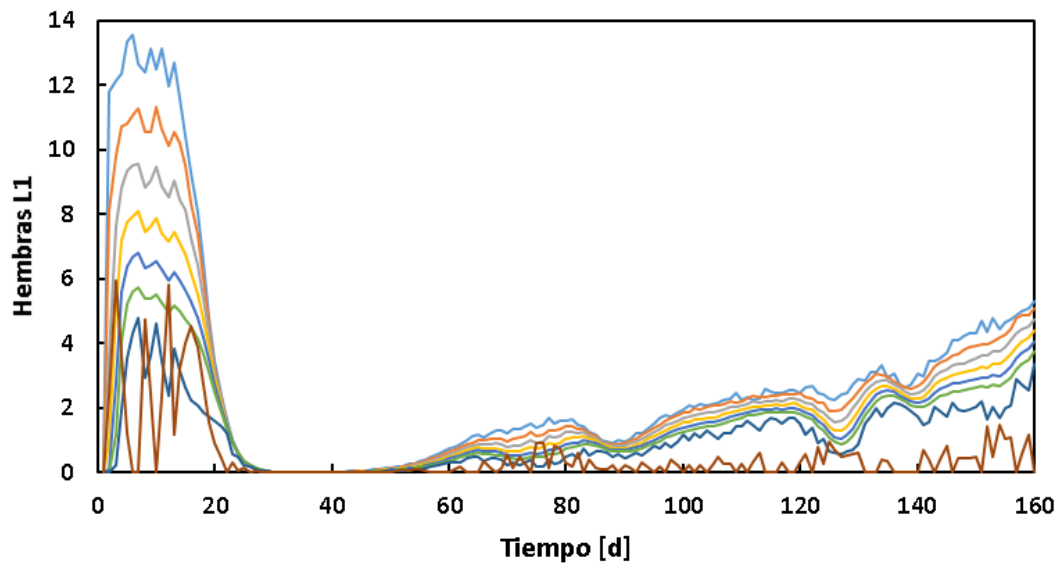


Figura 80. Boxcars trains de hembras del primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

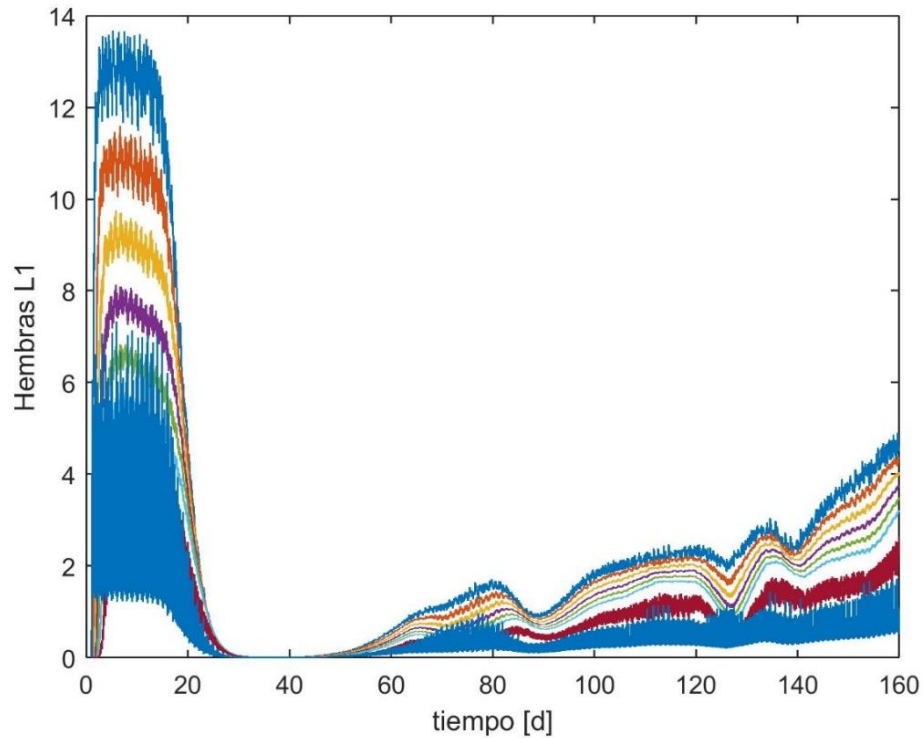


Figura 81. Boxcars trains de hembras del primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

El comportamiento transitorio de las seis clases (boxcars) para machos y siete clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas a través de la implementación en FST (Figuras 82 y 84), muestra una densa concentración del segundo instar larvario durante los primeros 30 días, un decremento del día 30 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una pequeña depresión poblacional alrededor del día 130. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 83 y 85), se observa un comportamiento similar al obtenido en FST.

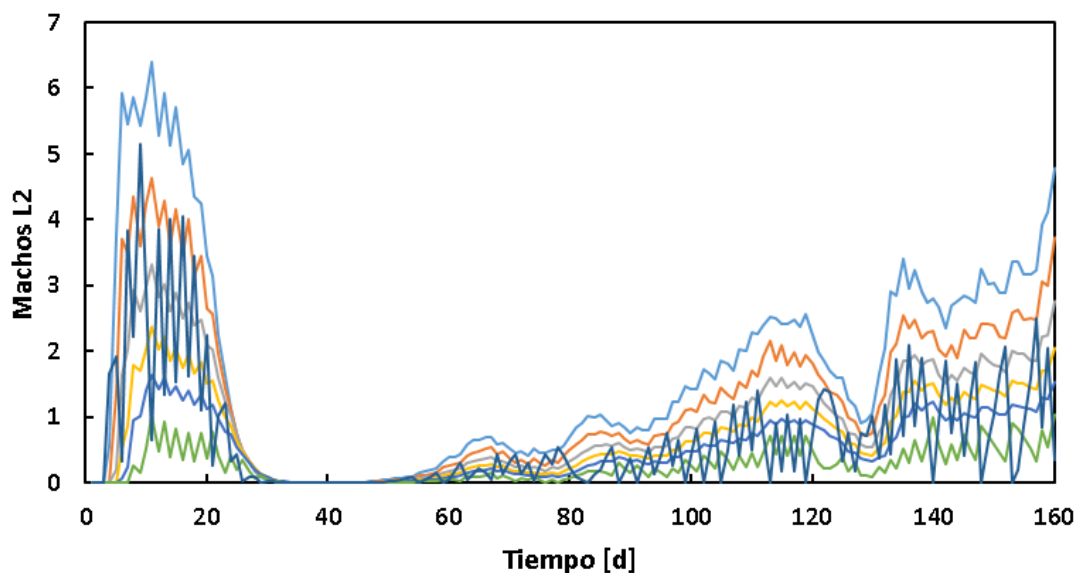


Figura 82. Boxcars trains de machos del segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

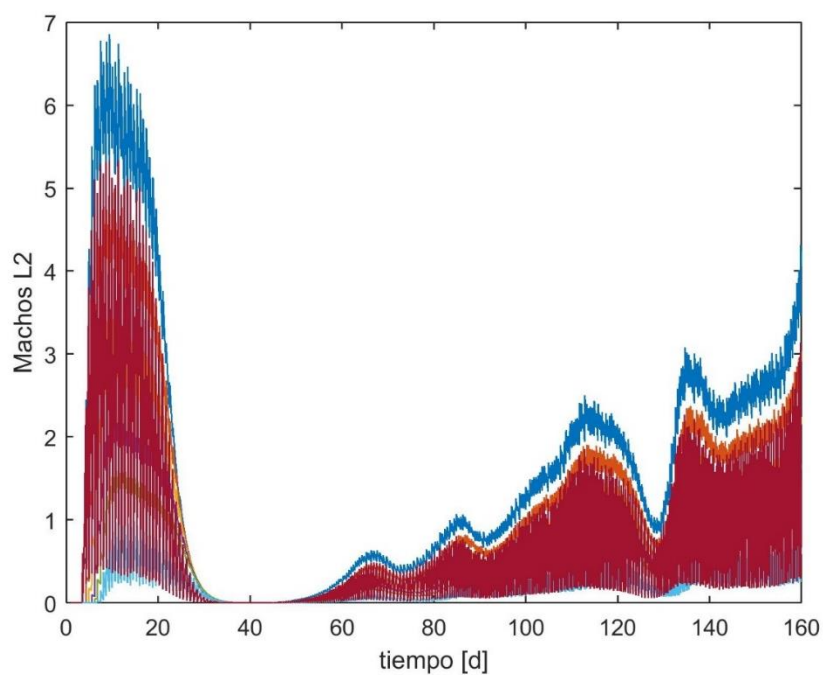


Figura 83. Boxcars trains de machos del segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

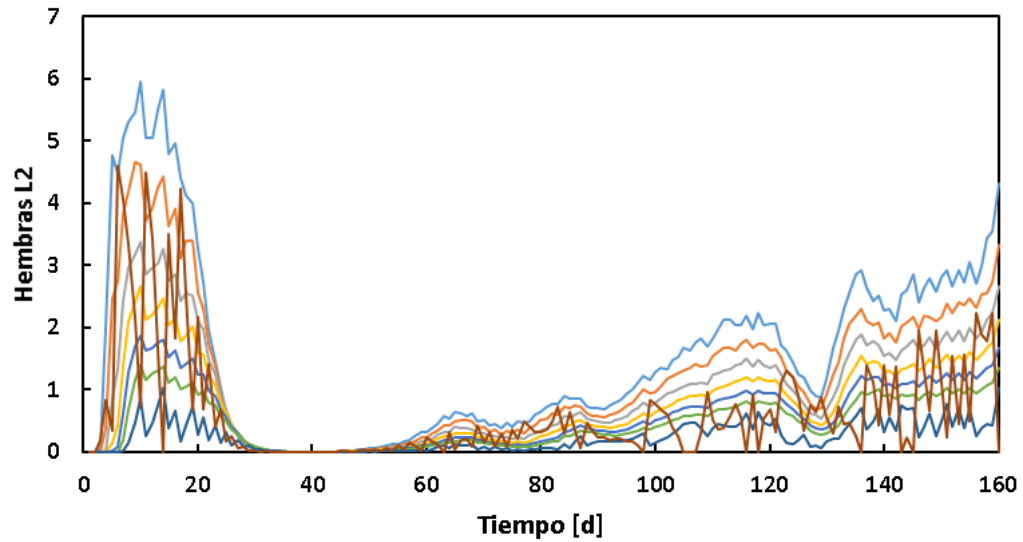


Figura 84. Boxcars trains de hembras del segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

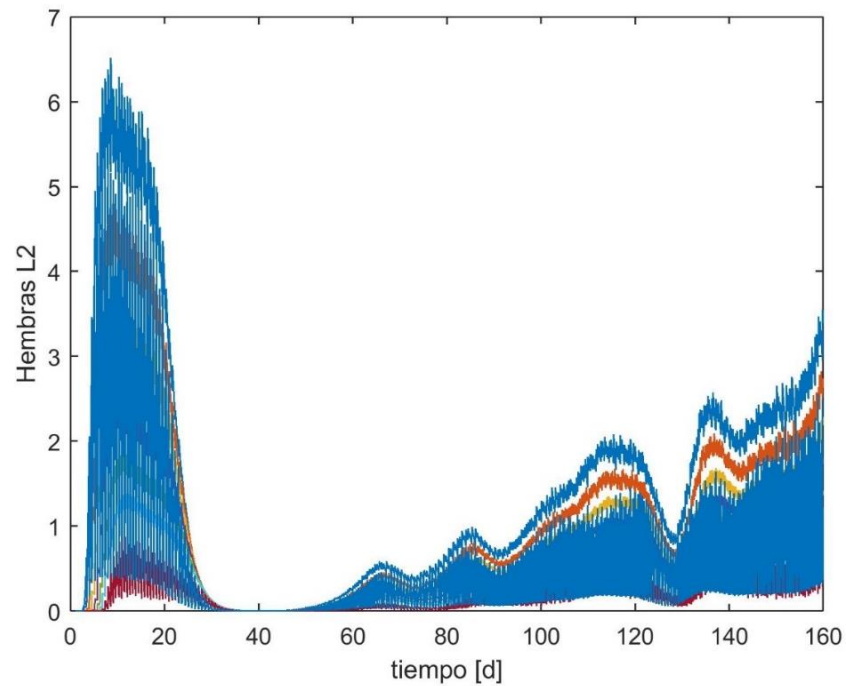


Figura 85. Boxcars trains de hembras del segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

El comportamiento transitorio de las seis clases (boxcars) para machos y cuatro clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas a través de la implementación en FST (Figuras 86 y 88), muestra una alta concentración de prepupas de los 10 a los 40 días, un decremento del día 40 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 130. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 87 y 89), se observa de nuevo el mismo comportamiento respecto al mostrado por la programación en FST.

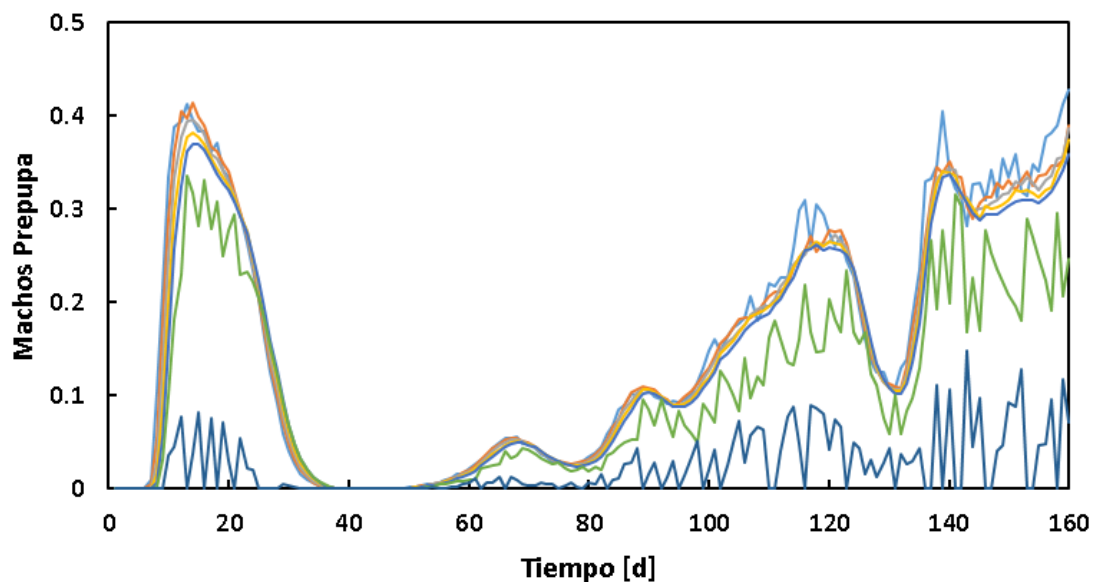


Figura 86. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

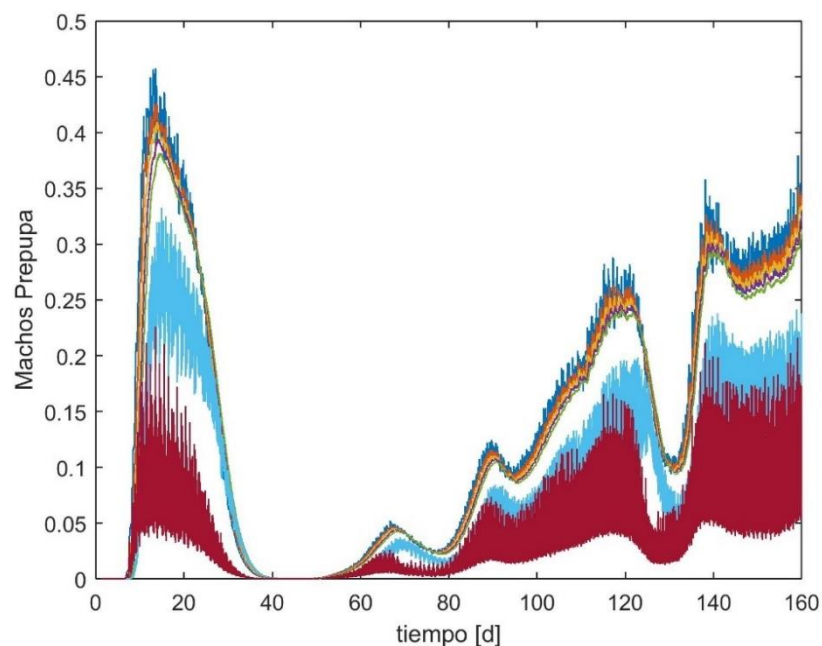


Figura 87. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

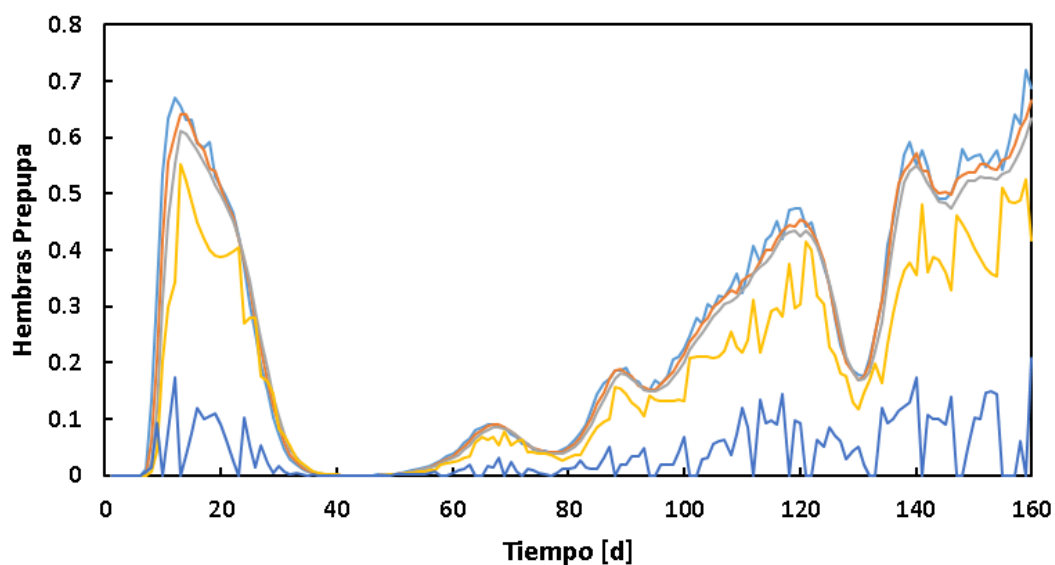


Figura 88. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

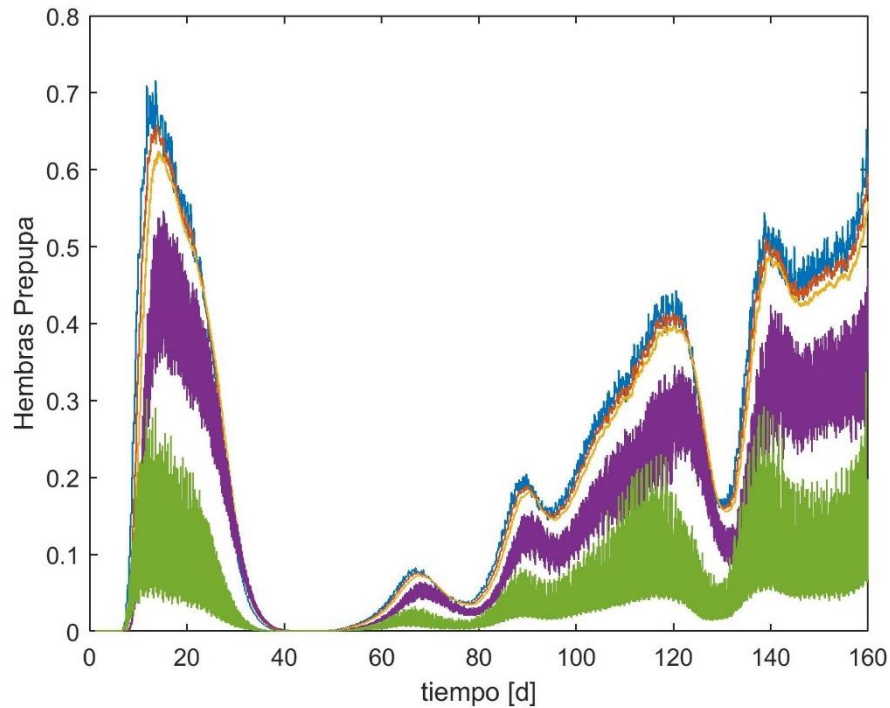


Figura 89. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

El comportamiento transitorio de las nueve clases (boxcars) para machos y diez clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas mediante la implementación en FST (Figuras 90 y 92), muestra una alta concentración de pupas de los 10 a los 40 días, un decremento del día 40 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 135. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 91 y 93), se muestra una respuesta similar a la obtenida por el modelo en FST.

