



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Facultad de Ciencias Físico Matemáticas

Modelación matemática del control biológico de la gallina ciega (*Phyllophaga* spp.) con nematodos entomopatógenos

Tesis presentada al

Colegio de Física

como requisito parcial para la obtención del grado de

LICENCIADO EN FÍSICA

por

Daniel Sánchez Arrieta

Asesorado por

Dr. Andrés Fraguela Collar y Dra. Jessica Batalla Mayoral

Puebla Pue.
4 de junio de 2025

Título: Modelación matemática del control biológico de la gallina ciega (*Phyllophaga* spp.) con nematodos entomopatógenos
Estudiante: DANIEL SÁNCHEZ ARRIETA

COMITÉ

Dr. Jorge Velázquez Castro
Presidente

Dr. Enrique Varela Carlos
Secretario

Dra. Beatriz Bonilla Capilla
Vocal

Dr. Andrés Fraguera Collar y Dra. Jessica Batalla Mayoral
Asesores

Dedicatoria

Dedicada con cariño a:

Mis padres:

Judith Arrieta Baez y Víctor Manuel Sánchez Ramos.

Por su confianza y apoyo incondicional que siempre me han brindado.

A mis hermanos:

Diego y Valeria.

Por su apoyo y comprensión

A mi sobrino:

Mateo

Por motivarme a seguir con éste trabajo

Agradecimientos

Agradezco primeramente a Dios por prestarme vida, por darme salud, por iluminar mi camino y acompañarme en cada momento para poder realizar este trabajo.

A mis padres y hermano, por ayudarme a continuar con mis estudios ya que sin su esfuerzo nada de esto hubiese sido posible. Gracias por confiar en mí y darme la oportunidad de realizar una carrera universitaria. A mi familia por estar siempre conmigo apoyándome y alentándome a seguir adelante, por darme fuerzas para continuar en los momentos difíciles y por todo su cariño incondicional que me brindan día a día.

Agradezco a mis asesores, el Dr. Andrés Fraguela Collar y la Dra. Jessica Batalla Mayoral, por la confianza que me dio y por su dedicación para poder llevar a cabo este trabajo. Gracias por siempre estar pendiente de mí y a pesar de tener una agenda ocupada, siempre reservar un espacio de tiempo para asesorarme y acompañarme en cada momento para sacar adelante este proyecto.

A todos mis profesores, gracias por compartir su conocimiento y apoyarme en mi formación tanto académica como personal. Les agradezco por impulsarme a seguir adelante.

Agradezco a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, y a la Facultad de Ciencias Físico Matemáticas, por darme la oportunidad de estudiar un grado universitario.

Índice general

Agradecimientos	VI
Resumen	1
1. Fundamentos básicos del control biológico de plagas: modelado matemático y planteamiento del problema	3
1.1. Control biológico	3
1.2. Importancia de la modelación matemática del control biológico de plagas en suelos agrícolas	4
1.2.1. Comprensión de las dinámicas poblacionales	4
1.2.2. Optimización de estrategias de control	4
1.2.3. Predicción de resultados a largo plazo	4
1.3. Ejemplos de modelos implementados y sus resultados	5
1.3.1. Modelo de Lotka-Volterra	5
1.3.2. Modelo de dinámica de epidemias transmitidas por plagas y controladas por agentes externos	5
1.3.3. Modelos de dinámica de poblaciones espaciales	6
1.3.4. Estado del arte	6
1.4. Gallina ciega (<i>Phyllophaga</i> spp)	7
1.4.1. Biología de la gallina ciega	7
1.4.2. Ecología de la gallina ciega	9
1.4.3. Control y manejo	11
1.5. Nematodos entomopatógenos	12
1.5.1. Biología de los nematodos entomopatógenos	12
1.5.2. Ecología de los nematodos entomopatógenos	16
1.5.3. Comportamiento del infectivo juvenil (IJ)	16
1.5.4. Condiciones ambientales adversas para nematodos entomopatógenos	17
1.6. Uso en control biológico	18
1.6.1. Productos comerciales de nematodos entomopatógenos	18
1.7. Planteamiento del problema de investigación	20
2. Modelo para la aplicación de nematodos entomopatógenos	21
2.1. Introducción al método de aplicación	21
2.2. Dosis: Densidad superficial de nematodos	22
2.2.1. Importancia de determinar la dosis o densidad de nematodos	22
2.3. Preparación previa a la aplicación	23
2.4. Campos agrícolas	24
2.5. Descripción del equipo de riego y boquillas utilizadas	24
2.5.1. Equipo de riego de avance	24
2.5.2. Boquillas de riego	25

2.5.3.	Boquillas de hendidura, abanico o chorro plano.	26
2.5.4.	Boquillas de turbulencia o de chorro cónico:	26
2.6.	Obtención de la dosis o densidad superficial de nematodos por aspersión por equipo de avance con velocidad de avance $v_a = 0$ (caso estático)	28
2.7.	Obtención de la densidad de nematodos sobre un cuadrado mínimo cuando la huella de aspersión atraviesa el cuadrado con una velocidad constante v_a	30
3.	Modelo de interacción Larva-Infectivo Juvenil	33
3.1.	Introducción a los modelos de crecimiento poblacional	33
3.1.1.	Estructura de la población y su modelo	33
3.1.2.	Dinámica temporal	34
3.1.3.	Suposiciones del modelo	34
3.2.	Introducción a los modelos presa-depredador	35
3.2.1.	Modelo clásico de Lotka-Volterra	35
3.2.2.	Variantes del modelo de Lotka-Volterra	35
3.2.3.	Relevancia para el caso de estudio: gallina ciega y nematodos entomopatógenos	36
3.3.	Descripción del sistema: control de la población de gallina ciega con nematodos entomopatógenos	36
3.4.	Modelo de interacción larva-infectivo juvenil (Phyllophaga-NEP)	39
4.	Análisis, simplificaciones y discusión del modelo	45
4.1.	Estimación de parámetros del modelo	45
4.1.1.	Tasas de transición $\tau_{i,i+1}$ y mortalidad μ_i para la gallina ciega	46
4.1.2.	Tasa de mortalidad μ_6 para los nematodos	49
4.1.3.	Tasas de encuentro β_i y η_i	49
4.1.4.	Oviposición y cantidad de huevecillos	54
4.1.5.	Retrasos temporales	57
4.2.	Resultados	58
4.3.	Perspectivas y ampliaciones del modelo	61
	Conclusiones	63
	Bibliografía	65

Contenido de la tesis

Los nematodos entomopatógenos, pertenecientes a las familias Heterorhabditidae y Steinernematidae, representan una herramienta valiosa en la lucha contra plagas agrícolas y forestales. Estos microorganismos, conocidos por su capacidad para parasitar insectos y proporcionar un control biológico efectivo, han atraído la atención de científicos y agricultores por décadas. La comprensión de la dinámica de población de estos nematodos y su interacción con las plagas objetivo en su papel como agentes de control biológico es esencial para aprovechar su máximo potencial en la gestión sostenible de plagas y reducir la dependencia de productos químicos nocivos, ayudando a la protección y conservación de suelos agrícolas.

En esta tesis, nos enfocaremos en la comprensión de la dinámica de población de nematodos entomopatógenos (NEP), como agentes de control biológico de la población de gallina ciega. Estas larvas de escarabajo son una plaga de importancia en la agricultura del maíz y otros cultivos. Ha sido objeto de estudio a nivel mundial en relación con la eficacia de los nematodos como agentes de control biológico.

A lo largo del primer capítulo, se abordarán aspectos clave de la biología, ecología y comportamiento de los nematodos entomopatógenos y de la gallina ciega, con el objetivo de proporcionar una base sólida para establecer el modelo de interacción Larva-Nematodo. Este estudio se basa en la premisa de que una comprensión más profunda de la dinámica poblacional e interacciones de estos nematodos permitirá optimizar sus aplicaciones en el control de plagas, mejorar la eficiencia de las estrategias de manejo integrado de plagas y, en última instancia, contribuir a la promoción de prácticas agrícolas más sostenibles y amigables para la conservación de suelos.

En el segundo capítulo, se aborda la aplicación práctica de los nematodos por aspersión, buscando lograr una distribución uniforme de estos organismos en el entorno agrícola. Se proponen cálculos y estrategias para garantizar que la aplicación de nematodos sea eficaz y eficiente, lo que contribuirá a maximizar su capacidad para controlar la población de gallina ciega y, por ende, proteger los cultivos de manera sostenible.

En el capítulo 3, se propone el modelo que describe la dinámica poblacional de la gallina ciega y su depredación por nematodos entomopatógenos aplicados por aspersión, además se explican los parámetros y términos que conforman el modelo. En el capítulo 4, se presenta información específica para el cálculo de dichos parámetros. Sin embargo, esta información resulta insuficiente, por lo que se colabora con el Complejo Regional Centro de la universidad para obtener los datos necesarios que permitan realizar las soluciones numéricas del modelo. Para finalizar, se lleva a cabo un análisis de posibles simplificaciones y ampliaciones del modelo.