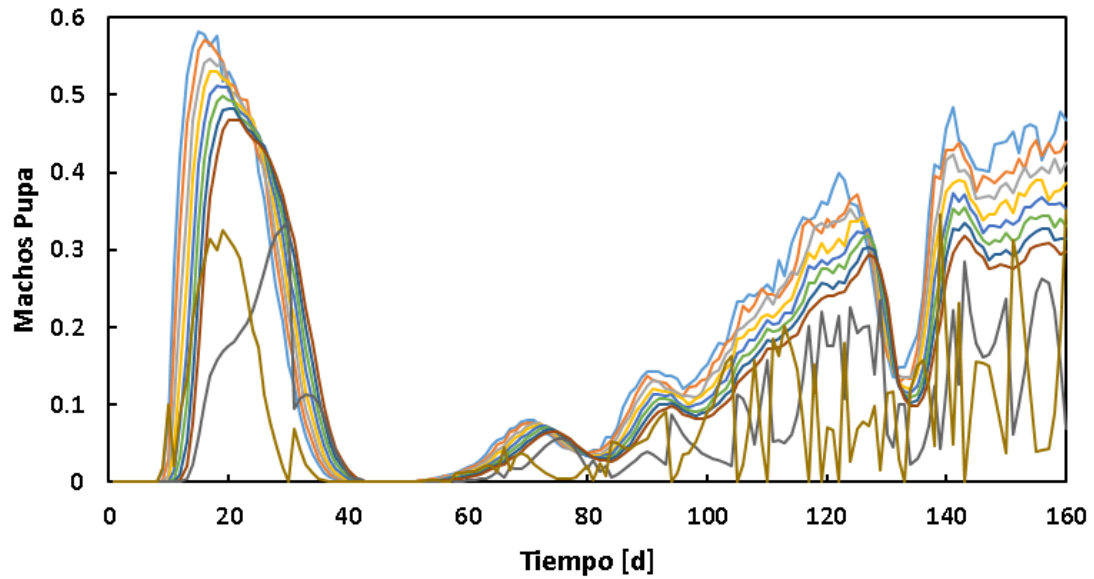


Figura 90. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

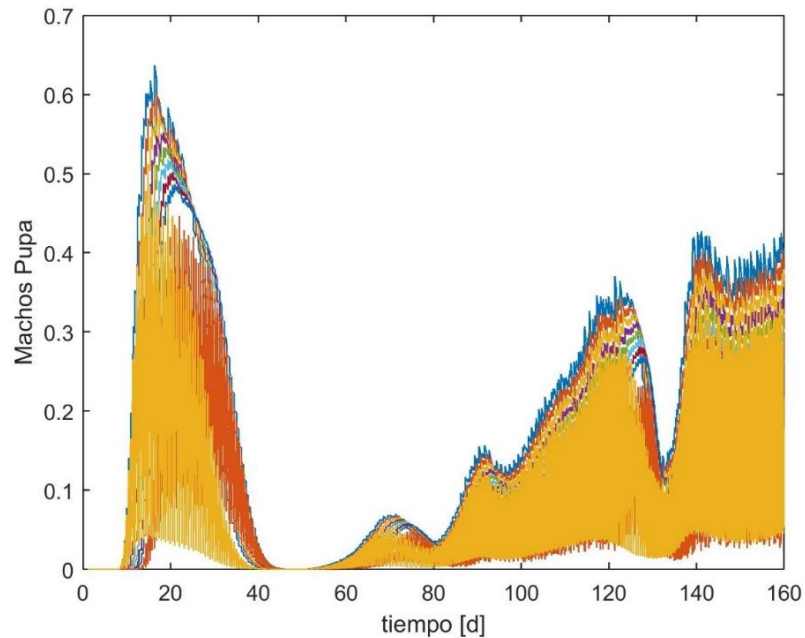


Figura 91. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

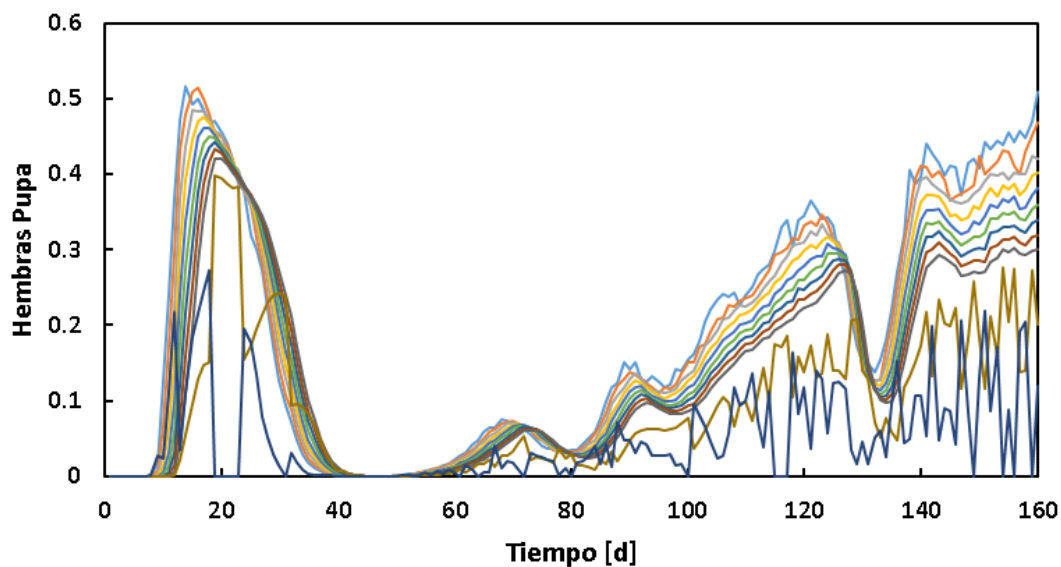


Figura 92. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

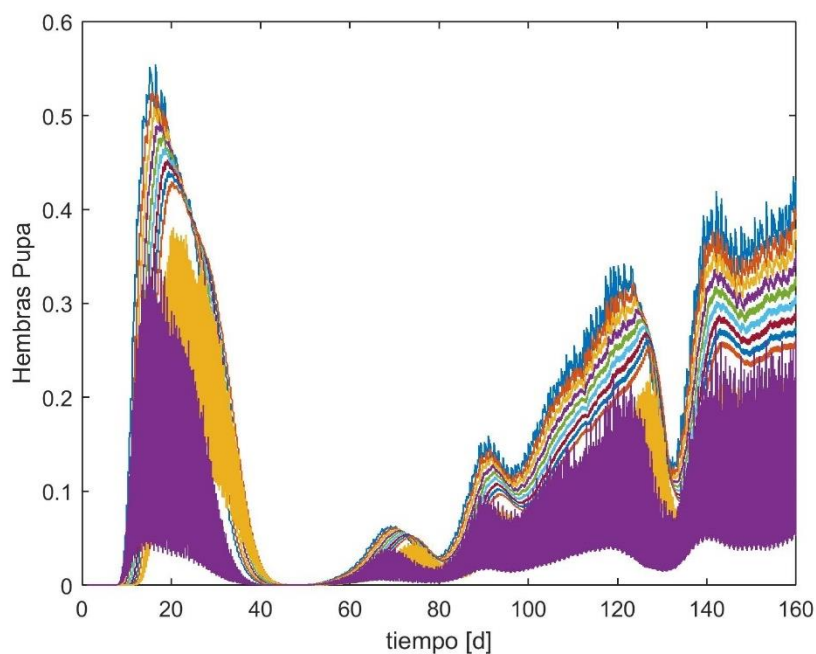


Figura 93. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

El comportamiento transitorio de las tres clases (boxcars) para machos y una clase (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas mediante la implementación en FST (Figuras 94 y 96), muestra una alta concentración de adultos no apareados durante el período de los 20 a 60 días, un decremento del día 60 al día 80 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 140. Respecto a la respuesta obtenida a través de la implementación en Matlab (Figuras 95 y 97), de nuevo no se observan mayores diferencias respecto a la respuesta obtenida en FST.

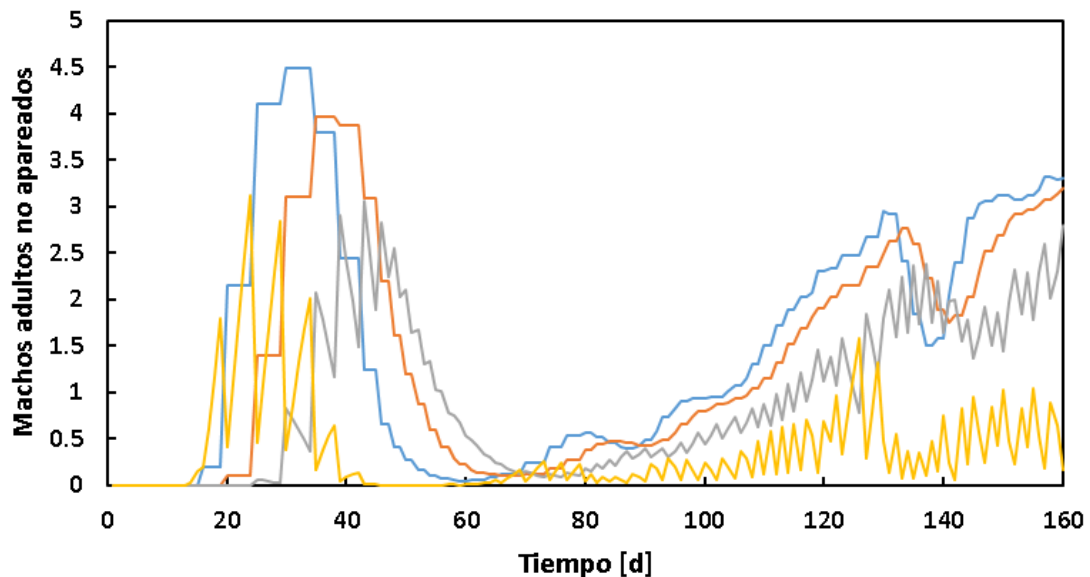


Figura 94. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

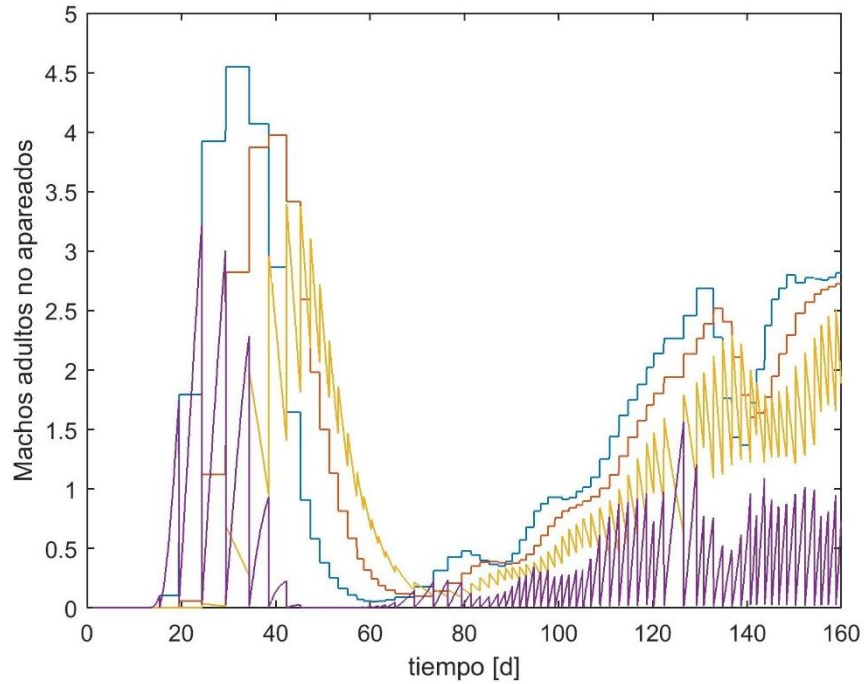


Figura 95. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

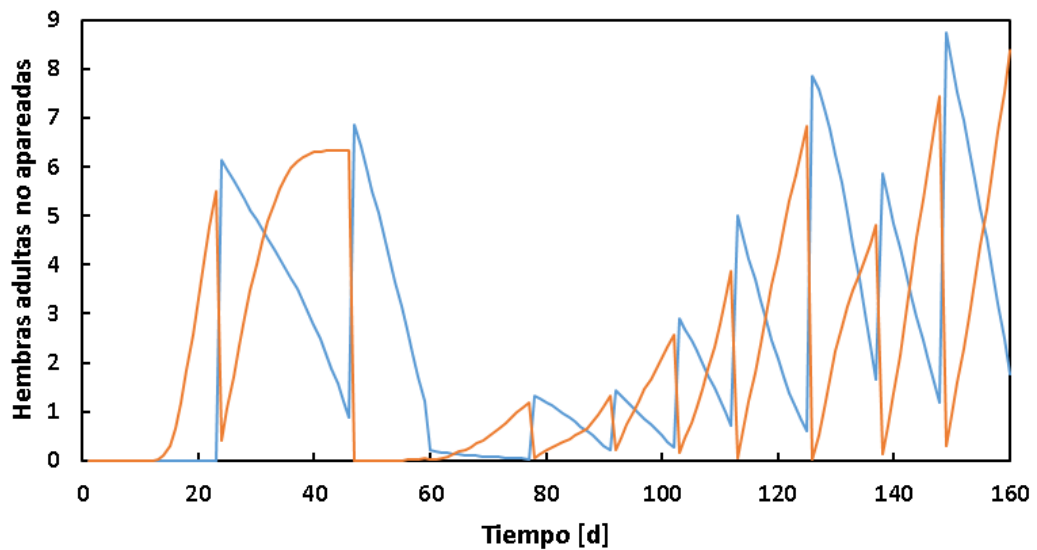


Figura 96. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

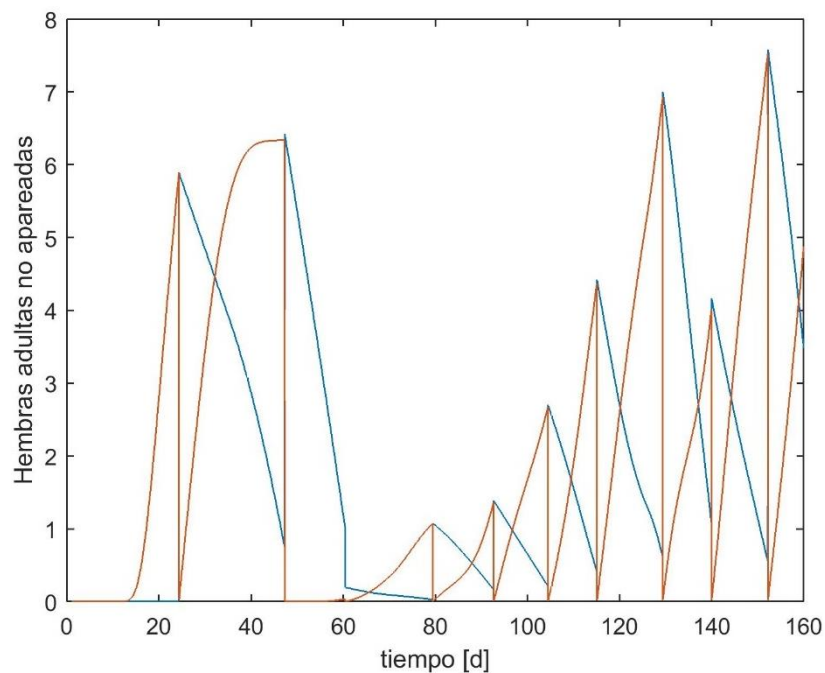


Figura 97. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

El comportamiento transitorio de una clase (boxcars) para machos y tres clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas mediante la implementación en FST (Figuras 98 y 100), muestra una alta concentración de adultos apareados durante el período de los 30 a 80 días, un decremento del día 80 al día 100 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 150. Respecto a la respuesta obtenida a través de la implementación en Matlab (Figuras 99 y 101), una vez más no se observan diferencias importantes respecto a la respuesta obtenida en FST.