Este trabajo es el primero en México sobre control biológico de plagas utilizando nematodos entomopatógenos con un enfoque matemático riguroso, que consiste en la propuesta y estudio de un modelo matemático que describe la evolución de la interacción entre las poblaciones de nematodos y plaga, bajo ciertas condiciones controlables, con el objetivo de minimizar la afectación a los cultivos.

Capítulo 1

Fundamentos básicos del control biológico de plagas: modelado matemático y planteamiento del problema

1.1. Control biológico

El control biológico se ha convertido en una alternativa prometedora para el manejo de plagas en la agricultura, ofreciendo una opción más sostenible y respetuosa con el medio ambiente en comparación con los métodos tradicionales basados en el uso de pesticidas químicos. Este enfoque aprovecha las interacciones naturales entre organismos para regular las poblaciones de plagas, utilizando depredadores, parásitos o enfermedades específicas que afecten a las plagas objetivo. Este tipo de práctica tiene pocos o nulos efectos secundarios.

El control biológico clásico es la introducción deliberada y establecimiento de uno o más enemigos naturales de la región de origen de una plaga exótica, específicamente con el fin de suprimir la abundancia de la plaga en una nueva región objetivo hasta un nivel en el que ya no cause daño económico (DeBach, 1964; DeBach y Rosen, 1991). Requiere una investigación exhaustiva para asegurar que el enemigo natural introducido no cause daños a otras especies. A diferencia del control biológico clásico, que busca establecer poblaciones autosostenibles de agentes de control, el control aumentativo se enfoca en intervenciones puntuales a corto plazo. Este enfoque se emplea con frecuencia en la agricultura para abordar de manera inmediata problemas específicos de plagas. Por otro lado tenemos el control biológico de conservación; éste se centra en potenciar la presencia de enemigos naturales ya existentes en el medio ambiente, creando condiciones que fomenten la supervivencia y la actividad de las especies benéficas.

Las plagas que pueden controlarse mediante la introducción de enemigos naturales incluyen invertebrados, vertebrados, malezas y enfermedades de las plantas. Los organismos que funcionan como enemigos naturales de las plagas de insectos incluyen depredadores vertebrados (p. ej., aves, reptiles, anfibios y peces) y depredadores invertebrados (principalmente artrópodos), parasitoides (insectos holometábolos que viven parasitariamente durante su etapa larvaria en un solo individuo de un huésped artrópodo, causando la muerte del huésped), microparásitos (virus, bacterias, hongos, protozoos, y nematodos entomopatógenos).

El control biológico clásico de las plagas de insectos, comenzó en 1888 cuando el ahora legendario depredador, el escarabajo vedalia (un parasitoide), fue importado de Australia y establecido en California, donde suprimió muy rápidamente las poblaciones de cochinilla algodonosa, que ha-

Fundamentos básicos del control biológico de plagas: modelado matemático y planteamiento del problema

1.2 Importancia de la modelación matemática del control biológico de plagas en suelos agrícolas

bía estado diezmando la industria de los cítricos en desarrollo (Caltagirone y Doult, 1989). Este proyecto pionero fue espectacular por varias razones: redujo las poblaciones de la plaga a densidades muy bajas, donde permanecen hasta el día de hoy, a menos que sean interrumpidas por la intervención de insecticidas de amplio espectro; proporcionó la primera evidencia experimental de que los parasitoides pueden actuar como especies clave que determinan el funcionamiento y la organización de un agroecosistema; y generó un tremendo interés y actividad en la promoción del uso de parasitoides para el control de plagas invasoras en todo el mundo.

Hasta la fecha se han producido más de 3.600 introducciones intencionadas de parasitoides contra más de 500 plagas de artrópodos en casi 200 países e islas de todo el mundo (Greathead y Greathead, 1992). No todas las introducciones han sido tan exitosas como en el ejemplo de vedalia; de hecho, solo el 30 % de las introducciones han resultado en el establecimiento del enemigo natural en la región objetivo y, de éstas, solo el 36 % han resultado en un control sustancial o completo de la plaga objetivo (Greathead y Greathead, 1992). La naturaleza esquiva del éxito en el control biológico fue evidente incluso para los primeros investigadores involucrados en tales programas y ha presentado el desafío de desarrollar un marco científico para explicar las razones del éxito y el fracaso.

En este trabajo restringimos nuestra atención a un solo grupo de enemigos naturales, los **nematodos entomopatógenos** (NEP), como *control biológico aumentativo* para la plaga de **larvas de escarabajo** (gallina ciega). Es importante mencionar que los nematodos entomopatógenos se han utilizado en programas de control biológico clásico, de conservación y aumentativo (Lacey & Georgis 2012).

1.2. Importancia de la modelación matemática del control biológico de plagas en suelos agrícolas

El modelado matemático desempeña un papel crucial en el estudio y la implementación efectiva del control biológico en la agricultura. Estos modelos proporcionan herramientas poderosas para comprender las dinámicas de las poblaciones de plagas y sus interacciones con los organismos de control biológico, así como para predecir el resultado de diferentes estrategias de manejo. A continuación, se destacan algunas razones clave de la importancia del modelado matemático en este contexto:

1.2.1. Comprensión de las dinámicas poblacionales

Los modelos matemáticos permiten capturar las complejas interacciones entre las poblaciones de plagas, los depredadores y los parásitos, así como con los factores ambientales que influyen en su dinámica. Esto proporciona una comprensión más profunda de cómo evolucionan las poblaciones a lo largo del tiempo y cómo pueden ser influenciadas por intervenciones de control biológico.

1.2.2. Optimización de estrategias de control

Los modelos matemáticos pueden utilizarse para evaluar y comparar diferentes estrategias de control biológico en términos de su eficacia y rentabilidad. Esto incluye la optimización de la liberación de organismos de control biológico, la planificación de épocas de liberación y la determinación de dosis óptimas.

1.2.3. Predicción de resultados a largo plazo

Mediante el modelado matemático, es posible prever los efectos a largo plazo de las intervenciones de control biológico en los ecosistemas agrícolas. Esto ayuda a anticipar posibles consecuencias no deseadas y a diseñar estrategias de manejo más sostenibles y resilientes.

1.3. Ejemplos de modelos implementados y sus resultados

1.3.1. Modelo de Lotka-Volterra

Este es uno de los modelos más clásicos utilizados en el estudio de las interacciones entre especies, como las relaciones presa-depredador. Se ha aplicado en el contexto del control biológico para entender cómo la introducción de depredadores o parásitos afecta las poblaciones de plagas en los cultivos. Los resultados de estos modelos han demostrado cómo la presencia de organismos de control biológico puede estabilizar las poblaciones de plagas y prevenir brotes masivos.

Un ejemplo clásico es el análisis de la dinámica poblacional del linco canadiense (depredador) y la liebre americana (presa) (Gilpin, 1973). Los datos históricos de la Compañía de la Bahía de Hudson sobre la venta de pieles de estas especies mostraban fluctuaciones en sus poblaciones, con picos de abundancia de linces que siguen a los picos de abundancia de liebres. El modelo de Lotka-Volterra explicó estas oscilaciones como resultado de la interacción depredador-presa.

Otro ejemplo es el análisis de las relaciones entre dos especies de orugas de la soja -*Rachiplusia nu* y *Pseudoplusia includens*- y sus parasitoides (Oancea y Grosu, 2011). Las simulaciones numéricas basadas en este modelo mostraron que la introducción de enemigos naturales puede mantener la población de plagas por debajo del nivel de daño económico. Sugieren que es posible controlar las plagas al sincronizar la población de la plaga con la población del parasitoide. Este control puede lograrse mediante la **manipulación de las condiciones iniciales** y el ajuste de los **parámetros de control**. Sin embargo, en un caso de estudio específico que involucraba dos especies de orugas de la soja y un parasitoide, su modelo no logró mantener la población de plagas por debajo del umbral económico. Esto resalta la importancia de considerar la complejidad de las interacciones en sistemas con múltiples especies.

El modelo de Lotka-Volterra ofrece una representación simple y comprensible de la dinámica depredador-presa, permitiendo predecir las fluctuaciones de las poblaciones y la estabilidad del sistema. Permite comprender cómo la densidad de la población afecta las tasas de natalidad y mortalidad de las plagas, lo que proporciona información valiosa para el control biológico. Además, la teoría de **control óptimo** se puede aplicar al modelo de Lotka-Volterra para encontrar las mejores estrategias para el manejo de plagas, optimizando el uso de medidas de control y minimizando los costos. Algunas de las suposiciones del modelo, como el crecimiento exponencial de la presa en ausencia de depredadores y el apetito ilimitado de los depredadores, no se ajustan a la realidad. Además, el modelo no considera factores como la competencia intraespecífica e interespecífica, la estructura de edades de las poblaciones y la heterogeneidad espacial del ambiente.