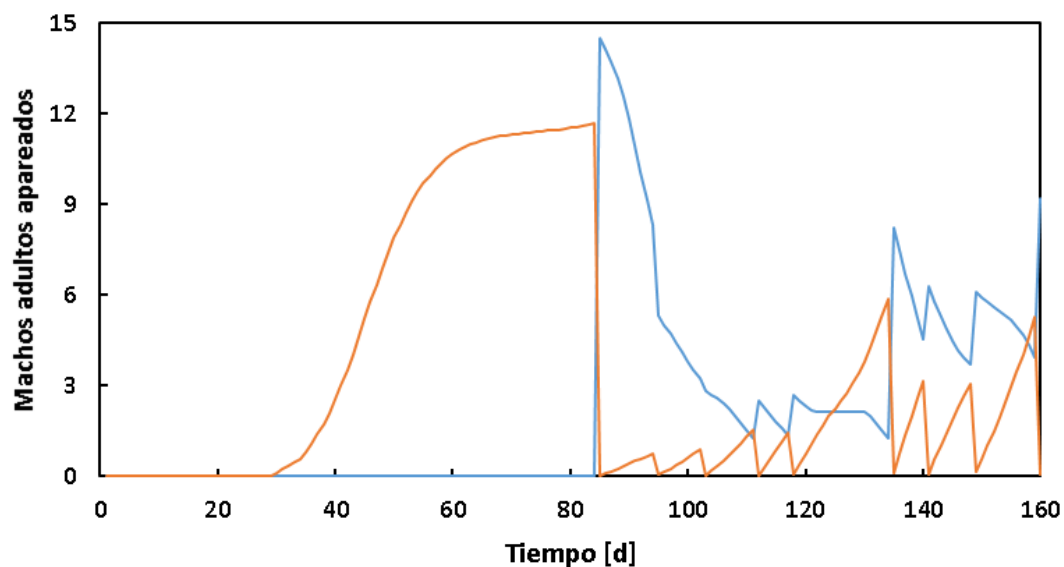


Figura 98. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

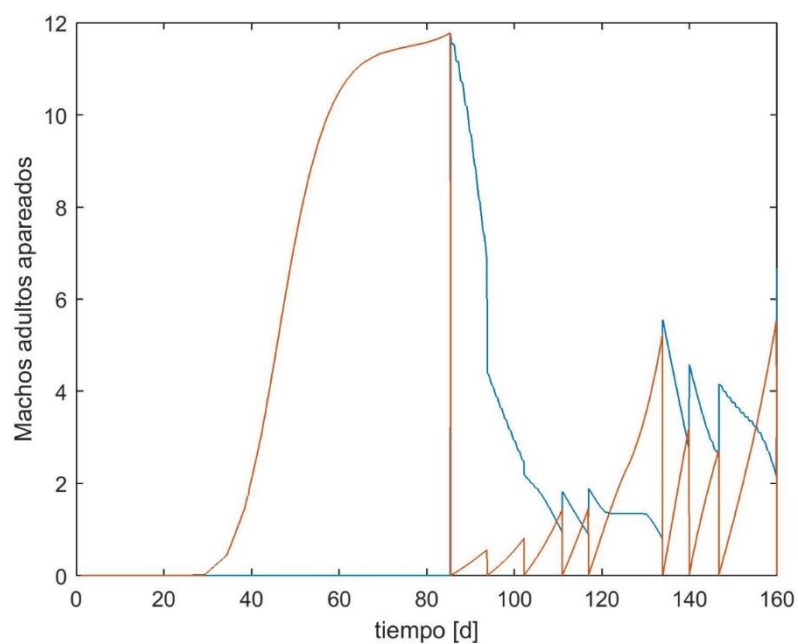


Figura 99. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

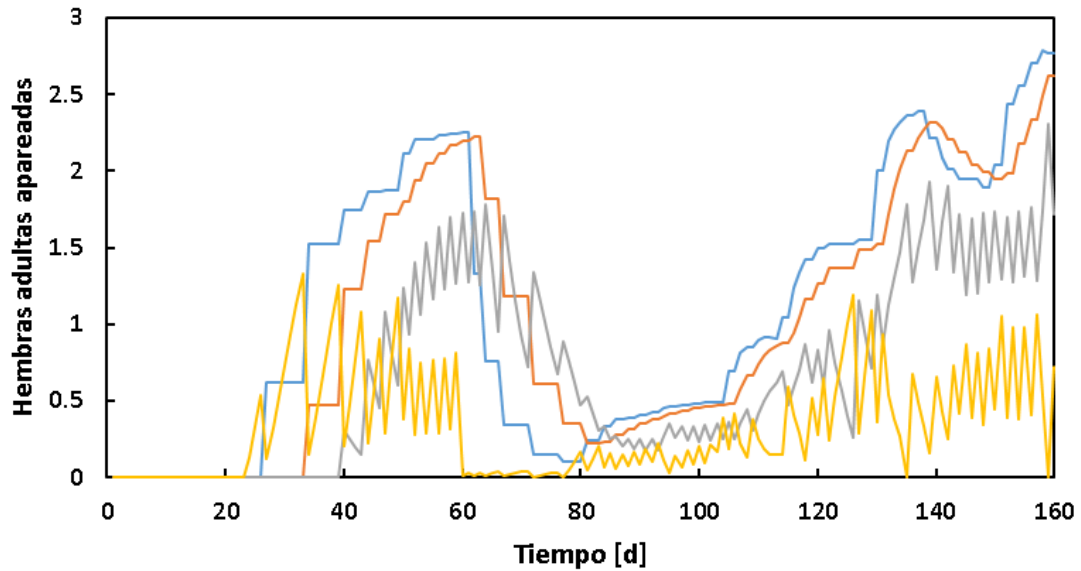


Figura 100. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

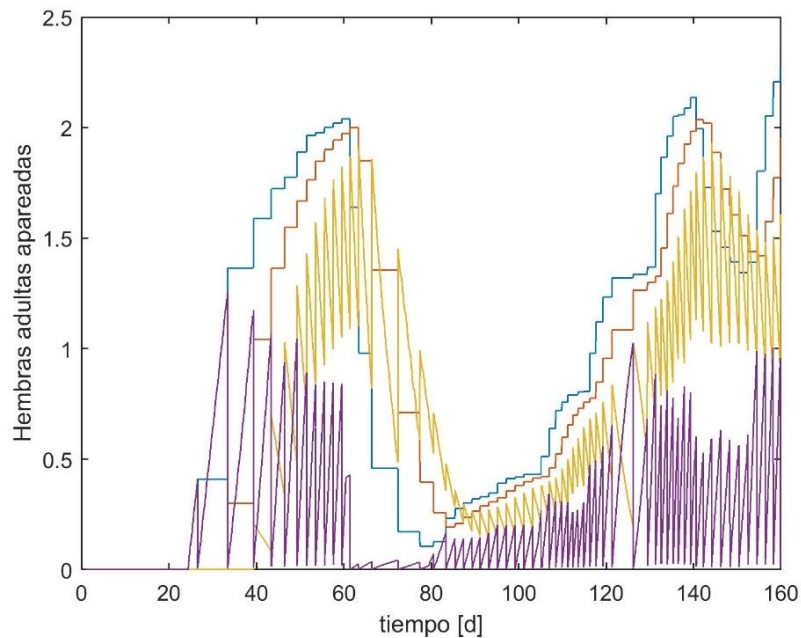


Figura 101. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición y mortalidad variable, y proporción de sexos constante (0.5).

Finalmente, en esta etapa de los resultados, se muestran las simulaciones empleando el método Boxcar Train considerando las tasas de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables con el objetivo de predecir el comportamiento de todas las clases de edad (Boxcars) para todos los estados de desarrollo. Se compararon los comportamientos de la respuesta de ambas implementaciones computacionales (FST y Matlab) (Figuras 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126 y 127).

Se muestra la comparación de 14 clases (incluyendo la clase cero) correspondiente a la etapa de desarrollo de huevecillos (Figuras 102 y 103). Para el caso de la respuesta obtenida de la programación en FST (Figura 102) se observó un rápido decremento en la concentración de huevos de trips del valor inicial (80 huevos) para cada clase, durante los primeros 20 días del período de simulación. Luego se presenta un decremento del día 20 a 40 y posteriormente, se observa un incremento constante de los días 40 a 160 con una leve depresión alrededor de los 85 y 135 días. Para el caso de la respuesta obtenida mediante la programación en Matlab (Figura 103) se muestra un comportamiento similar al mostrado por el modelo en FST. De nuevo, cabe mencionar que, en el código de Matlab, los valores predichos se interceptan para cada hora y en el caso de FST esos valores se trazan únicamente por cada día.

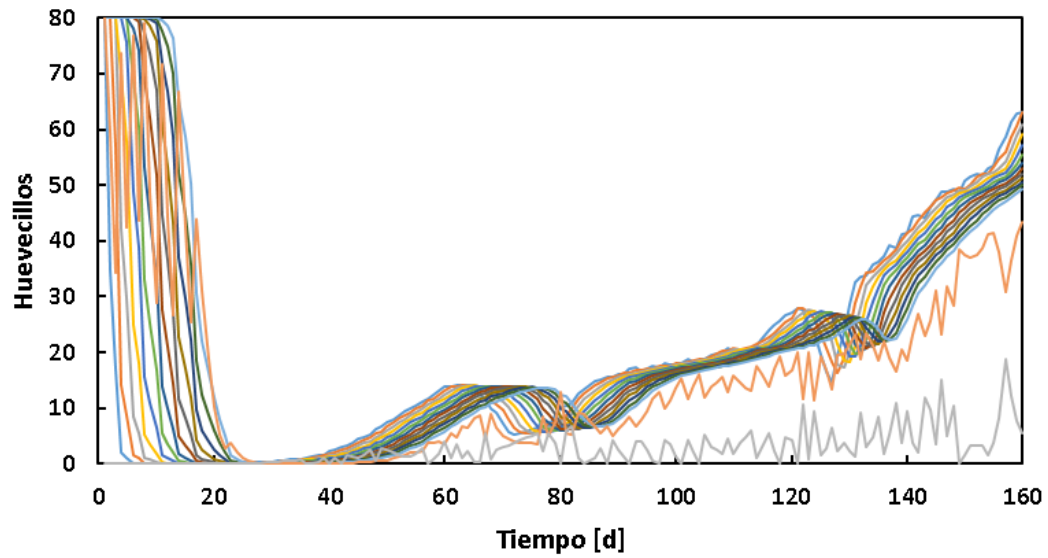


Figura 102. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

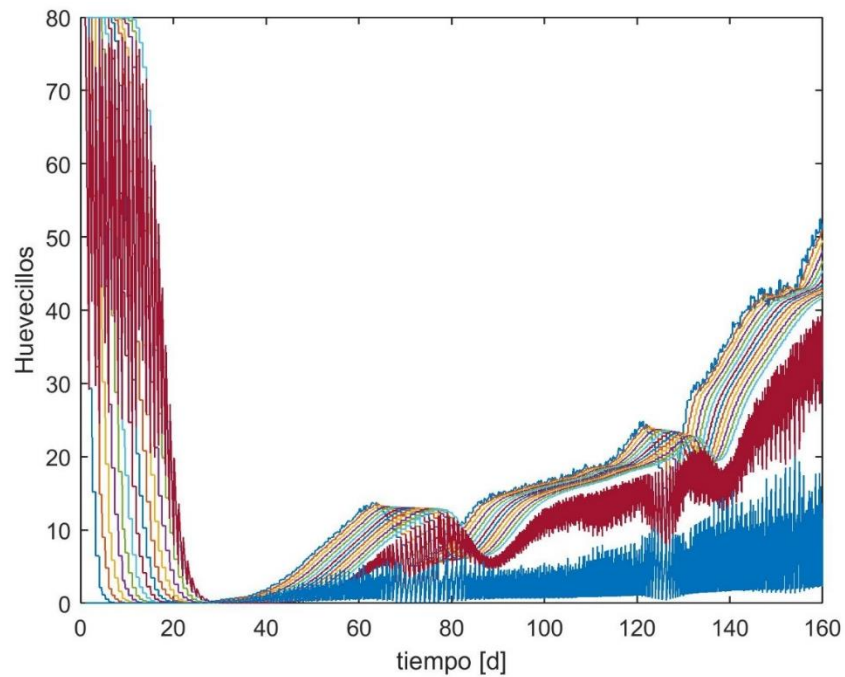


Figura 103. Boxcars trains del estado de desarrollo de huevecillos de la población de trips (14+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

La respuesta transitoria de las cuatro clases (boxcars) para machos y siete clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas de la implementación en FST (Figuras 104 y 106), muestra una densa concentración del primer instar larvario durante los primeros 20 días, un decremento del día 20 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 105 y 107), se observa una respuesta similar a la obtenida en FST.

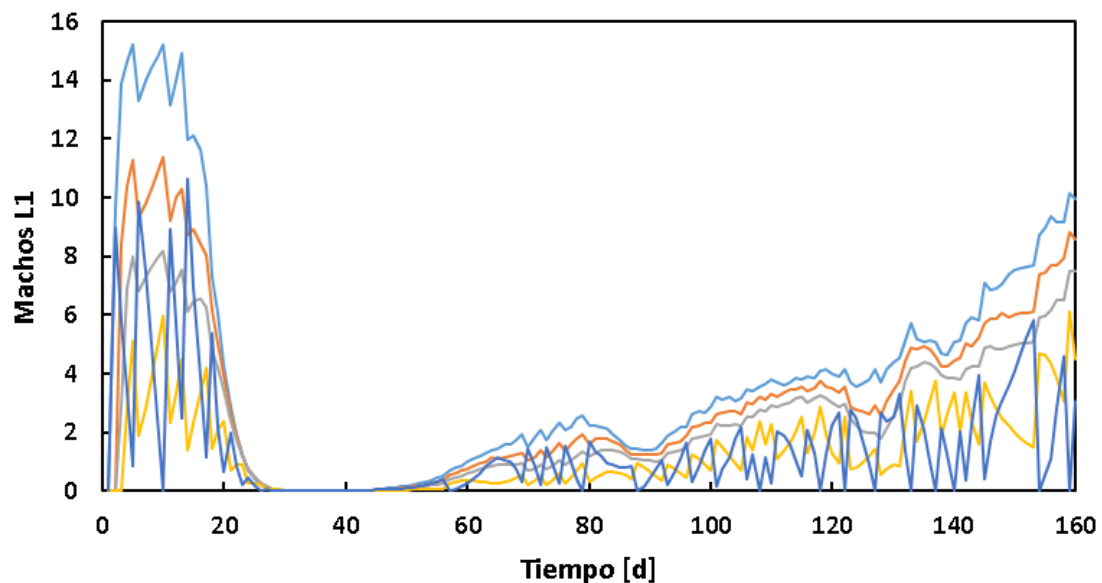


Figura 104. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

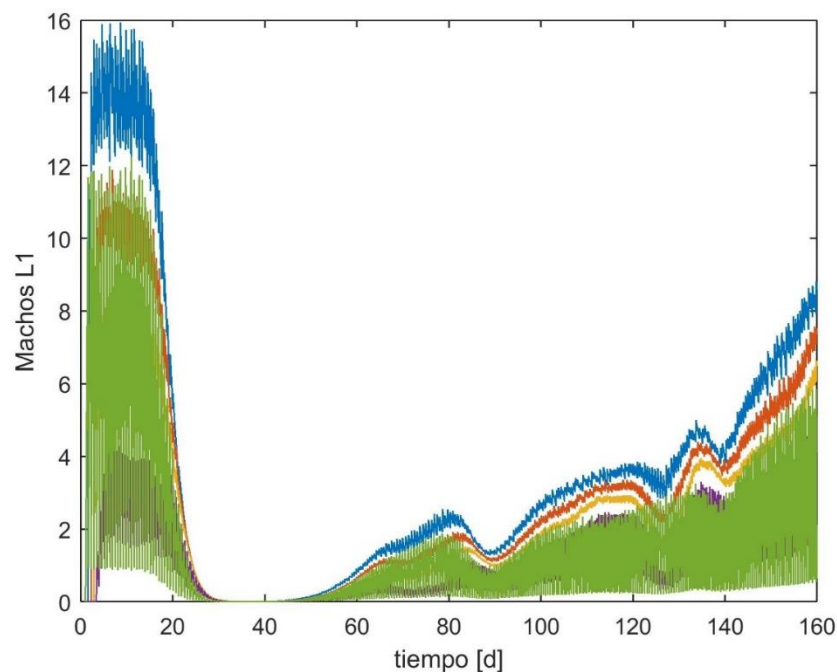


Figura 105. Boxcars trains de machos en primer instar larvario de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

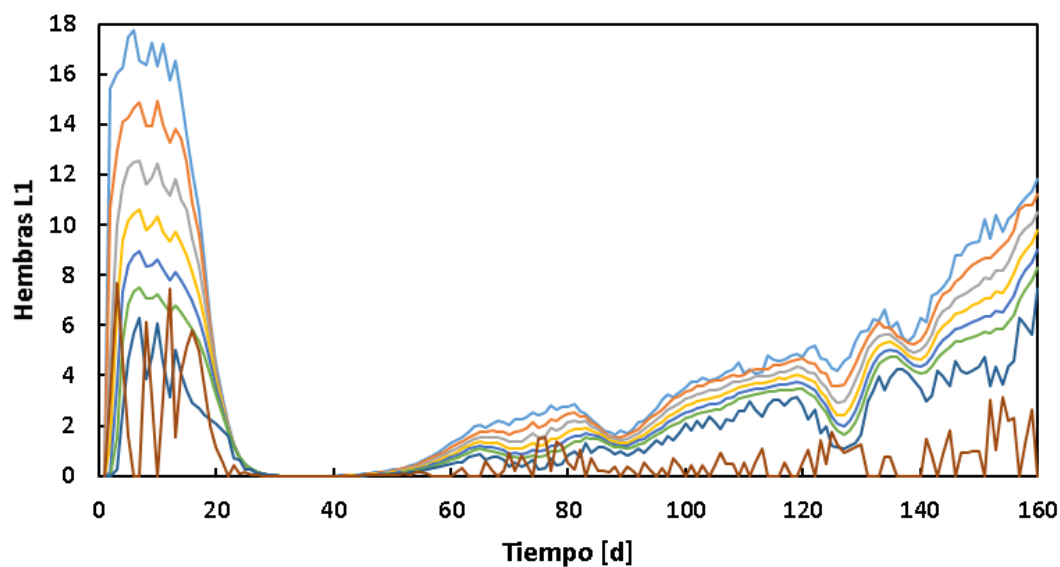


Figura 106. Boxcars trains de hembras en primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

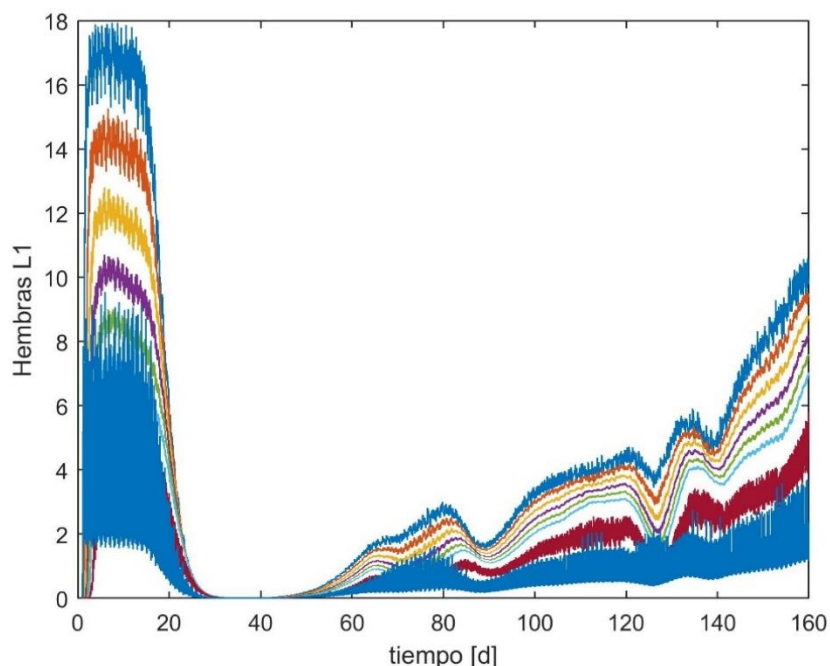


Figura 107. Boxcars trains de hembras en primer instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

El comportamiento transitorio de las seis clases (boxcars) para machos y siete clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas a través de la implementación en FST (Figuras 108 y 110), muestra una alta concentración del segundo instar larvario durante los primeros 30 días, un decremento del día 30 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una pequeña depresión poblacional alrededor del día 130. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 109 y 111), se observa de igual manera una respuesta muy parecida a la obtenida mediante la implementación en FST.