1.3.2. Modelo de dinámica de epidemias transmitidas por plagas y controladas por agentes externos

Estos modelos se centran en la propagación de enfermedades entre poblaciones de organismos dañinos para los cultivos. Se han utilizado para predecir la propagación de enfermedades de insectos transmitidas por insectos a las plagas, como el virus del mosaico del pepino, para evaluar la eficacia de la introducción de organismos parasitoides como método de control. Los resultados de estos modelos han ayudado a diseñar estrategias de control biológico más efectivas y a comprender mejor la dinámica de las enfermedades en los cultivos.

Un ejemplo de la aplicación de estos modelos es el estudio de la propagación de enfermedades microbianas en poblaciones de plagas. Un modelo que analiza una estrategia de control impulsivo basada en procesos biológicos mostró la existencia de una solución periódica globalmente estable que erradica las plagas susceptibles cuando el período de impulsos es menor que un valor crítico.

Esta solución implica oscilaciones en las poblaciones de plagas susceptibles e infectadas, maximizando la infección en las plagas susceptibles mientras las plagas infectadas tienen un impacto mínimo en los cultivos. Sin embargo, cuando esta solución pierde estabilidad, se observa una secuen-

cia característica de bifurcaciones que conduce a una dinámica caótica, incluyendo bifurcaciones de duplicación de período, caos y atractores extraños, lo que evidencia la complejidad del modelo (Wang, Chen, & Nieto, 2010).

Es importante destacar que existen dos clases principales de modelos para epidemias: modelos **estocásticos** y modelos **deterministas**. Los modelos estocásticos, como los procesos de Markov, consideran la aleatoriedad en la transmisión de enfermedades, mientras que los modelos deterministas, como los modelos compartimentales, utilizan ecuaciones diferenciales para describir la dinámica promedio de la población.

Sin embargo, estos modelos también presentan limitaciones. La precisión de las predicciones depende de la calidad de los datos epidemiológicos y de la capacidad del modelo para capturar la heterogeneidad de la transmisión y la respuesta de las plagas a la infección.

1.3.3. Modelos de dinámica de poblaciones espaciales

Estos modelos tienen en cuenta la distribución espacial de las poblaciones y los efectos del movimiento de individuos. Se han utilizado para estudiar cómo la dispersión de depredadores o parásitos afecta la distribución y abundancia de las plagas en paisajes agrícolas.

Colombo y Rossi desarrollaron un marco analítico para simular estrategias de control biológico de plagas mediante el despliegue de depredadores (Colombo y Rossi, 2020). Su modelo permite evaluar diferentes estrategias, como el despliegue uniforme de depredadores en toda la región durante intervalos de tiempo cortos o largos, la liberación alternada en regiones específicas o su inserción estratégica en áreas seleccionadas. El modelo matemático utilizado se basa en un sistema de ecuaciones en derivadas parciales de tipo integro-diferencial, con componentes hiperbólicos y parabólicos. Mientras las plagas se dispersan de acuerdo con el operador de Laplace, los depredadores se mueven hacia regiones de alta densidad de plagas a una velocidad finita. Este enfoque permite comparar la efectividad de distintas estrategias de control, optimizando los resultados en función del tiempo y el espacio.

Los modelos de dinámica de poblaciones espaciales permiten analizar la complejidad de la **dispersión** de las plagas y la **interacción** entre poblaciones en diferentes lugares. Sin embargo, estos modelos requieren datos espaciales detallados y pueden ser computacionalmente costosos.

En resumen, el modelado matemático es una herramienta invaluable en el estudio y la implementación del control biológico en la agricultura, permitiendo una comprensión más profunda de las dinámicas de las poblaciones y facilitando la toma de decisiones informadas para el manejo de plagas.

1.3.4. Estado del arte

Las aplicaciones matemáticas relacionadas con nematodos y gallina ciega, se limitan principalmente a análisis estadísticos, con experimentos diseñados para evaluar la efectividad de los nematodos en campo (Núñez, 2011). Al momento, no se han encontrado modelos matemáticos específicos de la gallina ciega, ni al uso de nematodos entomopatógenos aplicados a gallina ciega. La literatura disponible se centra en marcos y modelos generales para poblaciones de plagas no especificadas o, en algunos casos, en modelos desarrollados para otras especies de plagas que no son de nuestro interés. Para los nematodos entomopatógenos, se ha identificado el desarrollo de un modelo de historial de eventos masivos basado en espacio de estados (SSB) para analizar datos reales sobre la invasión masiva de dos especies de nematodos parásitos en dos especies de larvas hospedadoras de polilla de la cera, cuya larva es conocida como gusano de la cera (*Galleria mellonella*) (Fushing et al., 2009). Este modelo demostró ser coherente con la biología de los nematodos como parásitos, proporcionando resultados relevantes, aunque hasta el momento no se ha aplicado específicamente al caso de la gallina ciega. En el estudio de la invasión por NEP, se propone que una variable no

observada del espacio de estados podría representar un estado fisiológico que detiene inicialmente a la mayoría de los NEP de tomar la decisión de invadir al huésped. Un comportamiento grupal se activa cuando individuos líderes, más propensos al riesgo, inician la invasión, lo que lleva al resto de la población a seguirlos. Sin embargo, indican que el modelo podría ser insuficiente para capturar sistemas de toma de decisiones más complejos o analizar datos más detallados, lo cual será posible con futuros avances tecnológicos en la recolección de datos.

1.4. Gallina ciega (*Phyllophaga* spp)

La gallina ciega, también conocida como gusano blanco, es el término comúnmente utilizado para referirse a la etapa larvaria de varias especies del género *Phyllophaga*, un grupo de escarabajos que pertenecen a la familia Scarabaeidae (Fig. 1.1). Debido a las semejanzas físicas externas de los adultos y de las larvas de este género, usualmente se manejan como un solo grupo, compartiendo hábitos y biología similares.

A continuación, se detalla su biología, ecología y los programas de control empleados para mitigar sus efectos.



Figura 1.1: a) Larva de los escarabajos del género *Phyllophaga*, también conocida como gallina ciega. b) Escarabajo del género *Phyllophaga*. Fuente Koppert

1.4.1. Biología de la gallina ciega

Morfología

Larvas: Las larvas son de color blanco cremoso con cabezas marrones y cuerpos en forma de C. Poseen mandíbulas fuertes para masticar raíces. Las larvas varían en longitud de 10 a 42 mm dependiendo de la especie y la edad, la alimentación y las condiciones ambientales (Ramírez y Castro, 2000). Fig. 1.1 a)

Adultos: Los escarabajos adultos tienen cuerpos ovalados y son generalmente de color marrón oscuro a negro. Miden entre 1 y 2 centímetros de largo (Ramírez y Castro, 2000). Fig. 1.1 b)

Alimentación

Larvas: Los estadios larvales de estos escarabajos son los que causan daño en los cultivos, ya que se alimentan de las raíces de las plantas (rizófagas), lo que da como resultado un estrés hídrico y a la larga la muerte de la planta; lo que puede causar daños significativos en cultivos agrícolas, céspedes y jardines.

Existen otras especies de larvas con otros hábitos alimenticios; las saprófagas que se alimentan de materia orgánica en descomposición (especies de los géneros *Cyclocephala*, *Ligyris* y *Euphoria*), y las facultativas que se alimentan de raíces en suelos con escasa materia orgánica o cuando

compiten con otras larvas (especies de los géneros *Strategus*, *Cotinis* y *Dyscinetus*). Las gallinas ciegas saprófagas benefician el suelo como lo hacen las lombrices de tierra porque sus movimientos ayudan a que circule el agua y el aire entre las raíces y las partículas de suelo. Los NEP, no distinguen entre larvas de escarabajo *beneficiosas* y *dañinas*, de momento no se considerarán en el modelo. El impacto que tendrían en el modelo, es que se agregarían los nematodos que se desarrollaron dentro de la larva, a la población total, debido a estos contactos (Ver secciones 3.4, 4.1.3).

Adultos: Los escarabajos adultos de *Phyllophaga* se alimentan principalmente de follaje de una variedad de árboles y arbustos. El consumo de follaje por parte de los adultos puede causar defoliación parcial, lo que debilita a las plantas y puede reducir su capacidad fotosintética, afectando su crecimiento y producción. Sin embargo, el daño causado por los adultos suele ser menos significativo en comparación con el impacto de las larvas en las raíces de las plantas cultivadas.