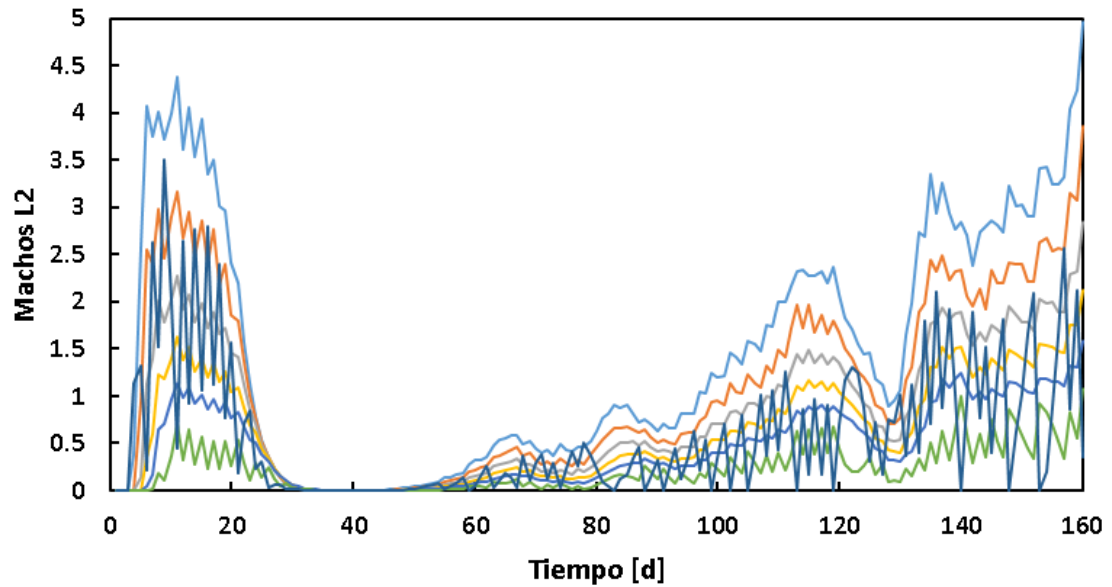


Figura 108. Boxcars trains de machos en segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

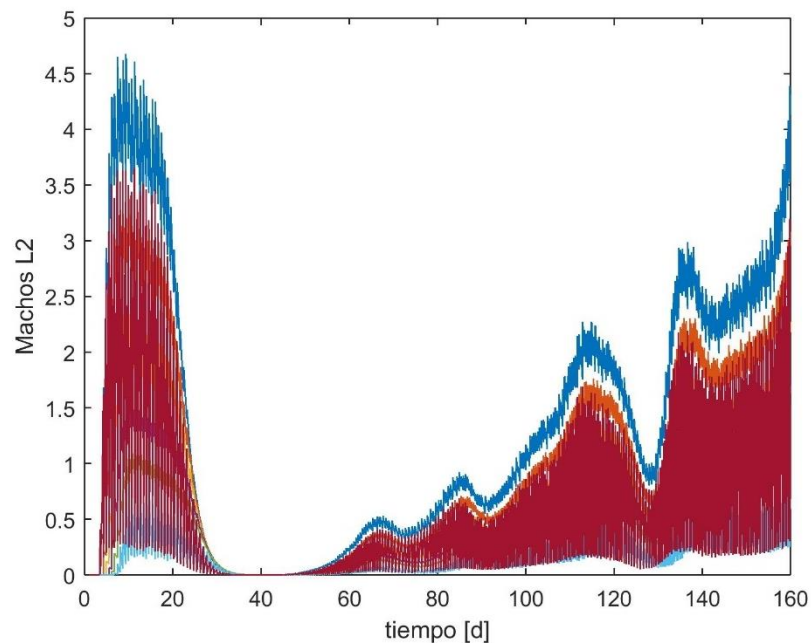


Figura 109. Boxcars trains de machos en segundo instar larvario de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

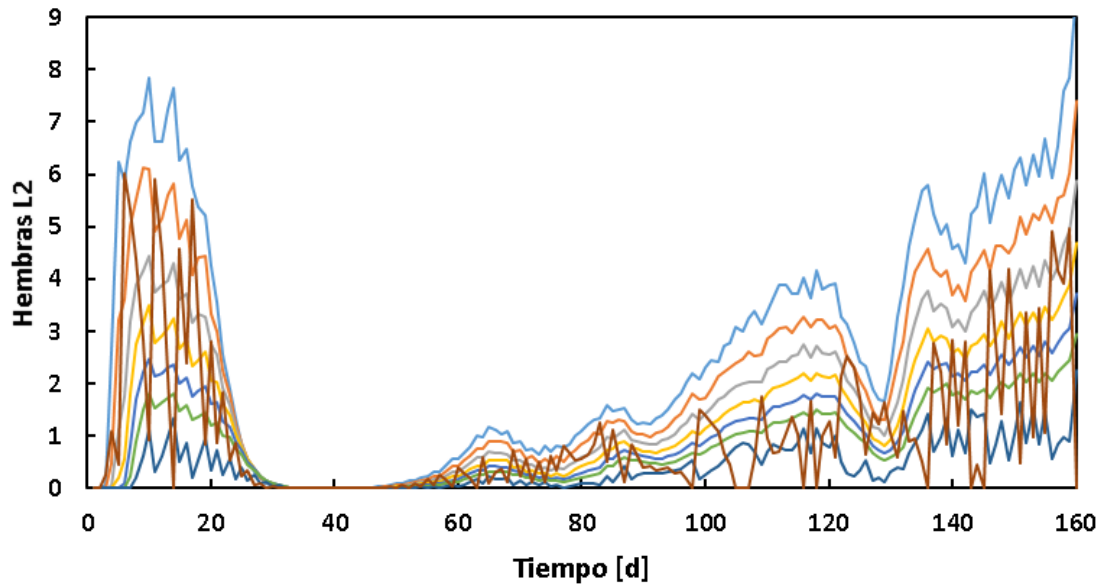


Figura 110. Boxcars trains de hembras en segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

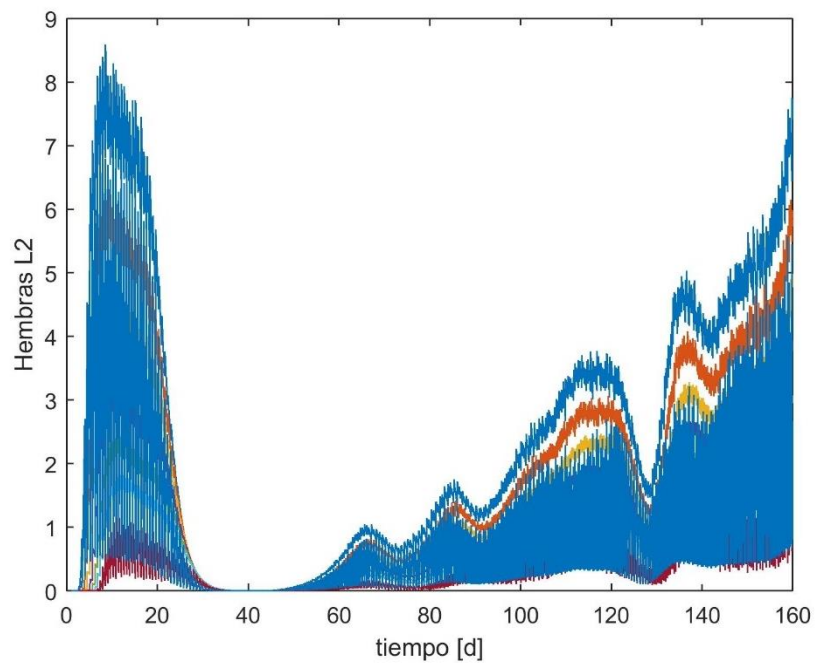


Figura 111. Boxcars trains de hembras en segundo instar larvario de la población de trips (7+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

El comportamiento transitorio de las seis clases (boxcars) para machos y cuatro clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas a través de la implementación en FST (Figuras 112 y 114), muestra una alta concentración de prepupas de los 10 a los 40 días, un decremento del día 40 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 130. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 113 y 115), se observa de la misma forma un comportamiento similar al obtenido en FST.

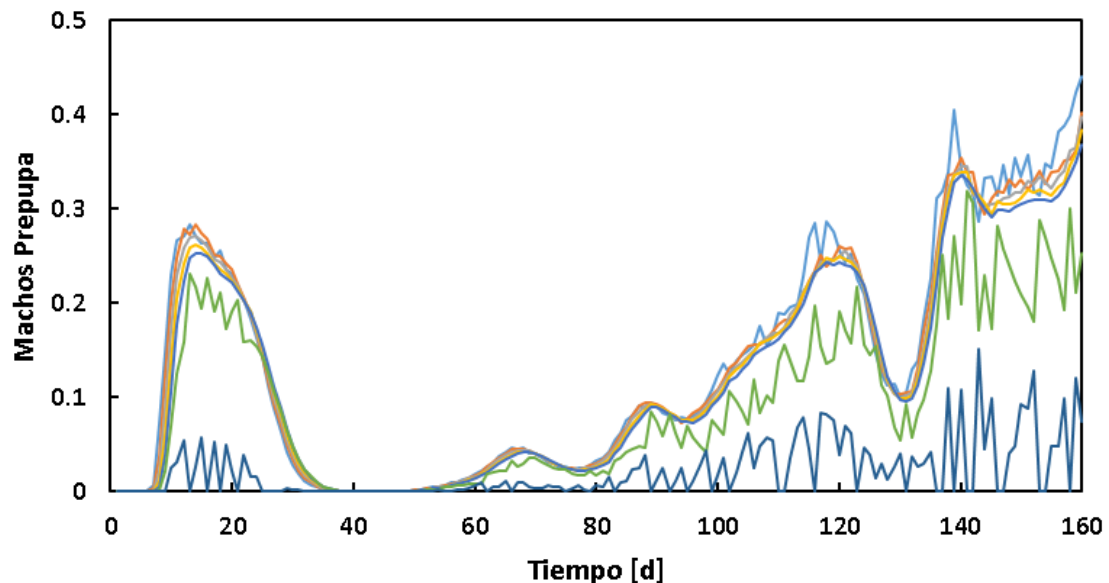


Figura 112. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

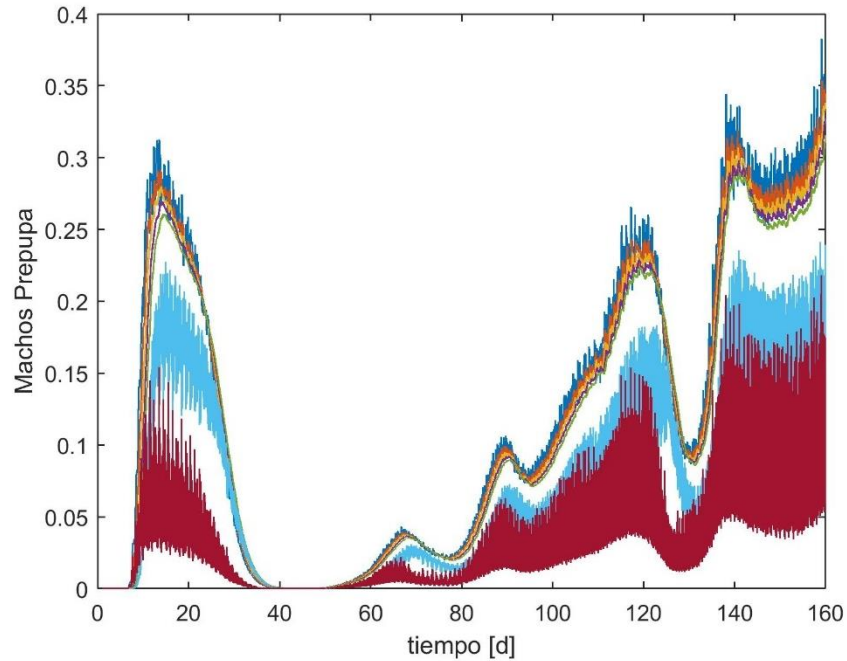


Figura 113. Boxcars trains de machos en estado de prepupa de la población de trips (6+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

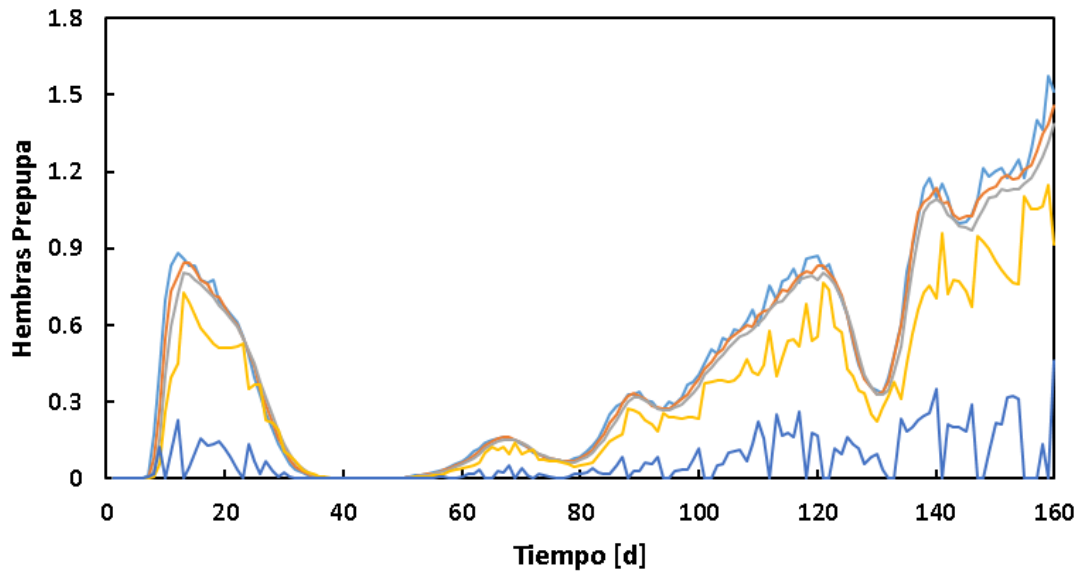


Figura 114. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

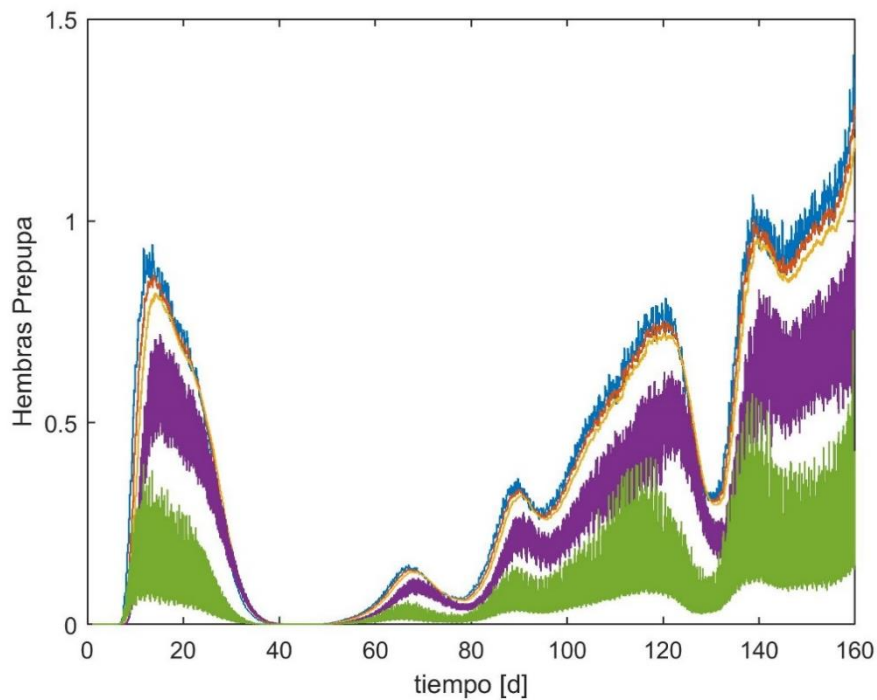


Figura 115. Boxcars trains de hembras en estado de prepupa de la población de trips (4+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

El comportamiento transitorio de las nueve clases (boxcars) para machos y diez clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas mediante la implementación en FST (Figuras 116 y 118), muestra una alta concentración de pupas de los 10 a los 40 días, un decremento del día 40 al día 60 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 135. Respecto a la respuesta obtenida mediante la implementación en Matlab (Figuras 117 y 119), no se observa una diferencia importante respecto a la respuesta obtenida por el modelo en FST.

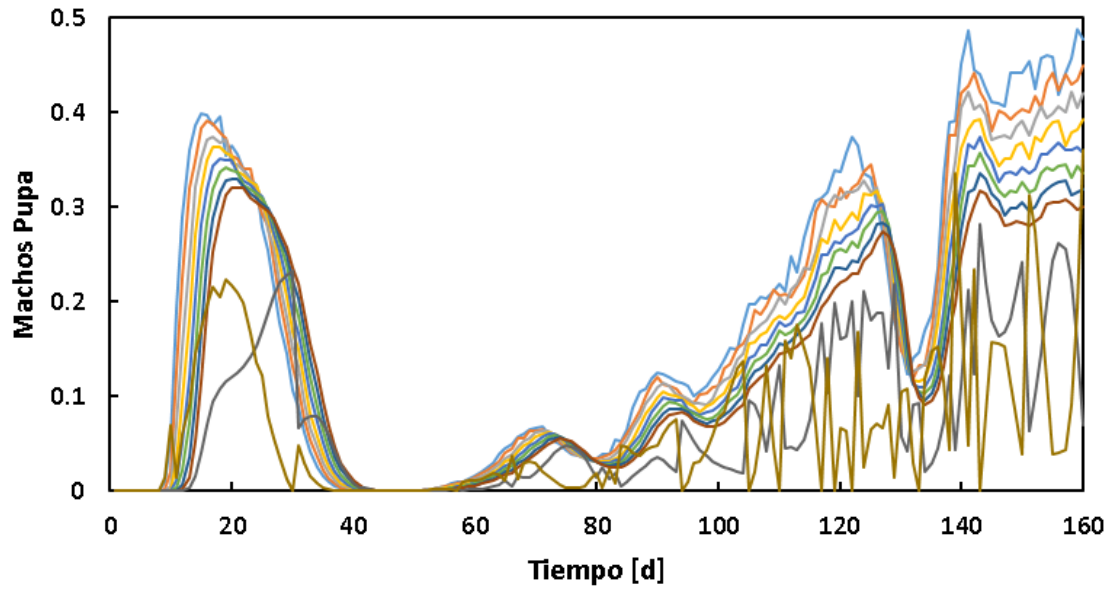


Figura 116. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

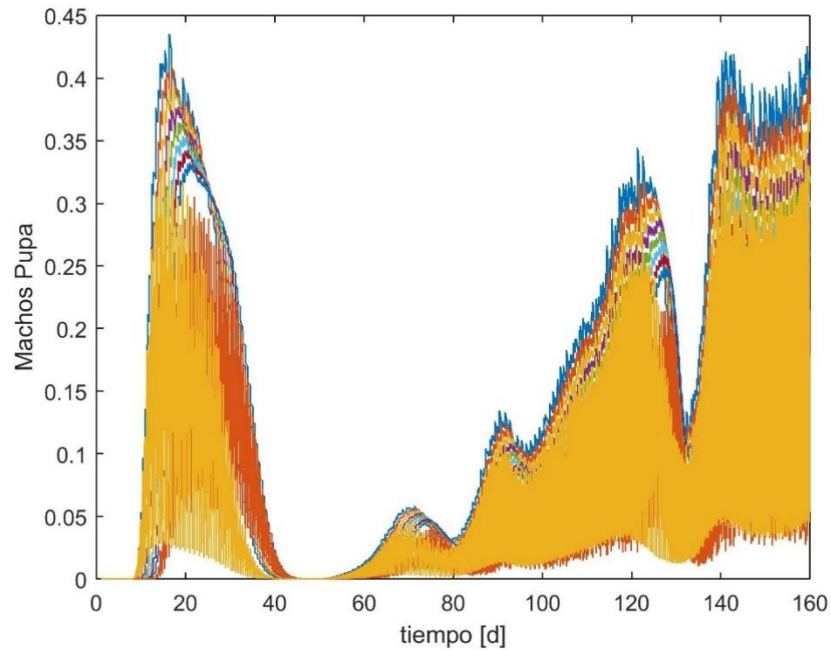


Figura 117. Boxcars trains de machos en estado de pupa de la población de trips (9+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

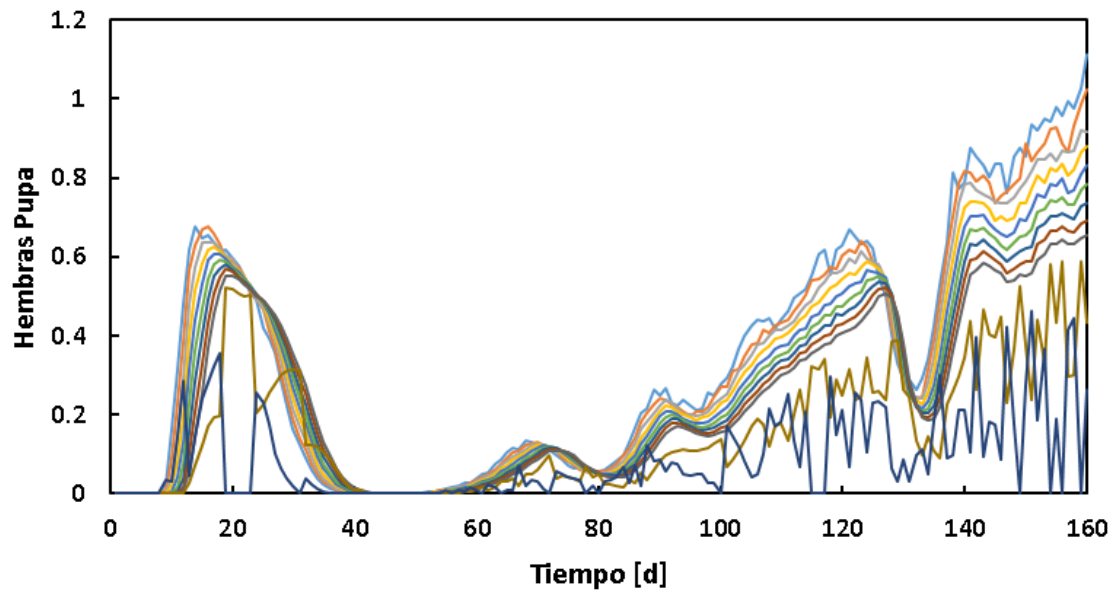


Figura 118. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

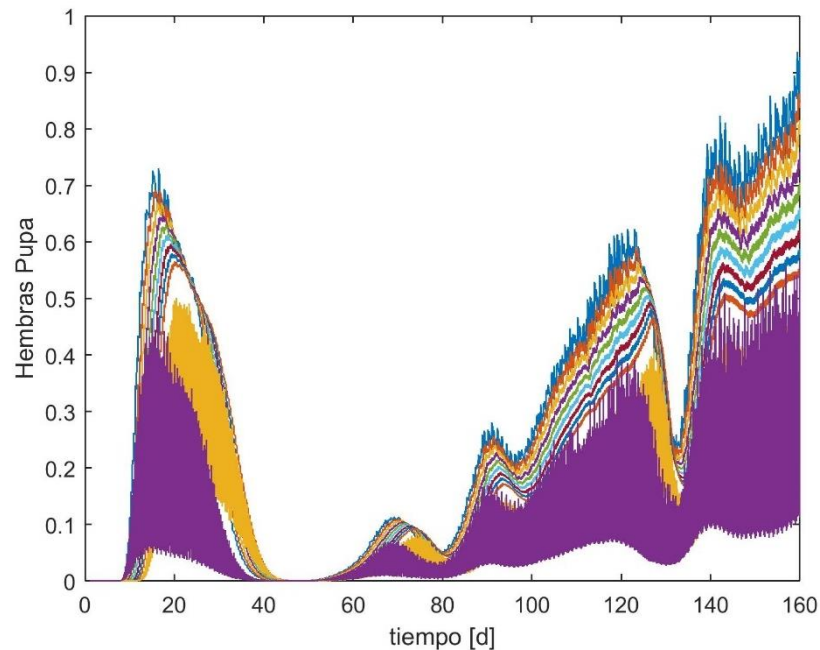


Figura 119. Boxcars trains de hembras en estado de pupa de la población de trips (10+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

El comportamiento transitorio de las tres clases (boxcars) para machos y una clase (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas mediante la implementación en FST (Figuras 120 y 122), muestra una alta concentración de adultos no apareados durante el período de los 20 a 60 días, un decremento del día 60 al día 80 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 140. Respecto a la respuesta obtenida a través de la implementación en Matlab (Figuras 121 y 123), se observa una respuesta similar a la obtenida por la implementación computacional en FST.

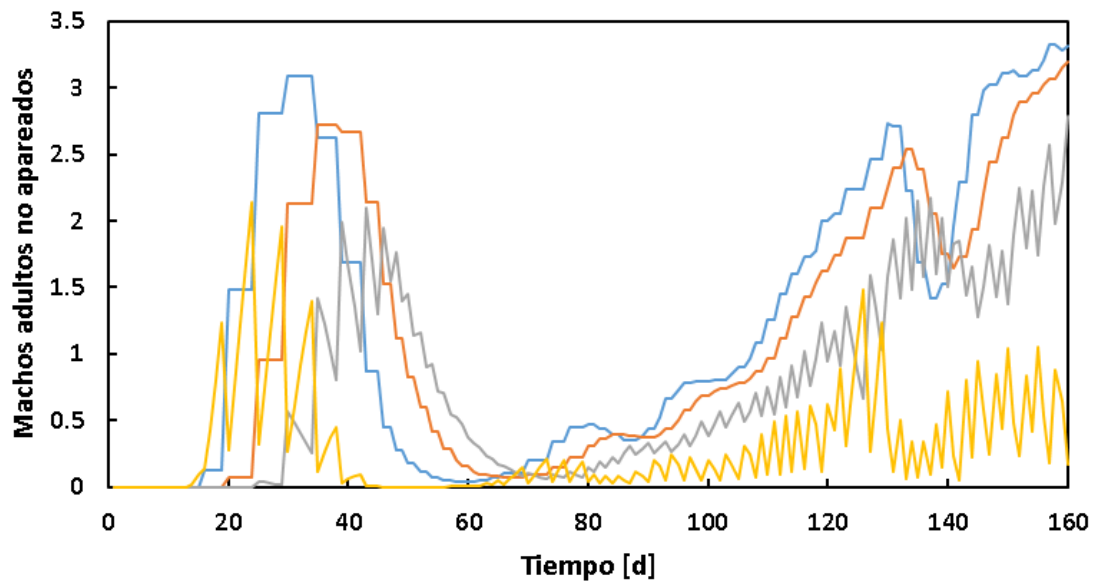


Figura 120. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

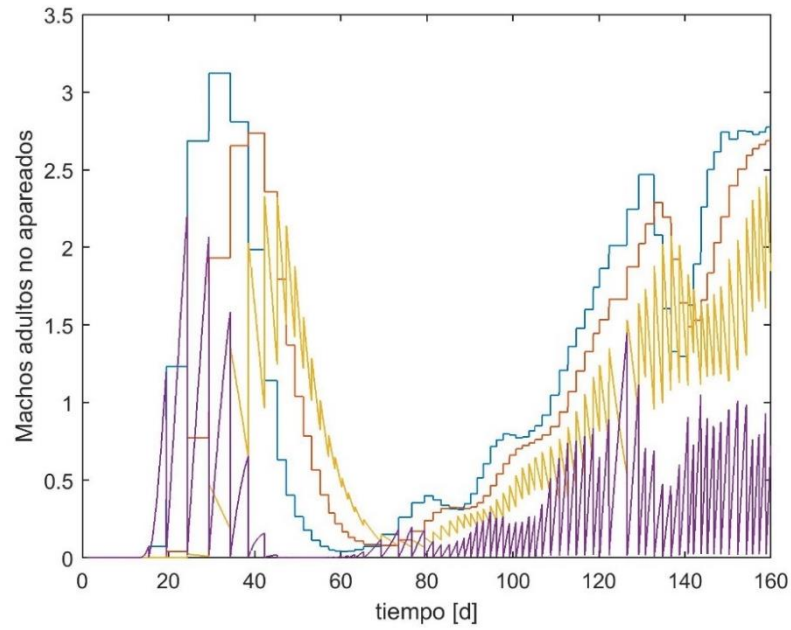


Figura 121. Boxcars trains de machos en estado adulto no apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

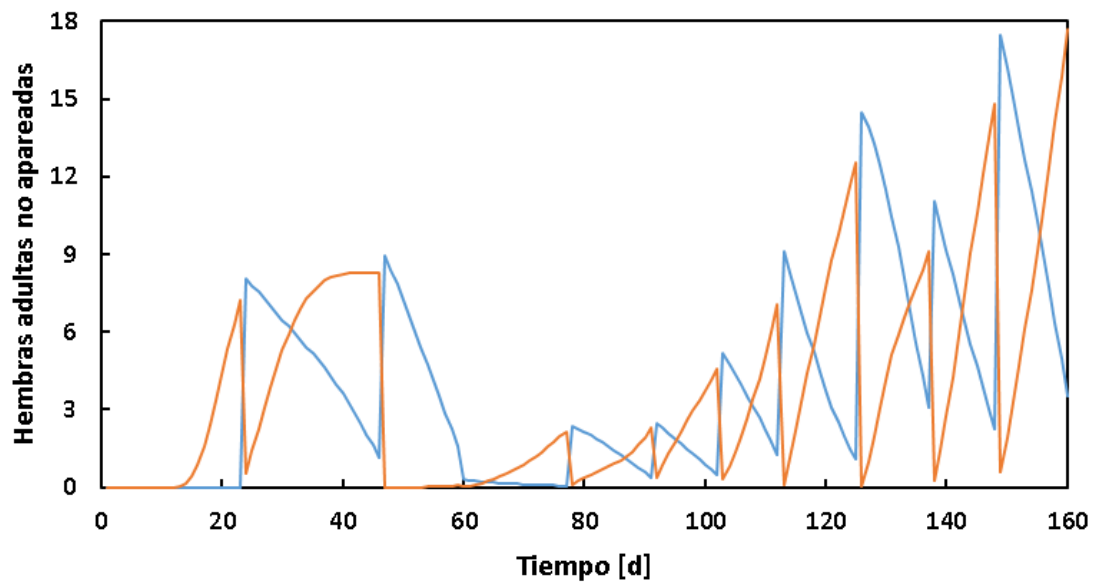


Figura 122. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

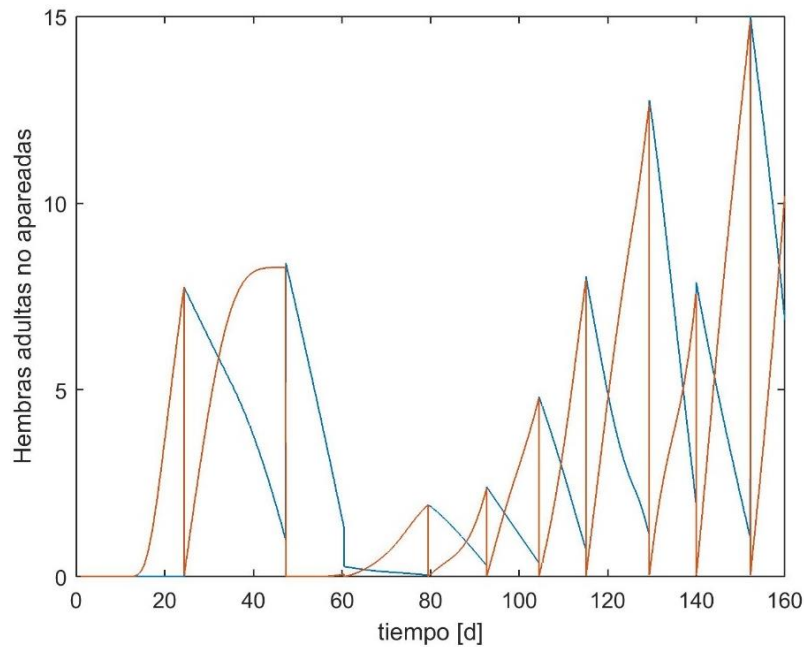


Figura 123. Boxcars trains de hembras en estado adulto no apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

El comportamiento transitorio de una clase (boxcars) para machos y tres clases (boxcars) para hembras de la población de trips obtenidas mediante la implementación en FST (Figuras 124 y 126), muestra una alta concentración de adultos apareados durante el período de los 30 a 80 días, un decremento del día 80 al día 100 y luego un incremento estable hasta el final del período de simulación, con una leve depresión poblacional alrededor del día 150. Respecto a la respuesta obtenida a través de la implementación en Matlab (Figuras 125 y 127), se observa la misma respuesta con relación a la obtenida por la implementación computacional en FST.

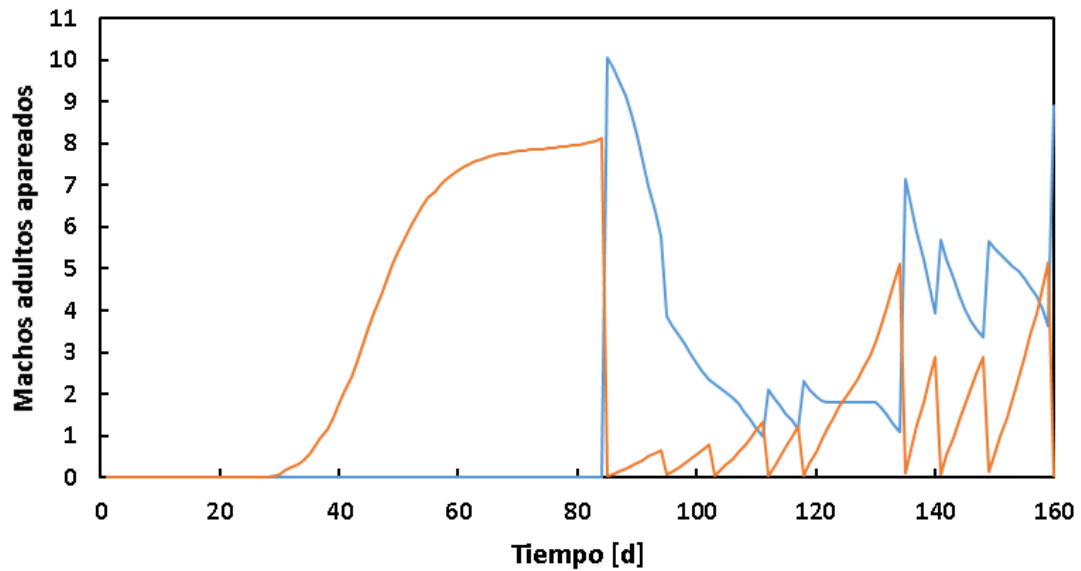


Figura 124. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

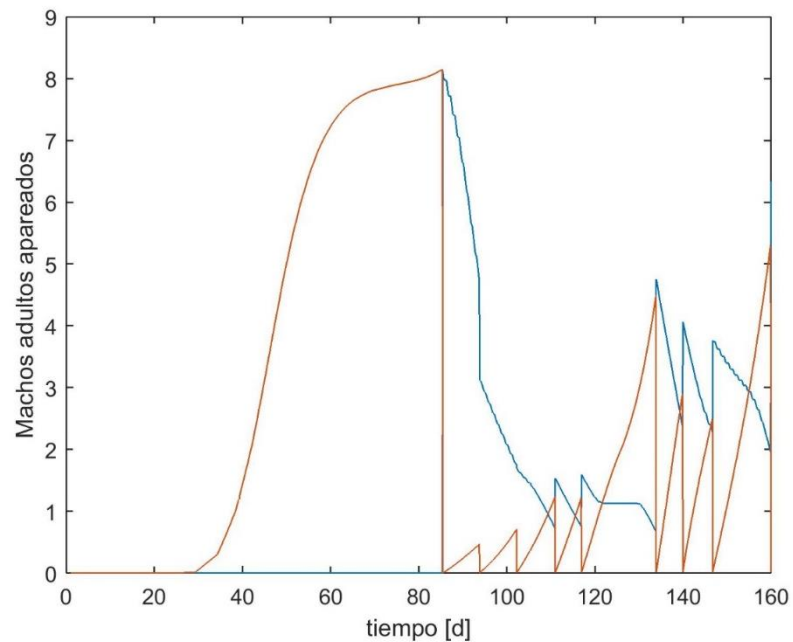


Figura 125. Boxcars trains de machos en estado adulto apareado de la población de trips (1+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