Ciclo de vida

En México y América Central, se identifican dos especies de *Phyllophaga* de relevancia económica. Una de estas especies, con un ciclo de vida de dos años, predomina en las zonas más al norte de la región, especialmente en suelos de baja elevación y en áreas que experimentan largas temporadas de sequía, que oscilan entre los 4 y 6 meses. Por otro lado, las especies con un ciclo de vida de un año se encuentran más distribuidas en suelos de elevación media y alta, y habitan en regiones donde la sequía es más breve, durando entre 2 y 3 meses.

Las gallinas ciegas presentan un ciclo biológico cuya duración varía en función de la especie y las condiciones ecológicas. Este ciclo comprende **una fase de huevo; tres estadios o instares larvales, o fases de gallina ciega (L_1 , L_2 y L_3); una fase de pupa y la etapa adulta.** (Romero-López, A., Morón, M., & Aragón, A., 2010).

1. Huevos: El ciclo de vida de las gallinas ciegas comienza con la puesta de huevos por parte de las hembras adultas. Estos huevos suelen ser depositados en el suelo, a menudo en áreas con materia orgánica en descomposición. El periodo de huevo dura 7-14 días (0.5 meses), variando también entre especies y por las condiciones ambientales. Conocer la cantidad de huevos depositados por unidad de área y su tasa de eclosión es crucial para predecir el número de larvas de L_1 que emergerán en un determinado periodo (ver sección 4.1.4).

2. Larvas: De los huevos emergen larvas que se alimentan de raíces y materia orgánica en el suelo. Durante esta etapa, las larvas pasan por 3 instares, creciendo gradualmente en tamaño. Este período larval puede durar de 9 a 21 meses, dependiendo de la especie y las condiciones ambientales.

Para especies de ciclo anual los 3 instares duran de 6 a 8 semanas (42-49 días o 1.5-2 meses). el tercer instar es la que causa mas daño pues se alimenta vorazmente para pasar a la fase de pupa. Las larvas de primer estadio se encuentran desde junio hasta octubre, las de segundo estadio desde junio hasta noviembre y las de tercer estadio se observan entre agosto y mayo. Vemos que hay un solapamiento entre estadios con lo cual existe competencia entre estas por los recursos (ver sección 1.4.2: Relaciones interespecíficas e intraespecíficas).

Las larvas de las especies con ciclo de vida de dos años después del segundo instar construyen una celda en la tierra y permanecen inactivas por 7-8 meses, es decir entran en un periodo de diapausa. En este periodo las larvas no se mueven y también son susceptibles a la infección por nematodos.

Estos periodos pueden variar por especie, región, cultivo y condiciones ambientales. Con frecuencia las gallinas ciegas sincronizan su desarrollo con el cultivo de la región donde se encuentran. Esto lo discutimos más a detalle en la sección 1.4.2

En esta fase, es cuando se conoce como gallina ciega, y es la fase susceptible a la infección por nematodos. A medida que las larvas crecen y avanzan a estadios más avanzados, su cutícula se endurece y se hace más gruesa, lo que puede dificultar la penetración de los nematodos. Algunas especies de nematodos también pueden entrar por boca y ano de la larva.

Para la producción de caña de azúcar las áreas de alta infestación por gallina ciega son aquellas

Fundamentos básicos del control biológico de plagas: modelado matemático y planteamiento del problema

1.4 Gallina ciega (*Phyllophaga* spp)

que sobrepasan el valor medio de 40 larvas/m² en los meses de julio-agosto (José Manuel, et al. 2019). Durante las infestaciones más serias en estos cultivos es posible encontrar de 80 a 100 larvas por metro cuadrado (Roberto , C.V. , & Andrés , 2022).

3. Pupa: Al final de su período larval, las gallinas ciegas entran en la etapa de pupa. Durante esta fase, la larva se transforma en un adulto completamente formado. La pupa está envuelta en un capullo en el suelo, donde la transformación ocurre; este instar dura un poco más de un mes, entre 3 a 6 semanas (21-42 días) y en este periodo los nematodos entomopatogenos ya no pueden penetrar.

4. Adultos: Una vez completada la metamorfosis, y al inicio de las lluvias, los adultos emergen del suelo. Los adultos son escarabajos de tamaño mediano, generalmente de color marrón oscuro a negro, con antenas cortas (Fig 1.1). Durante su etapa adulta, que dura de uno a dos meses, son activos durante la noche y se alimentan de follaje en algunas especies. Los adultos pueden ser retirados del plantío con trampas de luz o feromonas, para evitar que se reproduzcan y depositen los huevos (ver sección 1.4.3).

5. Reproducción: Después de emerger del suelo, los adultos buscan pareja para el apareamiento. Las hembras vuelven a depositar huevos en el suelo, comenzando un nuevo ciclo de vida. La cantidad de huevos que depositan las hembras varía dependiendo de la especie, pero una sola hembra puede depositar entre 10 y 40 huevos, en una o varios periodos de oviposición de 2 a 4 días cada uno, las deposita sin un aparente patrón donde la hembra considere que tendrán buenas condiciones para su desarrollo. Esta etapa final del ciclo de vida dura entre 8 y 12 semanas.

Es importante tener en cuenta que el ciclo de vida específico puede variar entre especies de *Phyllophaga* y en diferentes regiones geográficas. Además, las condiciones ambientales, como la temperatura y la humedad del suelo, pueden influir en la duración de cada etapa del ciclo de vida.

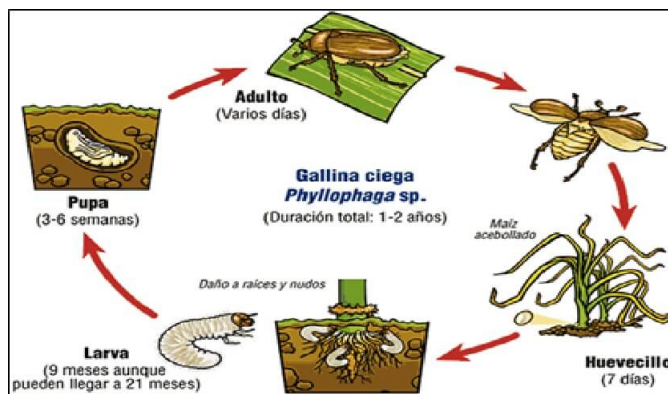


Figura 1.2: Ciclo de vida de la gallina ciega (*Phyllophaga* spp). Fuente: Generacion verde

1.4.2. Ecología de la gallina ciega

Hábitat

Las larvas se encuentran principalmente en suelos bien drenados y ricos en materia orgánica. Prefieren áreas agrícolas, jardines y pastizales donde pueden encontrar abundantes raíces para alimentarse. Tienen una distribución geográfica amplia, abarcando principalmente América del Norte, Central. También se encuentran en algunas regiones de Europa y Asia. Esta distribución global se debe a su adaptabilidad a diversos tipos de suelos y climas (Bhat, Chaubey & Askary, 2020).

Relaciones ecológicas

Depredadores: Algunas aves, especialmente aquellas que buscan alimento en el suelo, cavan para extraer las larvas y alimentarse de ellas. Animales como topes, ratones y zorrillos excavan en busca de larvas, ya que constituyen una fuente rica en proteínas. Otros insectos depredadores y arañas también cazan las larvas de *Phyllophaga*. Estas depredaciones no han sido cuantificadas, con lo cual no es posible establecer una tasa de depredación por esos animales. Con el modelo establecido en este trabajo, mas adelante se podría asumir que existe esta tasa de depredación y evaluar si es significativo para la reducción de la población de plaga (ver sección 4.3).

Competencia interespecífica: Las larvas de la gallina ciega compiten con las larvas de otras especies de insectos que también se alimentan de raíces, por ejemplo las gallinas ciegas facultativas, el gusano alfilerillo (*Diabrotica* spp.), y el gusano de alambre (*Eleodes* spp. y *Melanotus* spp.). Recordemos que las gallinas ciegas *dañinas* se alimentan únicamente de las raíces de plantas (rizofagas).

Competencia intraespecífica Las larvas de *Phyllophaga* compiten con otras larvas de la misma especie. La competencia se intensifica cuando hay una alta densidad de larvas alrededor de las raíces de un mismo cultivo, lo que reduce la disponibilidad de alimento. Sin embargo, si el recurso alimenticio es abundante, la competencia disminuye.

La competencia afecta las tasas de transición entre instares, manifestándose en términos de tipo logístico en el modelo de interacción larva-nematodo (ver sección 3.2.2). Para modelar correctamente estas dinámicas, Es fundamental identificar y cuantificar el umbral crítico de larvas por área de cultivo, a partir del cual la competencia comienza a afectar negativamente el desarrollo larvario. Este valor umbral (K) debe ser establecido mediante estudios empíricos y observaciones de campo.