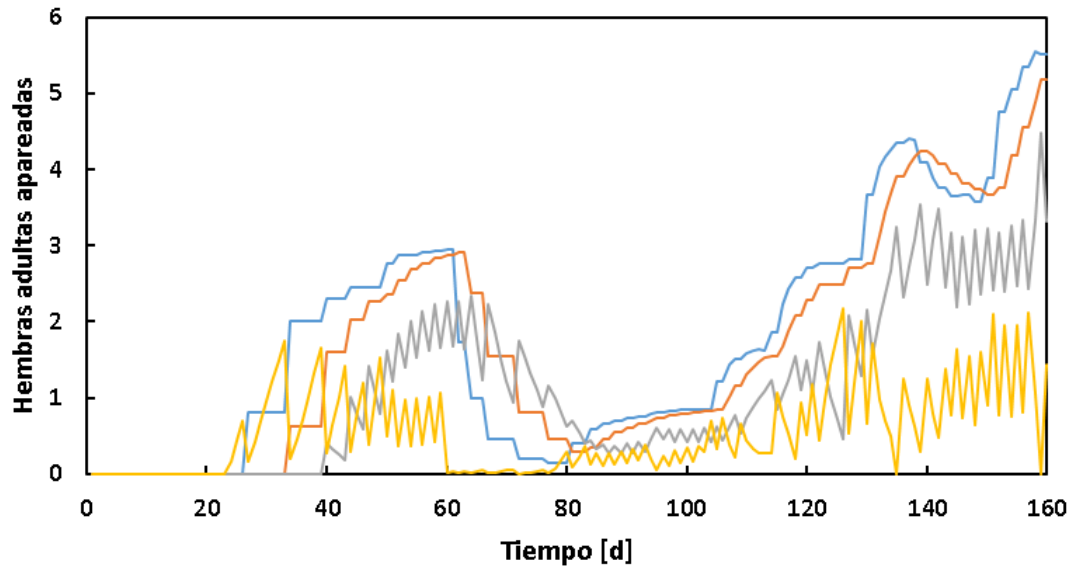


Figura 126. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en FST. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

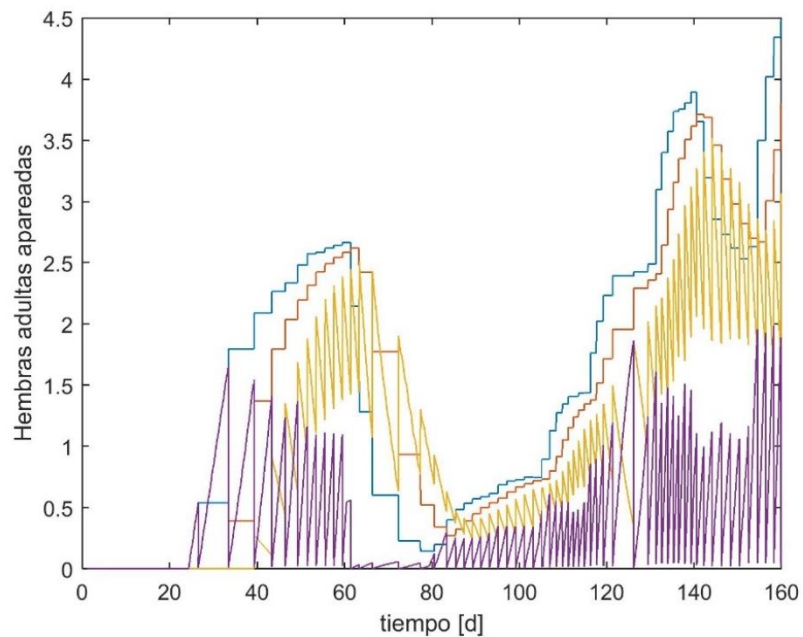


Figura 127. Boxcars trains de hembras en estado adulto apareado de la población de trips (3+1 clases) calculado por el modelo computacional programado en Matlab. Con tasa de oviposición, mortalidad y proporción de sexos variables.

3.4 DISCUSIÓN DE RESULTADOS

El modelo compartimental de trips propuesto en este trabajo, ha sido diseñado de acuerdo con el enfoque ampliamente aplicado por diversos investigadores para el caso de otras poblaciones insectiles (Anguelov, Dufourd & Dumont, 2017; Maino & Kearny, 2015). Este modelo puede ampliarse aún más para incluir interacciones entre las poblaciones de trips o de otro insecto y sus depredadores (Jacobson, 1997; Kuang, 2017) a fin de desarrollar estrategias integrales de combate de plagas. También, este modelo puede mejorarse incorporando los conocimientos disponibles sobre la dinámica de las poblaciones de trips, así como del comportamiento fenológicos del cultivo de aguacate.

Aun cuando Wang and Ships (2001) modelaron la dinámica de poblaciones de trips con el método del tren de vagones fraccionados (del inglés, Fractional Boxcar Train), es decir, también emplearon una ecuación diferencial parcial, su modelo era más simple que el desarrollado en este trabajo. De hecho, estos autores desarrollaron su modelo basándose en las tablas de vida de los trips generadas por Robb (1989), que no eran tan detalladas como las tablas de vida de los trips utilizadas en este estudio (Hoddle, 2002). Además, en esta investigación se ha propuesto un procedimiento más preciso para el desarrollo de un modelo tanto compartimental (basado en solamente un conjunto de ecuaciones diferenciales ordinarias) como uno distribuido (basado en una ecuación diferencial parcial). El modelo distribuido desarrollado en este estudio puede ampliarse aún más para considerar la distribución espacial y la dinámica de las poblaciones de trips (Dufourd, 2016).

De acuerdo con el procedimiento de modelado de sistemas, el análisis de incertidumbre, la estimación de parámetros (calibración del modelo) y la evaluación del modelo (Goudriaan, 1986; Goudriaan and van Roermund, 1993; Voinov, 2008) son las tareas que faltan en la presente investigación. También, se realizó un análisis de sensibilidad para el modelo simple o compartimental, basado en simulaciones por computadora con el fin de estudiar el efecto del parámetro de proporción de machos y hembras sobre el comportamiento de las

poblaciones de trips en cada una de las etapas de desarrollo, mostrando una variación considerable a lo largo del período de simulación. Partiendo de los resultados de este trabajo, en el futuro es posible explorar métodos de análisis de sensibilidad global basados en funciones de densidad de probabilidad de factores de entrada y simulación de Monte Carlo. Algo similar se puede emplear en el caso del análisis de incertidumbre.

En contraste con un análisis de sensibilidad, calibración del modelo y la evaluación del modelo, implican el uso de conjuntos de datos de poblaciones de trips que aún deben recolectarse de mediciones y experimentos en campo. Se requieren mediciones diarias y semanales de las poblaciones de trips para efectuar la evaluación del modelo. Este trabajo puede ser realizado por investigadores que deseen aplicar cualquiera de los enfoques de modelado aquí descritos, para diseñar estrategias de interés en el combate de poblaciones de trips en el cultivo de aguacate. Por lo tanto, una comparación justa de la calidad en las predicciones de ambos modelos (compartimental y distribuido) será posible solo después de su calibración y evaluación.

Ambos enfoques de modelación pueden aplicarse no solo a otras plagas de los árboles de aguacate, sino también a otras plagas en otros cultivos anuales o perennes si las tablas de vida de las plagas, como las reportadas por Hoddle (2002), Robb (1989) o Gaum et al. (1994) en el caso de poblaciones de trips, están disponibles. Actualmente, hay estudios que han informado sobre la fluctuación de las poblaciones de trips (Anguelov, Dufourd and Dumont, 2017; Rasche & Taylor, 2019) mediante el muestreo de los picos máximos de infestaciones de plagas.

3.5 CONCLUSIONES

- Se desarrolló un modelo matemático dado por un conjunto de ecuaciones diferenciales ordinarias para predecir el comportamiento dinámico de las

poblaciones de trips teniendo en cuenta las tasas de desarrollo, mortalidad, oviposición y proporción de sexos determinadas experimentalmente.

- Se desarrolló un modelo matemático basado en una ecuación diferencial parcial para predecir tanto el comportamiento dinámico como los estados de desarrollo de las poblaciones de trips, teniendo en cuenta las tasas de desarrollo, dispersión, mortalidad, oviposición y proporción de sexos determinadas experimentalmente.
- Ambos modelos se desarrollaron utilizando datos experimentales provenientes de tablas de vida de poblaciones de trips. El modelo simple o compartimental solo permite pronosticar el comportamiento de las poblaciones de trips en el dominio del tiempo. El análisis de sensibilidad efectuado en este modelo, permite mostrar la importancia del parámetro de proporción de machos y hembras en la dinámica poblacional de los trips a lo largo del período de simulación.
- El modelo complejo basado en una ecuación diferencial parcial no solo predice el comportamiento dinámico de las poblaciones de trips, sino también el comportamiento de la población a lo largo de las etapas de desarrollo de los trips.
- Las predicciones generadas por los ambientes de simulación FORTRAN Simulation Translator (FST) y Matlab-Simulink donde se programaron los modelos simple y complejo son muy similares, lo que indica que los algoritmos que emplean ambos softwares son metodológicamente similares y capaces de crear simulaciones parecidas de modelos con diferentes grados de complejidad.
- Los modelos matemáticos desarrollados pueden ser calibrados y evaluados para controlar oportunamente la plaga de trips, permitiendo la reducción de los daños directos e indirectos que estos causan en las en plantaciones de aguacate.

3.6 LITERATURA CITADA

- Anguelov, R., Dufourd, C. and Dumont, Y. (2017). Mathematical model for pest-insect control using mating disruption and trapping. *Applied Mathematical Modelling* 52 (2017) 437–457. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1016/j.apm.2017.07.060>
- Anshino, R., Nagase, M. & Vaillancourt, M. (2000). Behind and beyond the Matlab ODE suite. *Computers and Mathematics with Applications*, 40, 491-512.
- Carrillo, J. A., Gwiazda, P., Kropielnicka, K. & Marciniak-Czochra, A. K. (2019). The escalator boxcar train method for a system of aged-structured equations, in the space of measures. *SIAM J. Num. Anal.*, 57(4), 1842-1874.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). (2020). Servicio Meteorológico nacional (SMN). Estación la Sandia, Michoacán de Ocampo. Consultada en <https://smn.conagua.gob.mx/es/>
- De Roos, A. M. (1988). Numerical methods for structured population models: the escalator boxcar train. *Numerical Methods for Partial Differential Equations*, 4, 173-195.
- Dissevelt, M., Altena, K. and Ravensberg, W. J. (1995). Comparison of different *Orius* species for control of *Frankliniella occidentalis* in glasshouse vegetable crops in The Netherlands. *Mededelingen-Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen Universiteit Gent (Belgium)*. 60: 839- 845. Consultada en <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=BE9601189>
- Dufourd, C. C. (2016). Spatio-temporal mathematical models of insect trapping: analysis, parameter estimation and applications to control. *Phylogenetics and Taxonomy*. Université de Prétoria. PhD Thesis.
- Ekesi, S., Nderitu, P. Rwomushana, I. (2006). Field infestation, life history and demographic parameters of the fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Bulletin of Entomological Research*. 96 (04) 379–386.
- Ferrari, T. J. (1982). Basic Techniques of Dynamic Simulation. Introduction to dynamic simulation. In Penning de Vries, T. and van Laar, H. H. (1982). *Simulation of plant growth and crop production*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- Forrester, J. W. (1961). *Industrial Dynamics*. MIT press, MIT, and John Wiley & Sons, New York.
- Gaum, W. G., Giliomee, J. H. and Pringle, K. L. (1994). Life history and life tables of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), on English cucumbers. *Bulletin of Entomological Research*. 84 (2), 219–224. Consultada en <https://doi.org/10.1017/S0007485300039729>
- Goudriaan, J. (1986). Boxcar train methods for modelling of ageing, development, delays and dispersion. Department of Theoretical Production Ecology. Agricultural University. 6708 PD Wageningen. The Netherlands. 68: 453-473.
- Goudriaan, J. and van Roermund, H. J. W. (1989). Modelling of ageing, development, delays and dispersion. En Rabbinge, R., Ward, S. A. and van

- Laar, H. H. (1989). Simulation and systems management in crop protection. Centre for Agricultural Publishing and Documentation (Pudoc). Wageningen, the Netherlands. Pp. 424.
- Goudriaan, J. and van Roermund, H. J. W. (1993). Modelling of ageing, development, delays and dispersion. En Leffelaar (1993). On systems analysis and simulation of ecological processes with examples in CSMP and Fortran. SPRINGER-SCIENCE+BUSINESS MEDIA, B.V. Wageningen, The Netherlands. Pp. 300.
- Hoddle, M. S., Robinson, L., Drescher, K. and Jones, J. (2000). Developmental and Reproductive Biology of a Predatory *Frankliniella* sp. (Thysanoptera: Aeolothripidae). Biological Control 18, 27-38. Doi:10.1006/bcon.1999.0809
- Hoddle, M. S. (2002). Developmental and reproductive biology of *Scirtothrips perseae* (Thysanoptera: Thripidae): a new avocado pest in California. Bulletin of Entomological Research. 92, 279–285. Doi: 10.1079/BER2002169
- Hoddle, M. S. (2020). Avocado Thrips. The Biology and Management of the Avocado Thrips, *Scirtothrips perseae* Nakahara (Thysanoptera: Thripidae). Department of Entomology. University of California, Riverside. Consultada en <https://biocontrol.ucr.edu/avocado-thrips>
- Jacobson, R. J. (1997). Integrated pest management (IPM) in glasshouses, pp. 639-666. In T. Lewis, Thrips as crop pests. CAB, New York.
- Jarosi, V., Koliass, M., Lapchin, L., Rochat, J. and Dixon, A. F. G. (1997). Seasonal trends in the rate of population increase of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. Bulletin of Entomological Research. 87: 487-495.
- Jensen, S. E. (2000). Insecticide resistance in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. Integrated Pest Management Reviews. 5, 131-146. Consultada en <https://doi.org/10.1023/A:1009600426262>
- Körner, O. and Jakobsen, L. (2006). A Thrips Pest Pressure Model for Greenhouse Climate Control. Acta Horticulturae 718: 407-414.
- Kuang, Y (2017). Modeling and analysis of competing dynamic ecological systems. PhD Thesis. Kansas State University. 127 pp.
- Leffelaar, P. A. (1993). On Systems Analysis and Simulation of Ecological Processes: with Examples in CSMP and FORTRAN. SPRINGER-SCIENCE+BUSINESS MEDIA, B.V. Current issues in production ecology; v. 1. Wageningen, The Netherlands. Doi: 10.1007/978-94-011-2086-9
- López-Cruz, I. L., Rojano-Aguilar, A., Salazar-Moreno, R. and Ruiz-García, A. (2012). A Comparison of Local and Global Sensitivity Analyses for Greenhouse Crop Models. Acta Horticulturae, 957. Doi: 10.17660/ActaHortic.2017.1182.29
- Maino, J. L. and Kearney, M. R. (2015). Testing mechanistic models of growth in insects. Proceedings of the Royal Society. B 282: 20151973. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1973>
- Manetsch, T. J. (1976). Time-varying distributed delays and their use in aggregate models of large systems. IEEE (Institute of Electrical and Electronics Engineers) Transactions on Systems, Man, and Cybernetics. 6:547-553.

- Nothnagl, M. (2006). Interaction between Greenhouse grown Chrysanthemum and *Frankliniella occidentalis*. A Modelling Approach. Doctoral dissertation. ISSN 1652-6880, ISBN 91-576-7146-X. Pp. 41.
- Nothnagl, M., Kosiba, A., Alsanius, B. W., Anderson, P. and Larsen, R. U. (2008). Modelling Population Dynamics of *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae) on Greenhouse Grown Chrysanthemum. European Journal of Horticultural Science. 73 (1). 12-19.
- Rabbinge, R., Ward, S. A. and van Laar, H. H. (1989). Simulation and systems management in crop protection. Centre for Agricultural Publishing and Documentation (Pudoc). Wageningen, the Netherlands.
- Rappoldt, R. & van Kraalingen, D. W. G. (2008). The Fortran Simulation Translator. Version 3: description of new features. EcoCurves rapport, 7. Ecocurves, Haren, The Netherlands. 58 pp.
- Rappoldt, R. & van Kraalingen, D. W. G. (2013). The Fortran Simulation Translator. Version 4: plotting, measured variables and events. EcoCurves rapport, 12. Ecocurves, Haren, The Netherlands. 92 pp.
- Rasche, L. & Taylor, R.A.J. (2019). EPIC-GILSYM: Modelling crop-pest insect interactions and management with a novel coupled crop-insect model. Journal of Applied Ecology, 00, 1-12.
- Robb, K. L. (1989). Analysis of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) as a pest of floricultural crops in California greenhouses. PhD-dissertation. University of California, Riverside.
- Shampine, L. F., Gladwell, I. & Thompson, F. (2003). Solving ODEs with Matlab. Cambridge University Press. 273 pp.
- Sharov, A. (1997). Quantitative Population Ecology. Dept. of Entomology, Virginia Tech. Blacksburg, USA. Consultada en <http://alexei.nfshost.com/PopEcol/review.html>
- Shipp, J. L. and Ramakers, P. M. J. (2002). Biological control of thrips in protected greenhouse vegetables. Ball Publishing, Geneva, IL (in press).
- The Mathworks, INC. (1984-2017). Matlab Programming fundamentals. SIMULINK. Dynamic System Simulation for Matlab. Natick, MA. USA.
- Thornley, J. H. M. & France, L. (2007). Mathematical Models in Agriculture. Quantitative Methods for the Plant, Animal and Ecological Sciences. CAB International. London, UK. Pp. 887.
- Tonnang, H. E. Z., Hervé, B. D. B., Biber-Freudenberger, L., Salifu, D., Subramanian, S., Ngowi, V. B., Guimapi, R. Y. A., Anani, B., Kakmeni, F. M. M., Affognon, H., Niassy, S., Landmann, T., Ndjomatchoua, F. T., Pedro, S. A., Johansson, T., Tanga, C. M., Nana, P., Fiaboe, K. M., Mohamed, S. F., Maniania, N. K., Nedorezov, L. V., Ekesi, S. & Borgemeister, C. (2017). Advances in crop insect modelling methods-Towards a whole system approach. Ecological Modelling. 354, 88-103. Consultada en <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.015>
- University of California. (2008). Integrated Pest Management for Avocados. ANR Publication 3503. Pp 10. Consultada en www.ucanr.org/ipm-avocado
- Van rijjn, P. C. J., Mollema, C. and Steenhuis-Broers, G. M. (1995). Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. Bulletin of Entomological

Research. 85(2), 285–297. Consultada en
<https://doi.org/10.1017/S0007485300034386>

Voinov, A. (2008). Systems Science and Modeling for Ecological Economics (1^a ed.). Elsevier Inc. London, UK.

Wang, K. and Shipp, J. L. (2001). Simulation Model for Population Dynamics of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on Greenhouse Cucumber. Environmental Entomology. 30(6), 1073-1081. Consultada en
<http://dx.doi.org/10.1603/0046-225X-30.6.1073>

3.7 APÉNDICES

Apéndice 1. Programación en FORTRAN simulation Translator (FST) del modelo simple o compartimental.

TITLE Thrips Simple Model of thirteen states

* Offspring Sex ratio constant

* with sensitivity analysis for sex ratio (SEXR)

INITIAL

INCON XI1=1120.

INCON XI2=0.;XI3=0.;XI4=0.;XI5=0.;XI6=0.

INCON XI7=0.;XI8=0.;XI9=0.;XI10=0.;XI11=0.;XI12=0.;XI13=0.

PARAM SEXR=0.5

DYNAMIC

PI=ATAN(1.)*4.

X1=INTGRL(XI1,RX1)

X2=INTGRL(XI2,RX2)

X3=INTGRL(XI3,RX3)

X4=INTGRL(XI4,RX4)

X5=INTGRL(XI5,RX5)

X6=INTGRL(XI6,RX6)

X7=INTGRL(XI7,RX7)

X8=INTGRL(XI8,RX8)

X9=INTGRL(XI9,RX9)

X10=INTGRL(XI10,RX10)

X11=INTGRL(XI11,RX11)

X12=INTGRL(XI12,RX12)

X13=INTGRL(XI13,RX13)

RX1= OVIPOR*X13-MREGG-DREGG*X1

RX2=(1.0-SEXR)*DREGG*X1-DRML1*X2-MRML1

RX3=DRML1*X2-DRML2*X3-MRML2

RX4=DRML2*X3-DRMPP*X4-MRMPP
 RX5=DRMPP*X4-DRMPUP*X5-MRMPUP
 RX6=DRMPUP*X5-DRMUA*X6-MRMUA
 RX7=DRMUA*X6-DRMMA*X7-MRMMA
 RX8=SEXR*DREGG*X1-DRFL1*X8-MRFL1
 RX9=DRFL1*X8-DRFL2*X9-MRFL2
 RX10=DRFL2*X9-DRFPP*X10-MRFPP
 RX11=DRFPP*X10-DRFPUP*X11-MRFPUP
 RX12=DRFPUP*X11-DRFUA*X12-MRFUA
 RX13=DRFUA*X12-DRFMA*X13-MRFMA

MREGG=RMREGG*X1
 MRML1=RMRML1*X2
 MRML2=RMRML2*X3
 MRMPP=RMRMPP*X4
 MRMPUP=RMRMPU*X5
 MRMUA=RMRMUA*X6
 MRMMA=RMRMMA*X7
 MRFL1=RMRFL1*X8
 MRFL2=RMRFL2*X9
 MRFPP=RMRFPF*X10
 MRFPUP=RMRFPU*X11
 MRFUA=RMRFUA*X12
 MRFMA=RMRFMA*X13

OVIPOR=AFGEN(PROVRT,TEMP)
 *Fraction male
 *SEXR=AFGEN(SEXRT,TEMP)

* Development rates
 DREGG=AFGEN(DREGGT,TEMP)
 DRML1=AFGEN(DRML1T,TEMP)
 DRFL1=AFGEN(DRFL1T,TEMP)
 DRML2=AFGEN(DRML2T,TEMP)
 DRFL2=AFGEN(DRFL2T,TEMP)
 DRMPP=AFGEN(DRMPPT,TEMP)
 DRFPP=AFGEN(DRFPPT,TEMP)
 DRMPUP=AFGEN(DRMPUT,TEMP)
 DRFPUP=AFGEN(DRFPUT,TEMP)
 DRMUA=AFGEN(DRMUAT,TEMP)
 DRFUA=AFGEN(DRFUAT,TEMP)
 DRMMA=AFGEN(DRMMAT,TEMP)
 DRFMA=AFGEN(DRFMAT,TEMP)

* Relative Mortality Rate
 PARAM RMREGG=0.0;
 PARAM RMRMUA=0.0; RMRFUA=0.0; RMRMMA=0.0; RMRFMA=0.0

```

RMRML1=AFGEN(RMRL1T,TEMP)
RMRFL1=AFGEN(RMRL1T,TEMP)
RMRML2=AFGEN(RMRL2T,TEMP)
RMRFL2=AFGEN(RMRL2T,TEMP)
RMRFPPT=AFGEN(RMRPPT,TEMP)
RMRMPP=AFGEN(RMRPPT,TEMP)
RMRMPU=AFGEN(RMRPUT,TEMP)
RMRFPU=AFGEN(RMRPUT,TEMP)

```

* Temperature

```

TEMP= AVTEMP+AMPTMP*(-COS(2.*PI*TIME))
AVTEMP=0.5*(MAXT+MINT)
AMPTMP=0.5*(MAXT-MINT)
MAXT=AFGEN(MXTT,TIME)
MINT=AFGEN(MNTT,TIME)

```

* Development rate

* Calculated from Hoddle et al. 2002

* Developmental and Reproductive Biology of a Predatory

* Frankliniopsis n. sp. (Thysanoptera: Aeolothripidae)

* Upper threshold temperature and lethal upper temperature

```

FUNCTION DREGGT= -10.,0., 4.1,0., 15., 0.0469, 20.,0.0699, 25.,0.0917, 27.5,
0.1010, 30., 0.1136
FUNCTION DRML1T= -10.,0., 9.9,0., 15., 0.2564, 20.,0.3226, 25.,0.5263, 27.5,
0.8333, 30., 0.5882,37.4,0.
FUNCTION DRFL1T= -10.,0., 9.9,0., 15., 0.2564, 20.,0.3571, 25.,0.4762, 27.5,
0.7143, 30., 0.5556,37.4,0.
FUNCTION DRML2T= -10.,0., 6.0,0., 15., 0.1351, 20.,0.2439, 25.,0.2941, 27.5,
0.4762, 30., 0.5263,33.8,0.
FUNCTION DRFL2T= -10.,0., 6.,0., 15., 0.1282, 20.,0.2564, 25.,0.3030, 27.5,
0.4545, 30., 0.5263,33.8,0.
FUNCTION DRMPPT= -10.,0., 6.7,0., 15., 0.3448, 20.,0.5882, 25.,0.8333, 27.5,
0.8333, 30., 0.7143,37.8,0.
FUNCTION DRFPPT= -10.,0., 6.7,0., 15., 0.3333, 20.,0.5882, 25.,0.7692, 27.5,
0.9091, 30., 0.7143,37.8,0.
FUNCTION DRMPUT= -10.,0., 7.9,0., 15., 0.1235, 20.,0.2564, 25.,0.4000, 27.5,
0.4167, 30., 0.4000,37.3,0.
FUNCTION DRFPUT= -10.,0., 7.9,0., 15., 0.1408, 20.,0.2632, 25.,0.4000, 27.5,
0.4167, 30., 0.4000,37.3,0.
FUNCTION DRMUAT= -10.,0., 10.2068,0., 15., 0.0328, 20.,0.0647, 25.,0.1000
FUNCTION DRFUAT= -10.,0., 13.4072,0., 15., 0.0191, 20.,0.0711, 25.,0.1031,
27.5,0.1613
FUNCTION DRMMAT= -10.,0., 19.3666,0., 20., 0.0662, 25.,0.1163,
27.5,0.2222,30., 0.4167
FUNCTION DRFMAT= -10.,0., 14.1302,0., 15., 0.0248, 20.,0.0741, 25.,
0.1190,27.5, 0.1020, 30., 0.2564

```

* Mortality rate

```
FUNCTION RMRL1T=0.,1.,15.,0.53,20.,0.20,25.,0.11,27.5,0.43,30.,0.19,40.,1.  
FUNCTION RMRL2T=0.,1.,15.,0.41,20.,0.35,25.,0.48,27.5,0.22,30.,0.68,40.,1.  
FUNCTION RMRPPT=0.,1.,15.,0.07,20.,0.08,25.,0.05,27.5,0.08,30.,0.14,40.,1.  
FUNCTION RMRPUT=0.,1.,15.,0.00,20.,0.14,25.,0.15,27.5,0.10,30.,0.32,40.,1.
```

* Preoviposition rate

```
FUNCTION PROVRT=-10.,0., 7.8935, 0., 15.,0.0568, 20., 1.0, 25.,1.0309, 27.5,  
0.6250
```

* Fraction male table

```
FUNCTION SEXRT=10.,0.63,15.,0.63, 20.,0.69, 25.,0.62,27.5,0.15
```

* Temperatura diaria maxima y minima

```
FUNCTION MXTT=1.,17.9,6.,18.6,25.,16.9,35.,16.9,49.,19.8,...  
56.,20.2,63.,20.7,70.,16.9,77.,19.1,84.,19.9,...  
91.,21.1,99.,20.9,105.,20.9,112.,23.1,119.,21.8,...  
126.,16.2,133.,22.9,140.,22.5,147.,20.4,154.,20.1,...  
161.,22.3
```

```
FUNCTION MNTT=1.,16.2,6.,16.2,25.,15.5,35.,15.3,49.,18.3,...  
56.,18.6,63.,19.1,70.,15.1,77.,14.4,84.,18.4,...  
91.,19.6,99.,19.4,105.,19.2,112.,21.6,119.,20.1,...  
126.,16.2,133.,21.2,140.,20.5,147.,18.9,154.,18.3,...  
161.,20.4
```

```
PRINT X1,X2,X3,X4,X5,X6,X7,X8,X9,X10,X11,X12,X13
```

```
PRINT MAXT, MINT, TEMP
```

```
TIMER STTIME=1.; FINTIM = 160.; DELT = 0.0417; PRDEL = 1.
```

```
TRANSLATION_GENERAL DRIVER='RKDRIV'
```

```
SENSITIVITY
```

Varying=SEXR;

```
BeginRange=0.1;EndRange=0.9;NumberOfRuns=9
```

```
END
```

Apéndice 2. Programación en FORTRAN simulation Translator (FST) del modelo complejo o distribuido.

```
DEFINE_CALL
```

```
BOXCAR(INTEGER_INPUT,INPUT_ARRAY,INPUT,INPUT,INPUT,INPUT,INTE  
GER_INPUT,...
```

```
INPUT,INPUT,...
```

```
OUTPUT,OUTPUT_ARRAY,OUTPUT,OUTPUT,OUTPUT,OUTPUT,OUTPUT)
```

```
DEFINE_CALL
```

```
BOXINI(INPUT_ARRAY,INTEGER_INPUT,OUTPUT,OUTPUT_ARRAY,OUTPU  
T,OUTPUT)
```

```

DEFINE_CALL FRACT(INPUT,INPUT,INPUT,INPUT,INPUT,INPUT,OUTPUT)
DEFINE_CALL
SHIFT(INTEGER_INPUT,INPUT,INPUT,OUTPUT,OUTPUT_ARRAY,OUTPUT)
DEFINE_CALL
OVRATE(REAL_INPUT,REAL_INPUT,REAL_INPUT,REAL_INPUT,REAL_OUT
PUT)
TITLE Development of thrips in avocado
* Variable sex rate
* Relative Mortality Rate included
* Oviposition rate calculation

ARRAY
EGGINI(1:NEGG),EGG(1:NEGG),FL1INI(1:NFL1),FLARV1(1:NFL1),ML1INI(1:N
ML1),MLARV1(1:NML1)
ARRAY FL2INI(1:NFL2), FLARV2(1:NFL2),ML2INI(1:NML2),MLARV2(1:NML2)
ARRAY
FPPINI(1:NFPF),
FPPUPA(1:NFPF),MPPINI(1:NMPP),MPPUPA(1:NMPP)
ARRAY
FPUINI(1:NFPUP),FPUPAE(1:NFPUP),
MPUINI(1:NMPUP),MPUPAE(1:NMPUP)
ARRAY FUAINI(1:NFUA),FUADU(1:NFUA),MUAINI(1:NMUA),MUADU(1:NFMA)
ARRAY
FMAINI(1:NFMA),FMADU(1:NFMA),MMAINI(1:NMMA),MMADU(1:NMMA)

INITIAL

ARRAY_SIZE   NEGG=14;   NFL1=7;   NML1=4;   NFL2=7;NML2=6
;NFPF=4;NMPP=6;NMPUP=9;NFPUP=10
ARRAY_SIZE NFUA=1;NMUA=3 ;NFMA=3;NMMA=1

* Total amount of eggs
TEGGS=1120.
*Fraction male
*PARAM SEXR=0.5
PI=ATAN(1.)*4.
INCON
ICUML1=0.;ICUFL1=0.;ICUML2=0.;ICUFL2=0.;ICUMPP=0.;ICUFPP=0.;ICUMP
U=0.;ICUFPU=0.
INCON ICUMUA=0.;ICUFUA=0.;ICUMMA=0.;ICUFMA=0.
INCON IBALAC=0.

* Initial numbers in boxcar trains
EGGINI(1:NEGG)=80.0
FL1INI(1:NFL1)=0.0
ML1INI(1:NML1)=0.0
FL2INI(1:NFL2)=0.0
ML2INI(1:NML2)=0.0
FPPINI(1:NFPF)=0.0

```

MPPINI(1:NMPP)=0.0
 FPUINI(1:NFPUP)=0.0
 MPUINI(1:NMPUP)=0.0
 FUAINI(1:NFUA)=0.0
 MUAINI(1:NMUA)=0.0
 FMAINI(1:NFMA)=0.0
 MMAINI(1:NMMA)=0.0

DYNAMIC

CUML1=INTGRL(ICUML1,PIML1)
 CUFL1=INTGRL(ICUFL1,PIFL1)
 CUML2=INTGRL(ICUML2,PIML2)
 CUFL2=INTGRL(ICUFL2,PIFL2)
 CUMPP=INTGRL(ICUMPP,PIMPP)
 CUFPP=INTGRL(ICUFPP,PIFPP)
 CUMPUP=INTGRL(ICUMPU,PIMPUP)
 CUFPU=INTGRL(ICUFPU,PIFPUP)
 CUMUAD=INTGRL(ICUMUA,PIMUA)
 CUFUAD=INTGRL(ICUFUA,PIFUA)
 CUMMAD=INTGRL(ICUMMA,PIMMA)
 CUFMAD=INTGRL(ICUFMA,PIFMA)

CUPML1=100.*CUML1/(SEXR*TEGGS)
 CUPFL1=100.*CUFL1/((1.-SEXR)*TEGGS)
 CUPML2=100.*CUML2/(SEXR*TEGGS)
 CUPFL2=100.*CUFL2/((1.-SEXR)*TEGGS)
 CUPMPP=100.*CUMPP/(SEXR*TEGGS)
 CUPFPP=100.*CUFPP/((1.-SEXR)*TEGGS)
 CUPMPU=100.*CUMPUP/(SEXR*TEGGS)
 CUPFPU=100.*CUFPUP/((1.-SEXR)*TEGGS)
 CUPMUA=100.*CUMUAD/(SEXR*TEGGS)
 CUPFUA=100.*CUFUAD/((1.-SEXR)*TEGGS)
 CUPMAD=100.*CUMMAD/(SEXR*TEGGS)
 CUPFAD=100.*CUFMAD/((1.-SEXR)*TEGGS)

*Development rate

DREGG=AFGEN(DREGGT,TEMP)
 DRML1=AFGEN(DRML1T,TEMP)
 DRFL1=AFGEN(DRFL1T,TEMP)
 DRML2=AFGEN(DRML2T,TEMP)
 DRFL2=AFGEN(DRFL2T,TEMP)
 DRMPPT=AFGEN(DRMPPT,TEMP)
 DRFPPT=AFGEN(DRFPPT,TEMP)
 DRMPUP=AFGEN(DRMPUP,TEMP)
 DRFPUP=AFGEN(DRFPUP,TEMP)
 DRMUAT=AFGEN(DRMUAT,TEMP)


```
DRFUA=AFGEN(DRFUAT,TEMP)
DRMMA=AFGEN(DRMMAT,TEMP)
DRFMA=AFGEN(DRFMAT,TEMP)
```

* Relative dispersion

```
RDEGG=AFGEN(RDEGGT,TEMP)
RDML1=AFGEN(RDML1T,TEMP)
RDFL1=AFGEN(RDFL1T,TEMP)
RDML2=AFGEN(RDML2T,TEMP)
RDFL2=AFGEN(RDFL2T,TEMP)
RDMPP=AFGEN(RDMPPT,TEMP)
RDFPP=AFGEN(RDFPPT,TEMP)
RDMPUP=AFGEN(RDMPUT,TEMP)
RDFPUP=AFGEN(RDFPUT,TEMP)
RDMUA=AFGEN(RDMUAT,TEMP)
RDFUA=AFGEN(RDFUAT,TEMP)
RDMMA=AFGEN(RDMMAT,TEMP)
RDFMA=AFGEN(RDFMAT,TEMP)
```

* Relative Mortality Rate

```
PARAM RMREGG=0.0;
PARAM RMRMUA=0.0; RMRFUA=0.0; RMRMMA=0.0; RMRFMA=0.0
RMRML1=AFGEN(RMRL1T,TEMP)
RMRFL1=AFGEN(RMRL1T,TEMP)
RMRML2=AFGEN(RMRL2T,TEMP)
RMRFL2=AFGEN(RMRL2T,TEMP)
RMRFPF=AFGEN(RMRPPT,TEMP)
RMRMPP=AFGEN(RMRPPT,TEMP)
RMRMPU=AFGEN(RMRPUT,TEMP)
RMRFPU=AFGEN(RMRPUT,TEMP)
```