Parasitismo y Patógenos: Las larvas de *Phyllophaga* son susceptibles a varios parasitoides y patógenos naturales:

- Nematodos entomopatógenos: Estos pequeños gusanos infectan a las larvas y liberan bacterias simbióticas que matan al huésped, utilizando sus tejidos como fuente de nutrientes. En estos nos enfocaremos para este trabajo.
- Hongos entomopatógenos: Hongos como *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae* pueden infectar y matar a las larvas, proliferando dentro de sus cuerpos y diseminándose a través del suelo.
- Avispas parasitoides: Algunas especies de avispas depositan sus huevos dentro o sobre las larvas de *Phyllophaga*. Las larvas de las avispas se alimentan del huésped, eventualmente matándolo.

Teniendo lo anterior en cuenta se pueden considerar 5 tasas relacionadas con la desaparición de la gallina ciega: la tasa de transición entre estadios ($\tau_{i,i+1}$), la tasa de mortalidad natural (μ_i), la tasa de mortalidad por encuentro de nematodos entomopatógenos (β_i), y la tasa de depredación y parasitismo natural (ν_i), que puede considerarse sumada a la tasa de mortalidad natural, dando una tasa de mortalidad promedio (ϱ_i). Como veremos en la sección 3.4 solo consideraremos las tasas $\tau_{i,i+1}$, β_i y μ_i .

Impacto en la agricultura

En sistemas naturales, las larvas de gallina ayudan a reciclar materia orgánica y pueden influir en la estructura de la vegetación al afectar la salud de las plantas. Sin embargo éstas son consideradas plagas debido a su capacidad de causar daños severos a cultivo, que representan algunos de los cultivos más importantes y económicamente valiosos en muchas regiones del mundo: maíz, zetas, frijol, papa, tomate, cebolla, zanahoria, pastos y forrajes. Estos sistemas agrícolas no solo son fundamentales para la alimentación y la industria, sino que también son particularmente vulnerables a la infestación por larvas de gallina ciega. El alcance de la gallina ciega en los cultivos es

bastante amplio. Cada cultivo presenta particularidades en cuanto a las características del terreno, las dimensiones del cultivo tanto a nivel planta como a nivel parcela, los tiempos de cosecha, así como la disponibilidad de información y de estudios específicos con larvas de *Phyllophaga*.

La investigación reveló que, entre todos los cultivos analizados, el **maíz** destaca por encima de los demás, debido a su alto valor comercial, su prevalencia en la agricultura global. Esto hace factible para los agricultores adquirir productos a base de nematodos entomopatógenos para tratar la plaga de gallina ciega, pues pueden rentabilizar el costo de estos. Existe una cantidad significativa de información sobre el *complejo gallina ciega* en relación con este cultivo. En la sección 1.2 vimos como el ciclo de vida de la gallina ciega esta bien sincronizado con el ciclo agrícola del maíz, siendo altamente vulnerable a las infestaciones de gallina ciega.

Las gallinas ciegas rizófagas y ocasionalmente las facultativas llegan a causar serios daños a la agricultura y plantíos forestales, disminuyendo el rendimiento de las cosechas hasta en un 50 %, en el maíz la pérdida equivale a 1,300 kg de grano por hectárea (Ríos y Romero, 1982). Otros autores mencionan que puede provocar daños de hasta el 15 % en el cultivo de maíz, representando pérdidas anuales de 135 millones de dólares en Latinoamérica (Argüello et al., 1999). Aragón y Morón (1998) documentaron densidades poblacionales de hasta 122 larvas de *Phyllophaga vetula* por m^2 , causando daños significativos en cultivos de maíz. Por su parte, Nochebuena (2005) señaló que la especie *Phyllophaga ravida* es la más abundante en cultivos de maíz en localidades cercanas a la ciudad de Puebla.

Al enfocar nuestro análisis en el maíz, podemos asegurar que el modelo sea aplicado a un cultivo de gran relevancia y que los resultados obtenidos sean directamente útiles para la mitigación de daños en uno de los pilares de la agricultura.

1.4.3. Control y manejo

El control de la gallina ciega puede ser un desafío debido a su ciclo de vida prolongado y su capacidad para causar daños significativos en los cultivos. Algunas estrategias comunes de control incluyen:

1. *Control cultural*: El manejo adecuado del suelo, como la rotación de cultivos, la labranza profunda y el mantenimiento de la salud del suelo, puede reducir la población de larvas de gallina ciega al interrumpir su ciclo de vida y disminuir la disponibilidad de alimento. En la región mixteca de Puebla, se recomienda la rotación de cultivos de maíz con Jamaica para reducir las poblaciones de *Phyllophaga obsoleta* y *Phyllophaga ravida* dado que la raíz leñosa de la jamaica es menos apetecible para la plaga (Nájera et al., s/a).

Se debe arar la tierra inmediatamente después de la cosecha, para que los huevos, gallinas ciegas y pupas queden expuestas al sol, mueran o sirvan de alimento a pájaros, sapos, gallinas, pollos y otros animales. (Ayala & Monterroso, 1997) La rotación de cultivos modificaría los recursos disponibles para las larvas de gallina ciega, afectando por tanto las tasas de transición y reproducción de las larvas y escarabajos de manera abrupta.

2. *Control químico*: El uso de insecticidas específicos para el control de larvas de gallina ciega puede ser una opción en casos de infestaciones graves. Sin embargo, se debe tener precaución para evitar impactos negativos en el medio ambiente y otros organismos no objetivo. Estos incluyen insectos benéficos como abejas, mariposas, catarinas y depredadores naturales de *Phyllophaga* spp., además de organismos del suelo como lombrices, hongos y bacterias esenciales para la fertilidad. También pueden verse impactados anfibios, reptiles y aves insectívoras que dependen de estos insectos como alimento, así como pequeños mamíferos como murciélagos y roedores. Además, existe el riesgo de contaminación del agua, lo que afectaría a organismos acuáticos.

3. *Control mecánico o manual*: Las trampas mecánicas con feromonas son herramientas eficaces y específicas utilizadas para el control de escarabajos en cultivos agrícolas. Estas trampas utilizan feromonas, que son compuestos químicos que imitan las señales de comunicación entre insectos, para atraer a los escarabajos hacia la trampa y capturarlos (Nochebuena y Aragón (2005).

4. *Control biológico*: La introducción de organismos depredadores o parasitoides específicos

de las larvas de gallina ciega puede ayudar a controlar su población de manera natural. En este trabajo se consideraran 2 familias de nematodos entomopatógenos que han mostrado eficacia en el control de esta plaga. En trabajos posteriores se podría incluir a los hongos entomopatógenos y a las avispa parasitoides para un mejor control de las poblaciones de gallina ciega.

De todos estos esquemas de control, nosotros vamos a estudiar solo un caso particular de control de gallina ciega mediante el uso de nematodos entomopatógenos.

1.5. Nematodos entomopatógenos

En el contexto de la agricultura, los nematodos se dividen en dos grupos principales: los nematodos parásitos de plantas y los nematodos parásitos de insectos. En este trabajo, nos centraremos en los nematodos parásitos de insectos, a los que nos referiremos como nematodos entomopatógenos (NEP) o simplemente como nematodos. Muchas familias de nematodos están asociadas con insectos ya sea por forosis, parasitismo o patogenesis. Sin embargo solamente dos - *Steinernematidae*, y *Heterorhabditidae* - son actualmente usadas como agentes de control biológico de plagas de insectos y producidas comercialmente (Lacey & Kaya 2007). Estas familias de nematodos son únicas ya que : (1) son los únicos nematodos que están asociados simbióticamente con alguna bacteria que pueden introducir en el hemocele de los insectos, (2) son los únicos patógenos de insectos que tienen un rango de huéspedes que incluyen la mayoría de ordenes y familias de insectos, y (3) pueden ser producidos o cultivados en masa, en laboratorio en medios sólidos o líquidos artificiales (Kaya & Gaugler, 1993). Esta capacidad de producción masiva es de suma importancia, ya que hay un desarrollo de una industria paralela a la agricultura con sus propios costos de producción y venta.

Los nematodos entomopatógenos tienen el potencial de ser utilizados como un método de control biológico tanto en aplicaciones al suelo como foliares; sin embargo, esta trabajo se centra en su uso para el tratamiento de plagas del suelo. El principal desafío que enfrentaremos después de establecer el modelo de interacción larva-nematodo es garantizar que el daño al cultivo por gallina ciega se reduzca a niveles no dañinos para los cultivos con la dosis mínima de nematodos entomopatógenos, planteando el problema de control optimo para el modelo. Este aspecto es de gran interés para los agricultores, quienes buscan soluciones eficientes y económicamente viables para el control biológico de plagas.