*Fraction male

```
SEXR=AFGEN(SEXRT,TEMP)
```

*Oviposition rate calculation

```
OVIPOR=AFGEN(PROVRT,TEMP)
TIMEAT=STTIME
CALL OVRATE(TIME,TIMEAT,OVIPOR,CUFMAD,PIEGG)
*PIEGG=0.
CALL
BOXCAR(1,EGGINI,DREGG,RDEGG,RMREGG,PIEGG,NEGG,DELT,TIME,...
      EGG0,EGG,EGGTOT,MREGG,PDEGG,GAMMA1,GCYCL1)
```

```
PIML1=(1.-SEXR)*PDEGG
```

```
CALL
```

```
BOXCAR(2,ML1INI,DRML1,RDML1,RMRML1,PIML1,NML1,DELT,TIME,...
      ML10,MLARV1,ML1TOT,MRML1,PDML1,GAMMA2,GCYCL2)
```

```

PIFL1=SEXR*PDEGG
CALL BOXCAR(3,FL1INI,DRFL1,RDFL1,RMRFL1,PIFL1,NFL1,DELT,TIME,...
    FL10,FLARV1,FL1TOT,MRFL1,PDFL1,GAMMA3,GCYCL3)

PIML2=PDML1
CALL
BOXCAR(4,ML2INI,DRML2,RDML2,RMRML2,PIML2,NML2,DELT,TIME,...
    ML20,MLARV2,ML2TOT,MRML2,PDML2,GAMMA4,GCYCL4)
PIFL2=PDFL1
CALL BOXCAR(5,FL2INI,DRFL2,RDFL2,RMRFL2,PIFL2,NFL2,DELT,TIME,...
    FL20,FLARV2,FL2TOT,MRFL2,PDFL2,GAMMA5,GCYCL5)

PIMPP=PDML2
CALL
BOXCAR(6,MPPINI,DRMPP,RDMPP,RMRMPP,PIMPP,NMPP,DELT,TIME,...
    MPP0,MPPUPA,MPPTOT,MRMPP,PDMPP,GAMMA6,GCYCL6)
PIFPP=PDFL2
CALL
BOXCAR(7,FPPINI,DRFPP,RDFPP,RMRFPP,PIFPP,NFPP,DELT,TIME,...
    FPP0,FPPUPA,FPPTOT,MRFP,PDFPP,GAMMA7,GCYCL7)

PIMPUP=PDMP
CALL
BOXCAR(8,MPUINI,DRMPUP,RDMPUP,RMRMPU,PIMPUP,NMPUP,DELT,TIME,...
    MPUP0,MPUPAE,MPUTOT,MRMPUP,PDMUP,GAMMA8,GCYCL8)
PIFPUP=PDFPP
CALL
BOXCAR(9,FPUINI,DRFPUP,RDFPUP,RMRFPU,PIFPUP,NFPUP,DELT,TIME,..
    .. FUP0,FUPAE,FPUTOT,MRFPUP,PDFPUP,GAMMA9,GCYCL9)

PIMUA=PDMPUP
CALL
BOXCAR(10,MUAINI,DRMUA,RDMUA,RMRMUA,PIMUA,NMUA,DELT,TIME,...
    MUA0,MUADU,MUATOT,MRMUAD,PDMUAD,GAMMA10,GCYCL10)
PIFUA=PDFPUP
CALL
BOXCAR(11,FUAINI,DRFUA,RDFUA,RMRFUA,PIFUA,NFUA,DELT,TIME,...
    FUA0,FUADU,FUATOT,MRFUAD,PDFUAD,GAMMA11,GCYCL11)

PIMMA=PDMMUAD
CALL
BOXCAR(12,MMAINI,DRMMA,RDMMA,RMRMMA,PIMMA,NMMA,DELT,TIME,..
    .. MMA0,MMADU,MMATOT,MRMMAD,PDMMAD,GAMMA12,GCYCL12)
PIFMA=PDFUAD

```

CALL
 BOXCAR(13,FMAINI,DRFMA,RDFMA,RMRFMA,PIFMA,NFMA,DELT,TIME,...
 FMA0,FMADU,FMATOT,MRFMAD,PDFMAD,GAMMA13,GCYCL13)
 * Balance should be zero
 TMORR=MREGG+MRFL1+MRML1+MRFL2+MRML2+MRMPP+MRFPP+MRM
 PUP+MRFPP+MRMUAD+MRFUAD+MRMMAD+MRFMAD
 ATOT=EGGTOT+ML1TOT+FL1TOT+ML2TOT+FL2TOT+MPPTOT+FPPTOT+
 MPUTOT+FPUTOT+FUATOT+MUATOT+MMATOT+FMATOT
 BALANC=ATOT-TEGGS+CUMBAL

 CUMBAL=INTGRL(IBALAC,RBALAC)
 RBALAC=TMORR-PIEGG

 * Development rate
 * Calculated from Hoddle et al. 2002
 * Developmental and Reproductive Biology of a Predatory
 * Franklinothrips n. sp. (Thysanoptera: Aeolothripidae)
 * Upper threshold temperature and lethal upper temperature
 *FUNCTION DREGGT= -10.,0., 4.2145,0., 15., 0.0469, 20.,0.0699, 25.,0.0917,
 27.5, 0.1010, 30., 0.1136
 FUNCTION DREGGT= -10.,0., 4.1,0., 15., 0.0469, 20.,0.0699, 25.,0.0917, 27.5,
 0.1010, 30., 0.1136
 *FUNCTION DRML1T= -10.,0., 7.6996,0., 15., 0.2564, 20.,0.3226, 25.,0.5263,
 27.5, 0.8333, 30., 0.5882
 FUNCTION DRML1T= -10.,0., 9.9,0., 15., 0.2564, 20.,0.3226, 25.,0.5263, 27.5,
 0.8333, 30., 0.5882,37.4,0.
 *FUNCTION DRFL1T= -10.,0., 5.2674,0., 15., 0.2564, 20.,0.3571, 25.,0.4762,
 27.5, 0.7143, 30., 0.5556
 FUNCTION DRFL1T= -10.,0., 9.9,0., 15., 0.2564, 20.,0.3571, 25.,0.4762, 27.5,
 0.7143, 30., 0.5556,37.4,0.
 *FUNCTION DRML2T= -10.,0., 10.5921,0., 15., 0.1351, 20.,0.2439, 25.,0.2941,
 27.5, 0.4762, 30., 0.5263
 FUNCTION DRML2T= -10.,0., 6.0,0., 15., 0.1351, 20.,0.2439, 25.,0.2941, 27.5,
 0.4762, 30., 0.5263,33.8,0.
 *FUNCTION DRFL2T= -10.,0., 10.4458,0., 15., 0.1282, 20.,0.2564, 25.,0.3030,
 27.5, 0.4545, 30., 0.5263
 FUNCTION DRFL2T= -10.,0., 6.,0., 15., 0.1282, 20.,0.2564, 25.,0.3030, 27.5,
 0.4545, 30., 0.5263,33.8,0.
 *FUNCTION DRMPPT= -10.,0., 0.8138,0., 15., 0.3448, 20.,0.5882, 25.,0.8333,
 27.5, 0.8333, 30., 0.7143
 FUNCTION DRMPPT= -10.,0., 6.7,0., 15., 0.3448, 20.,0.5882, 25.,0.8333, 27.5,
 0.8333, 30., 0.7143,37.8,0.
 *FUNCTION DRFPPT= -10.,0., 2.3344,0., 15., 0.3333, 20.,0.5882, 25.,0.7692,
 27.5, 0.9091, 30., 0.7143
 FUNCTION DRFPPT= -10.,0., 6.7,0., 15., 0.3333, 20.,0.5882, 25.,0.7692, 27.5,
 0.9091, 30., 0.7143,37.8,0.

*FUNCTION DRMPUT= -10.,0., 7.6432,0., 15., 0.1235, 20.,0.2564, 25.,0.4000,
 27.5, 0.4167, 30., 0.4000
 FUNCTION DRMPUT= -10.,0., 7.9,0., 15., 0.1235, 20.,0.2564, 25.,0.4000, 27.5,
 0.4167, 30., 0.4000,37.3,0.
 *FUNCTION DRFPUT= -10.,0., 6.3995,0., 15., 0.1408, 20.,0.2632, 25.,0.4000,
 27.5, 0.4167, 30., 0.4000
 FUNCTION DRFPUT= -10.,0., 7.9,0., 15., 0.1408, 20.,0.2632, 25.,0.4000, 27.5,
 0.4167, 30., 0.4000,37.3,0.
 FUNCTION DRMUAT= -10.,0., 10.2068,0., 15., 0.0328, 20.,0.0647, 25.,0.1000
 FUNCTION DRFUAT= -10.,0., 13.4072,0., 15., 0.0191, 20.,0.0711, 25.,0.1031,
 27.5,0.1613
 FUNCTION DRMMAT= -10.,0., 19.3666,0., 20., 0.0662, 25.,0.1163,
 27.5,0.2222,30., 0.4167
 FUNCTION DRFMAT= -10.,0., 14.1302,0., 15., 0.0248, 20.,0.0741, 25.,
 0.1190,27.5, 0.1020, 30., 0.2564

*Relative dispersion (std/mean (residence time))

FUNCTION RDEGGT= -10.,0., 4.2145,0., 15., 0.1258, 20.,0.2344, 25.,0.1843,
 27.5, 0.1488, 30., 0.1406
 FUNCTION RDML1T= -10.,0., 7.6996,0., 15., 0.2720, 20.,0.3072, 25.,0.3281,
 27.5, 0.2917, 30., 0.4464
 FUNCTION RDFL1T= -10.,0., 5.2674,0., 15., 0.2615, 20.,0.3347, 25.,0.2607,
 27.5, 0.3381, 30., 0.2404
 FUNCTION RDML2T= -10.,0., 10.5921,0., 15., 0.2007, 20.,0.2452, 25.,0.2398,
 27.5, 0.3571, 30., 0.3662
 FUNCTION RDFL2T= -10.,0., 10.4458,0., 15., 0.1615, 20.,0.2203, 25.,0.3318,
 27.5, 0.2420, 30., 0.2657
 FUNCTION RDMPPT= -10.,0., 0.8138,0., 15., 0.3657, 20.,0.2801, 25.,0.3197,
 27.5, 0.3333, 30., 0.3388
 FUNCTION RDFPPT= -10.,0., 2.3344,0., 15., 0.4000, 20.,0.4135, 25.,0.2807,
 27.5, 0.3227, 30., 0.4636
 FUNCTION RDMPUT= -10.,0., 7.6432,0., 15., 0.1676, 20.,0.1492, 25.,0.1918,
 27.5, 0.2917, 30., 0.2656
 FUNCTION RDFPUT= -10.,0., 6.3995,0., 15., 0.1944, 20.,0.2055, 25.,0.2433,
 27.5, 0.2712, 30., 0.2019
 FUNCTION RDMUAT= -10.,0., 10.2068,0., 15., 0.2972, 20.,0.4898, 25.,0.3000
 FUNCTION RDFUAT= -10.,0., 13.4072,0., 15., 0.2560, 20.,0.3989, 25.,0.3688,
 27.5,1.3433
 FUNCTION RDMMAT= -10.,0., 19.3666,0., 20., 0.7587, 25.,0.3471,
 27.5,0.7609,30., 0.9397
 FUNCTION RDFMAT= -10.,0., 14.1302,0., 15., 0.2220, 20.,0.4390, 25.,
 0.5019,27.5, 0.2670, 30., 0.3317

* Mortality rate

FUNCTION RMRL1T=0.,1.,15.,0.53,20.,0.20,25.,0.11,27.5,0.43,30.,0.19,40.,1.
 FUNCTION RMRL2T=0.,1.,15.,0.41,20.,0.35,25.,0.48,27.5,0.22,30.,0.68,40.,1.

FUNCTION RMRPPT=0.,1.,15.,0.07,20.,0.08,25.,0.05,27.5,0.08,30.,0.14,40.,1.
 FUNCTION RMRPUT=0.,1.,15.,0.00,20.,0.14,25.,0.15,27.5,0.10,30.,0.32,40.,1.

* Preoviposition rate

FUNCTION PROVRT=-10.,0., 7.8935, 0., 15.,0.0568, 20., 1.0, 25.,1.0309, 27.5,
 0.6250

* Fraction male table

FUNCTION SEXRT=10.,0.63,15.,0.63, 20.,0.69, 25.,0.62,27.5,0.15

* Temperatura diaria maxima y minima

FUNCTION MXTT=1.,17.9,6.,18.6,25.,16.9,35.,16.9,49.,19.8,...
 56.,20.2,63.,20.7,70.,16.9,77.,19.1,84.,19.9,...
 91.,21.1,99.,20.9,105.,20.9,112.,23.1,119.,21.8,...
 126.,16.2,133.,22.9,140.,22.5,147.,20.4,154.,20.1,...
 161.,22.3

FUNCTION MNTT=1.,16.2,6.,16.2,25.,15.5,35.,15.3,49.,18.3,...
 56.,18.6,63.,19.1,70.,15.1,77.,14.4,84.,18.4,...
 91.,19.6,99.,19.4,105.,19.2,112.,21.6,119.,20.1,...
 126.,16.2,133.,21.2,140.,20.5,147.,18.9,154.,18.3,...
 161.,20.4

FUNCTION MXTT1=1.,23.1,6.,25.1,25.,23.5,35.,20.5,49.,22.5,...
 56.,22.1,63.,23.1,70.,26.1,77.,22.5,84.,26.1,...
 91.,26.1,99.,28.5,105.,29.1,112.,25.5,119.,26.5,...
 126.,25.1,133.,24.5,140.,28.1,147.,26.1,154.,27.5,...
 161.,25.1

FUNCTION MNTT1=1.,5.1,6.,4.5,25.,5.5,35.,3.1,49.,2.5,...
 56.,2.1,63.,4.1,70.,3.1,77.,5.5,84.,6.1,...
 91.,12.1,99.,14.1,105.,13.1,112.,11.5,119.,13.1,...
 126.,12.5,133.,13.1,140.,13.1,147.,12.5,154.,13.5,...
 161.,10.5

FUNCTION MXTT2=1.,28.6,15.,28.3,46.,28.1,74.,28.7,105.,28.9,...
 135.,27.2,166.,24.9,196.,24.7,227.,27.4,258.,29.9,...
 288.,33.6,319.,31.3,349.,28.9,365.,28.6

FUNCTION MNTT2=1.,18.2,15.,18.2,46.,18.2,74.,16.3,105.,13.9,...
 135.,10.1,166.,8.5,196.,7.4,227.,9.7,258.,13.4,...
 288.,16.6,319.,18.2,349.,18.2,365.,18.2

* Temperature

TEMP= AVTEMP+AMPTMP*(-COS(2.*PI*TIME))
 AVTEMP=0.5*(MAXT+MINT)

```

AMPTMP=0.5*(MAXT-MINT)
MAXT=AFGEN(MXTT,TIME)
MINT=AFGEN(MNTT,TIME)

*PRINT
CUPML1,CUPFL1,CUPML2,CUPFL2,CUPMPP,CUPFPP,CUPMPU,CUPFPU,
CUPMUA,CUPFUA,CUPMAD,CUPFAD
*PRINT
CUML1,CUFL1,CUML2,CUFL2,CUMPP,CUFPP,CUMPUP,CUFUP,CUMUAD,
CUFUAD,CUMMAD,CUFMAD
*PRINT
MLARV1,FLARV1,MLARV2,FLARV2,MPPUPA,FPPUPA,MPUPAE,FPUPAE,M
UADU,FUADU,MMADU,FMADU
*PRINT
ML1TOT,FL1TOT,ML2TOT,FL2TOT,MPPTOT,FPPTOT,MPUTOT,FPUTOT,MU
ATOT,FUATOT,MMATOT,FMATOT
*PRINT CUMBAL,TEMP
*PRINT MAXT, MINT
PRINT  EGG0,  EGG,  ML10,MLARV1,  FL10,FLARV1,  ML20,MLARV2,
FL20,FLARV2, MPP0, MPPUPA, FPP0,FPPUPA
PRINT  MPUP0,MPUPAE,FPUP0, FPUPAE,  MUA0, MUADU,FUA0, FUADU,
MMA0,MMADU,FMA0,FMADU
*PRINT  MPUP0,MPUPAE
TIMER STTIME=1.; FINTIM = 160.; DELT = 0.04166; PRDEL = 1.
TRANSLATION_GENERAL DRIVER='EUDRIV'
*TRANSLATION_GENERAL DRIVER='RKDRIV'

END

STOP

      SUBROUTINE
BOXCAR(COUNT,AI,DEV,RD,RMR,INFL,N,DELT1,TIME1,
$      A0,A,ATOT,MORFL,OUTFL,GAMMA,GCYCL)
      IMPLICIT REAL (A-Z)
      INTEGER N,I,COUNT
      REAL AI(N),A(N),MORR(50)
      REAL
DEV,RD,INFL,DELT1,TIME1,A0,ATOT,MORFL,OUTFL,GAMMA,GCYCL
*-----
* Initialization of boxcar train
*-----
      IF (TIME1.EQ.1.) CALL BOXINI(AI,N,A0,A,GAMMA,GCYCL)
* -----
* Calculation of fraction F
* -----
      CALL FRACT(COUNT,DEV,RD,N,DELT1,GAMMA,F)

```

```

*-----
* Calculation of the rates
*-----
      IF (TIME1.EQ.1.) GO TO 10
* The rate of inflow (INFL) is calculated in the main program
* --- mortality rate (MORR) and total mortality (MORFL)
      MORR0=RMR*A0
      MORFL=MORR0
      DO I=1,N
          MORR(I)=RMR*A(I)
          MORFL=MORFL+MORR(I)
      ENDDO
      CN=A(N)/(GAMMA-GCYCL)
      OUTFL=DEVR*CN*(1.-RMR*DELT1)
* Calculation of the states (integrals)
      GCYCL=GCYCL+DEVR*DELT1
      A0=A0-MORR0*DELT1+INFL*DELT1
      DO I=1,N-1
          A(I)=A(I)-MORR(I)*DELT1
      ENDDO
      A(N)=A(N)-MORR(N)*DELT1-OUTFL*DELT1
* Amount of in each boxcar (A) after shidt (discontinuous process)
      IF (GCYCL.GE.F*GAMMA) CALL SHIFT(N,F,GAMMA,A0,A,GCYCL)
10  CONTINUE
* total amount in boxcar train (ATOT)
      ATOT=A0
      DO I=1,N
          ATOT=ATOT+A(I)
      ENDDO
      RETURN
      END

C*****
      SUBROUTINE BOXINI(AI,N,A0,A,GAMMA,GCYCL)
C*****
      IMPLICIT REAL(A-Z)
      INTEGER I,N
      REAL AI(N),A(N),A0,GAMMA,GCYCL

      GCYCL=0.
      GAMMA=1./FLOAT(N)
      A0=0.
      DO I=1,N
          A(I)=AI(I)
      ENDDO
      RETURN
      END

```

```

C*****
  SUBROUTINE FRACT(COUNT,DEV,RD,N,DELT1,GAMMA,F)
C*****
  IMPLICIT REAL(A-Z)
  INTEGER N, COUNT
  REAL DEV,RD,DELT1,GAMMA,F

  F=1.-REAL(N)*RD*RD
  IF (DELT.GT.(F*GAMMA/(DEV+1.E-10))) THEN
*   IF (DELT*DEV.GT.F*GAMMA) THEN
      CALL EXIT
  ENDIF

  RETURN
  END

C*****
  SUBROUTINE SHIFT(N,F,GAMMA,A0,A,GCYCL)
C*****
  IMPLICIT REAL(A-Z)
  INTEGER I,N
  REAL A(N),F,A0,GAMMA,GCYCL

  A(N)=A(N)+A(N-1)*F
  DO I=N-1,2,-1
    A(I)=A(I)*(1.-F)+A(I-1)*F
  ENDDO
  A(1)=A(1)*(1.-F)+A0
  A0=0.
  GCYCL=GCYCL-F*GAMMA
  RETURN
  END

C*****
  SUBROUTINE OVRATE(T,ATIME,OVIPR,NFEMAL,PIEGG)
C*****
  IMPLICIT REAL(A-Z)
  REAL T,ATIME,OVIPR,NFEMAL,PIEGG
  IF (T.GT.ATIME) THEN
    PIEGG=OVIPR*NFEMAL
  ENDIF

  RETURN
  END

ENDJOB

```