1.5.1. Biología de los nematodos entomopatógenos

Morfología

Los nematodos, también conocidos como gusanos redondos debido a que tienen el cuerpo alargado y ahogado en los extremos, comprenden un phylum tremendamente diverso y distribuido en habitats variados más que cualquier otro grupo de animales excepto por los artrópodos. Potencialmente hay más tipos de insectos plaga que tipos de nematodos entomopatógenos para controlarlas, aunque un nematodo entomopatógeno (NEP) puede penetrar varias familias de insectos (Tanada & Kaya, 1993; Lee, 2002). Poseen sistema digestivo, reproductivo y muscular, y sistemas excretorio y nervioso simples; pero carecen de sistema circulatorio y respiratorio Figura 1.3 (Lacey & Kaya, 2007). Son heterótrofos y de vida libre, terrestres o acuáticos, con un ciclo de vida variable. La mayoría son parásitos de plantas y animales, incluido el hombre, y para este estudio nos ocuparemos de los que parasitan artrópodos (De Erize & González, 2012).

Steinernema: Los nematodos de este género son pequeños y vermiformes (en forma de gusano). Presentan una fase infecciosa llamada “infectivo juvenil” (IJ), que es el estadio resistente y móvil que busca y penetra en los insectos hospedadores. Este es el instar que entra en el modelo larva-nematodo, pues los demás instares del nematodo se desarrollan dentro de la larva. El principal rol del simbiote bacteriano es convertir los tejidos y órganos del huésped insecto en una sopa de nutrientes que favorece el crecimiento y desarrollo del nematodo.

El tamaño de los IJ de *Steinernema* puede variar considerablemente entre las especies. Según Khuong B. Nguyen, los IJ de *Steinernema* se pueden agrupar en cuatro categorías según su longitud:

- Longitud del IJ mayor de 1000 micrómetros: Este grupo incluye especies como *S. australe*, *S. phyllophagae*, *S. vulcanicum*, entre otras .
- Longitud del IJ menor de 1000 pero mayor de 700 micrómetros: Este grupo incluye especies como *S. akhursti*, *S. ashuiense*, *S. hebeiense*, entre otras .
- Longitud del IJ menor de 700 pero mayor de 600 micrómetros: Este grupo incluye especies como *S. carpocapsae*, *S. feltiae*, *S. riobrave*, entre otras .
- Longitud del IJ menor de 600 micrómetros: Este grupo incluye especies como *S. scapterisci* y *S. kraussei* .

En un estudio sobre *S. carpocapsae* (ver sección 1.6.1), se encontró que Los IJ de *S. carpocapsae* miden entre 0.44 y 0.65 mm de longitud con una proporción de IJ pequeños a IJ de tamaño normal de 2.5:1 (Yu, et al. 2008)

Heterorhabditis: Similar a *Steinernema*, estos nematodos también tienen una fase juvenil infectiva. La principal diferencia morfológica es que *Heterorhabditis* puede penetrar a través de la cutícula de los insectos hospedadores, mientras que *Steinernema* generalmente ingresa a través de aperturas naturales como la boca, el ano o los espiráculos. Esta diferencia afecta a la tasa efectiva de contagio de cada nematodo, como se describe en la sección 1.4.2.

Al igual que en *Steinernema*, el tamaño de los IJ de *Heterorhabditis* también varía entre las especies. En general, los IJ de *Heterorhabditis* (ver sección 1.6.1) son un poco más grandes que los de *Steinernema*. Por ejemplo, los IJ de *H. bacteriophora* miden entre 0.4 y 1.5 mm de longitud (Shapiro-Ilan & Gaugler, 2010).

Ambos géneros son acuáticos, sin embargo, necesitan una película de agua para poder moverse y sobrevivir en el ambiente terrestre. Esto es un factor clave para el modelo pues los encuentros entre nematodos y larvas de gallina ciega podrían disminuir si no hay condiciones favorables para los nematodos, esto puede ser modelado con las tasas β_i y η_i , que pueden ser considerados como constantes o funciones (ver sección 4.1.3). Además, tienen distintas estrategias de reproducción que ocurren dentro de la larva así como diferentes mecanismos de penetración en la larva. Al no tener calculadas las tasas de encuentros para cada género no podemos afirmar que estas pequeñas diferencias afectan las tasas para cada género, sin embargo sí podemos decir que los proveedores recomiendan uno u otro género para distintas plagas objetivo. Esto es un indicio a que existen diferencias en las tasas de encuentro.

Alimentación

Ambos géneros se alimentan de los tejidos de los insectos infectados. Al penetrar y liberar su respectiva bacteria, esta convierte los tejidos del insecto en nutrientes accesibles para los nematodos.

Son llamados nematodos entomopatógenos (NEPs) porque tienen la habilidad de matar al insecto huésped de 2 a 7 días, dependiendo de las condiciones ambientales y la especie de nematodo involucrada. Este desfase de los encuentros se reflejará en el modelo con la tasa de encuentros η_i y β_i de larvas de gallina ciega con los NEP considerando un retraso temporal para las poblaciones (ver sección 3.4).

Esta rápida mortalidad es atribuida a la asociación mutualista con su bacteria del género *Xenorhabdus* para *Steinernema* y *Photorhabdus* para *Heterorhabditis*. Aunque estas familias tienen una biología muy similar, no están muy relacionada filogenicamente (Chen, Chen & Dickson, D. W., 2004). Tienen distintas estrategias de reproducción y características morfológicas. (Kaya & Gaugler, 1993; Burnell & Stock, 2000; Lacey & Kaya 2007).

Ciclo de vida

Steinernema y *Heterorhabditis* son parásitos obligados en la naturaleza. Si un parásito obligado no puede conseguir un huésped, no logrará reproducirse, entrará en estado de diapausa que puede durar hasta 6 meses, y en el peor caso morirá. Este factor influye directamente en la tasa de mortalidad natural de los nematodos y en su capacidad para controlar la población de gallina ciega.

Los NEPs pasan por un ciclo de vida complejo y altamente sincronizado. El ciclo de vida de los nematodos entomopatógenos, como *Heterorhabditis bacteriophora* o *Steinernema carpocapsae*, es corto en comparación con el de la gallina ciega, varios días contra periodos de 1 y 2 años, respectivamente. Como todos los nematodos, tienen seis etapas: huevo, 4 estados juveniles (J1, J2, J3 o IJ, y J4) y el adulto. Su ciclo de vida típico consta de las siguientes etapas:

Fase infectiva: Los nematodos juveniles infectivos (IJs o J3s) son el estadio en el que el nematodo encuentra e invade al huésped. Estos IJs son altamente resistentes y móviles, capaces de localizar y penetrar el cuerpo de un insecto huésped (las marcas comerciales los venden en esta etapa).

El tiempo promedio que una larva tarda en hacer contacto con un nematodo, depende de la densidad inicial de ambos en el suelo; la distribución inicial de las larvas alrededor de un cultivo y la dispersión de los nematodos después de la aplicación influyen las tasas de contacto η_i y β_i , más adelante se explicará en la sección 4.1.3. En condiciones experimentales, la mortalidad de larvas significativa se observa generalmente dentro de una semana, lo que indica un contacto e infección relativamente rápidos en condiciones favorables, 7 días contra 1-2 meses de desarrollo larval por estadio.

Una vez dentro, liberan bacterias simbiotas específicas que ayudan a matar al insecto y proporcionan una fuente de alimento para el nematodo. La familia Steinernematidae libera a su bacteria simbiota (*Xenorhabdus*) por defecación, y *Heterorhabditis* libera a *Photorhabdus* a través de la boca. (Kaya & Gaugler, 1993; Burnell & Stock, 2000; Lacey & Kaya 2007).

Se necesitan múltiples nematodos para que puedan infectar a una sola larva. Los productores de nematodos recomienda una **dosis** o **densidad superficial** de aproximadamente 25 nematodos juveniles infectivos por centímetro cuadrado para una buena infección por parte de *Heterorhabditis* o *Steinernematidae* ($250,000 \text{ nematodos}/m^2$ o $2,5 \times 10^9 \text{ nematodos}/ha$) (ver secciones y 1.6.1 2.2). En el estudio realizado por el Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), del Instituto Politécnico Nacional (IPN); se reporta que se necesitan alrededor de 963 nematodos *Steinernema glaseri* para infectar una larva *Phyllophaga vetula*. Teniendo en cuenta que las copas del experimento tenían un área de $38,5 \text{ cm}^2$, y suponiendo que los nematodos se distribuyen *uniformemente* en el área, la dosis aplicada habría sido de $26 \frac{\text{nematodos}}{\text{cm}^2}$ (Girón-Pablo, y otros, 2015). Esto es si se supone que los nematodos fueron aplicados de manera uniforme sobre la superficie, pues en el artículo no se menciona el método usado para inocular los nematodos.

De cada larva muerta por infección, pueden emerger varios miles de juveniles infecciosos (IJ). De una larva de gallina ciega infectada, pueden emerger aproximadamente entre **50,000 y 100,000 nematodos** juveniles de la especie *Heterorhabditis bacteriophora*, mientras que para *Steinernema carpocapsae* el rango es de **20,000 a 50,000 nematodos** (Lacey & Kaya 2007). La cantidad de nematodos emergentes depende del tamaño y la disponibilidad de nutrientes ofrecidos por el hospedero. Por ejemplo, para un nematodo aislado en Alcalá, Valle del Cauca, Colombia denominado *Heterorhabditis* sp. SL0708, aplicado a larvas de *Galleria mellonella* (12-25 mm de longitud) (Lepidoptera: Pyralidae); emergen en promedio 200.000 IJ después de haber transcurrido 19 días desde la infección hasta la recuperación de IJ. Recordemos que las larvas de *Phyllophaga* spp. varían en longitud de 10 a 42 mm, y debe ser considerado un promedio para la emergencia de nematodos IJ, cuando es haga el calculo del parámetro η_i para larvas de L_2 y L_3 , pues son los estadios de mayor tamaño y movilidad en comparación con el estadio L_1 . (Ver seccion 4.1.3).

Desarrollo y reproducción: Una vez que los nematodos aplicados por los agricultores en la etapa IJ, éste penetra al huésped, pues para poder continuar con su ciclo de vida forzosamente deberán

**Fundamentos básicos del control biológico de plagas: modelado matemático y
planteamiento del problema**
1.5 Nematodos entomopatógenos

de continuarlo dentro del insecto huésped. Dentro del huésped los IJ se convierten en etapa J4 y luego en la forma adulta con sexo definido, se reproducen y se desarrollan de 2 a 3 generaciones (huevo, J1, J2, IJ, J4 y adulto) de nematodos hasta agotar los nutrientes del huésped. Cuando el huésped ha sido consumido por los nematodos, los IJ presentes salen del huésped en busca de una nueva víctima. El tiempo transcurrido desde la infección inicial hasta la primera emergencia de los IJs varía desde menos de 10 días hasta 30 días, dependiendo de la especie de nematodo, la especie del hospedero, el tamaño del hospedero y la temperatura (Lacey & Kaya, 2007). Debido a que penetran y emergen nematodos en forma infectiva, (aunque no los mismos, serían los abuelos y nietos respectivamente), solo consideraremos NEP en forma JI, para el modelo de interacción larva-nematodo (ver sección 3.4). El resultado de la dinámica poblacional del nematodo que se desarrolla dentro de las larvas, que tiene como resultado la emergencia de los NEP (*nietos o bisnietos*) se reflejará en el parámetro η_i , que como vimos en la sección anterior depende de las condiciones de desarrollo del huésped. Esto nos sugiere una forma funcional para η_i dependiente de los tamaños, y condiciones ambientales; que podrá de ser determinada con los datos obtenidos de los experimentos realizados por el grupo de trabajo dirigido por la Dra. Jessica, en el Complejo Regional Centro (ver sección 4.1.3).

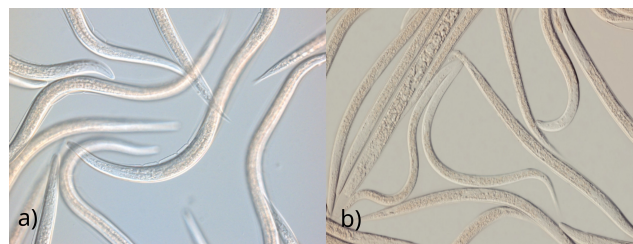


Figura 1.3: Vista microscópica de las especies a) *Steinernema carpocapsae* y b) *Heterorhabditis bacteriophora*. Fuente Koppert

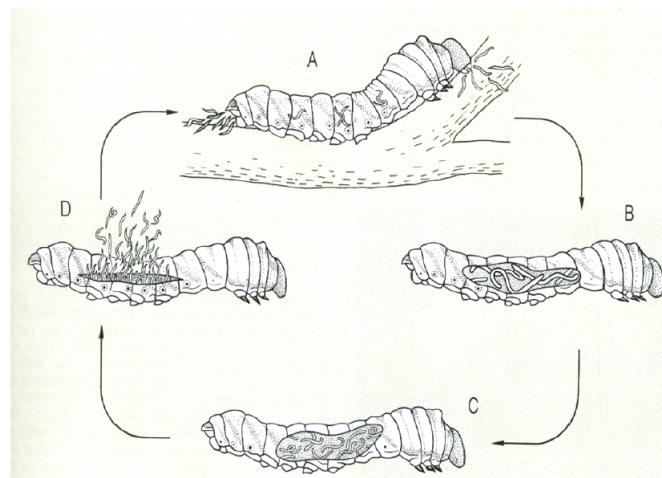


Figura 1.4: Ciclo de los nematodos entomopatógenos. A: Localización y penetración de las formas juveniles infectivas (JI) en el hospedador; B: Primera generación de adultos; C: Sucesión de generaciones; D: Salida de las nuevas formas infectivas (JI).

1.5.2. Ecología de los nematodos entomopatógenos

Hábitat

Steinernema y *Heterorhabditis* se encuentran en una variedad de suelos, incluidos suelos agrícolas, bosques y praderas. Prefieren suelos con una buena estructura que les permita movilidad y contenido de humedad que facilite su movimiento y supervivencia. Tienen una distribución cosmopolita, encontrándose en todo el mundo. Su presencia es influenciada por la disponibilidad de hospedadores y las condiciones ambientales favorables.

Relaciones ecológicas

Depredadores: Los nematodos entomopatógenos pueden ser depredados por invertebrados del suelo como ácaros depredadores, otros nematodos, y pequeños artrópodos. También animales como aves, anfibios y pequeños mamíferos que se alimentan del suelo también pueden ingerir nematodos incidentalmente al consumir insectos infectados o al excavar en busca de alimento. Debido al tamaño microscópico de los NEP, es imposible con las tecnologías actuales determinar la cantidad de NEP que son depredados por unidad de área una vez son depositados en el suelo, con lo cual no podemos considerar una tasa de depredación para éstos. Además los tratamientos químicos aplicados para tratar plagas también terminan con la vida de estos nematodos, no es un depredador pero es importante mencionarlo

Competencia: Pueden competir con otros nematodos entomopatógenos y otros patógenos del suelo por hospedadores. Dentro del la larva hay una competencia intraespecífica entre los estadios de NEP (J1,J2,J3 o IJ, J4 y adulto) por los nutrientes. Por el momento no consideraremos ninguna de estas competencias en el modelo con un término específico. Sin embargo el parámetro η_i captura esta información, veremos que esta relaciono con la emergencia de nuevos nematodos.

Simbiosis con Bacterias: Tienen una relación mutualista obligada con bacterias específicas (*Xenorhabdus* para *Steinernema* y *Photorhabdus* para *Heterorhabditis*), sin las cuales no podrían matar y reproducirse dentro de los hospedadores. La bacteria necesita al nematodo para ser transportada, y el nematodo necesita a la bacteria para degradar los tejidos de los insectos en una sopa de nutrientes. Este aspecto se simplificará en el modelo larva-nematodo, pues no aparecerá ningún término que relacione directamente a la bacteria con la larva, y en todo caso esta información esta contenida en el parámetro de depredación β_i .

Depredación y Parasitismo: Infectan y matan a los insectos hospedadores a través de su bacteria simbiótica. Desde hace varias décadas son utilizados como agentes de control biológico aumentativo, clásico y de conservación debido a su capacidad para infectar y matar una amplia variedad de insectos plaga. Esto reduce la necesidad de pesticidas químicos y contribuye a la gestión sostenible de plagas. Sus hospedadores incluyen larvas de escarabajos (gallinas ciegas), polillas, moscas, y otros insectos del suelo.

1.5.3. Comportamiento del infectivo juvenil (IJ)

El ciclo de vida de los NEP se puede considerar que comienza y termina con el IJ (Figura 1.4). Esta es la única etapa del nematodo que puede sobrevivir fuera del insecto, y la función del IJ es dispersarse en el suelo e infectar nuevos hospedadores insectos. En ausencia de un hospedador, pueden entrar en un estado de diapausa, reduciendo su actividad metabólica y esperando condiciones favorables. En condiciones óptimas de humedad y temperaturas moderadas, pueden sobrevivir hasta 6 meses, aunque su viabilidad disminuye con el tiempo (Lacey & Kaya, 2007).

Los nematodos juveniles infectivos (J3) de ***Heterorhabditis bacteriophora*** y ***Steinernema carpocapsae*** pueden sobrevivir en el suelo sin encontrar un huésped durante varios meses. En condiciones óptimas de humedad y temperatura, ***Heterorhabditis bacteriophora*** puede sobrevivir entre **2 y 4 meses**, mientras que ***Steinernema carpocapsae*** puede sobrevivir hasta **6**

meses. La duración de su viabilidad depende en gran medida de las condiciones ambientales, como la humedad, la temperatura y la disponibilidad de oxígeno.

El comportamiento de búsqueda de hospedadores para los IJs de NEP varía entre especies a lo largo de un continuo de estrategias de forrajeo que van desde el emboscamiento, donde un nematodo se mueve relativamente poco y espera a que un hospedador pase (generalmente en o cerca de la superficie), hasta el crucero, donde un nematodo se mueve a lo largo de la columna de suelo en busca de hospedadores más sedentarios (Lewis et al., 1992, 2006; Grewal et al., 1994). Recordemos que en la sección 1.3.4 Fushing y sus colaboradores señalan que hay nematodos *líderes* que inician la penetración de algún individuo, y que se necesitan múltiples nematodos para que se reproduzcan, y por tanto para que la infección tenga éxito.

1.5.4. Condiciones ambientales adversas para nematodos entomopatógenos

Por ahora, vamos a considerar que las condiciones ambientales son ideales para estudiar el máximo efecto que pueden ocasionar los nematodos entomopatógenos en el control de las larvas de gallina ciega. Estas condiciones incluyen una temperatura moderada, alta humedad del suelo y abundancia de materia orgánica, lo que permite a los nematodos sobrevivir y actuar eficazmente. Aunque estas condiciones óptimas facilitan nuestro estudio inicial, es crucial reconocer que en trabajos posteriores será necesario evaluar cómo afectan las condiciones adversas tanto a los NEP como a las larvas. Si las condiciones desfavorables también perjudican a las larvas de gallina ciega, el problema se simplifica; de lo contrario, se complica significativamente, ya que el control biológico sería menos efectivo bajo estrés ambiental para los NEP. Las condiciones adversas para los NEP son las siguientes:

Temperaturas

Altas temperaturas: Temperaturas superiores a 30-35°C son generalmente letales para los nematodos entomopatógenos. El calor extremo causa deshidratación y daño celular. Temperaturas por encima de 40°C resultan en muerte rápida debido a la desnaturalización de proteínas y pérdida de función celular.

Bajas temperaturas: Aunque algunos nematodos pueden sobrevivir a temperaturas cercanas a 0°C, temperaturas por debajo de -5°C pueden ser letales debido a la formación de cristales de hielo en sus cuerpos, causando daños irreparables a sus células y tejidos.

Tipos de suelo

Suelos arenosos: Estos suelos se secan rápidamente, lo que no es favorable para los nematodos, ya que necesitan humedad para moverse y sobrevivir. La baja capacidad de retención de agua puede llevar a la deshidratación de los nematodos.

Suelos compactados o arcillosos: Los suelos muy compactados dificultan el movimiento de los nematodos y pueden limitar su acceso a los hospedadores. La falta de porosidad en los suelos arcillosos también reduce la oxigenación, afectando negativamente a los nematodos. Es importante preparar estos suelos, como se comenta en la sección 1.4.3.

Humedad y lluvias

Baja humedad: Los nematodos requieren una humedad adecuada en el suelo para su movimiento y supervivencia. La humedad relativa del suelo por debajo del 15 % no es favorable y puede causar deshidratación y muerte rápida.

Exceso de agua: Suelos saturados o inundados crean condiciones anaeróbicas que son perjudiciales para los nematodos. El exceso de agua también puede *lavar* o desplazar a los nematodos del área tratada, reduciendo su efectividad.

Condiciones de luz

Luz solar directa: La exposición a la luz ultravioleta (UV) del sol es perjudicial para los nematodos. La radiación UV puede causar daños celulares y deshidratación. Los nematodos deben aplicarse durante momentos del día en que la luz solar es menos intensa, como al amanecer y al atardecer, o bajo cobertura vegetal o en cultivos techados para minimizar la exposición a la luz UV.

pH del suelo

pH Extremo: Los nematodos prefieren suelos con un pH neutral a ligeramente ácido, entre 5.5 y 7.5. Suelos con pH extremadamente ácido (por debajo de 5) o alcalino (por encima de 8) pueden ser perjudiciales para su supervivencia y eficacia.

1.6. Uso en control biológico

Los nematodos entomopatógenos se comercializan en su etapa juvenil infectiva (IJ); ya que, como vimos en las secciones 1.5.2 y 1.5.3, es la etapa en la que son capaces de buscar e infectar hospedadores. Una vez aplicados, en condiciones óptimas, los nematodos en su estadio de infeccioso pueden sobrevivir varias semanas a algunos meses sin encontrar un hospedador. Los nematodos comercializados se puede guardar durante 6 semanas sin aplicar. Estos juveniles infectivos son especialmente adaptados para sobrevivir en condiciones ambientales variables y pueden ser aplicados directamente al suelo o al follaje de plantas mediante sistemas de riego, rociadores o en forma de soluciones acuosas; ésta ultima aplicación no es considerada en este trabajo.

Aplicación en campos agrícolas: Se aplican en el suelo de cultivos afectados por plagas de insectos. Son particularmente efectivos en el control de larvas de escarabajos, gusanos de raíz, y otros insectos del suelo. También pueden ser aplicados para aplicación de plagas foliares como la mosquita blanca, pero esa aplicación queda de momento fuera de este estudio.

Métodos para aplicación en el suelo: Pueden ser aplicados a través de *sistemas de riego* (sistemas móviles de aspersión o riego por goteo) al suelo, todas estas en forma de soluciones acuosas que contienen los juveniles infectivos. Para este trabajo se considerará la aplicación de los nematodos por sistemas de aspersión utilizando boquillas cónicas.

1.6.1. Productos comerciales de nematodos entomopatógenos

Uno de los líderes en el mercado de productos biológicos es Koppert Biological Systems, una empresa holandesa reconocida por su innovación y eficacia en el manejo de plagas agrícolas. Entre sus productos, se destacan los nematodos beneficiosos comercializados bajo las marcas Larvanem, Entonem y Capsanem.

Koppert nos dice que *Heterorhabditis bacteriophora* (Larvanem) es eficaz contra larvas de gorgojos y escarabajos en diversos cultivos. *Steinernema feltiae* (Entonem) destaca por su actividad a bajas temperaturas y se emplea en cultivos protegidos y espacios urbanos, controlando moscas, trips y algunos lepidópteros. *Steinernema carpocapsae* (Capsanem) tiene un amplio rango de acción en términos de temperatura y aplicación, siendo efectivo contra orugas, escarabajos y grillo topos en cultivos protegidos y al aire libre.

Los productos de Koppert están disponibles en varias presentaciones (Fig. 1.5) adaptadas a diferentes necesidades de aplicación, se ofrece en envases de diversos tamaños:

- 50 millones de nematodos en un sobre, contenido en una caja, con un costo alrededor de los 400.00 MXN.
- 500 millones de nematodos divididos en 2 sobres de 250 millones cada uno, en una caja.
- 2 500 millones de nematodos distribuidos en 10 sobres de 250 millones cada uno, en una caja.

**Fundamentos básicos del control biológico de plagas: modelado matemático y
planteamiento del problema**
1.6 Uso en control biológico

Larvanem	Entonem	Capsanem
<i>H. bacteriophora</i>	<i>S. feltiae</i>	<i>S. carpocapsae</i>
Cultivos agrícolas	Cultivos protegidos, espacios urbanos	Cultivos protegidos y al aire libre
Aplicable con pulverización	Activo a bajas temperaturas	Amplio rango de temperatura
Gorgojos, escarabajos	Moscas, trips, orugas	Orugas, escarabajos, grillos
Biodegradable y soluble	Biodegradable, soluble y estable	Biodegradable, soluble y estable

Tabla 1.1: Comparación de nematodos entomopatógenos

Recomiendan aplicar a una **dosis** de 250,000 a 500,000 nematodos por m^2 (2.5 a 5 millones/ha). Estos productos contienen 86 % de NEP tercer estadio infeccioso (IJ) de cada especie y 14 % de material inerte biodegradable.



Figura 1.5: Larvanem de 50 millones de la marca Koppert

1.7. Planteamiento del problema de investigación

Los nematodos entomopatógenos, como *Steinernema* y *Heterorhabditis*, son cruciales en el control biológico de las plagas de gallina ciega (larvas de *Phyllophaga*). La capacidad de estas larvas para causar daños significativos a las raíces de las plantas subraya la importancia de implementar estrategias efectivas de control y manejo. La distribución mundial de *Phyllophaga* y su impacto en la agricultura resaltan la necesidad de un enfoque integrado para su control, combinando métodos culturales, biológicos y químicos para minimizar las pérdidas económicas y proteger los ecosistemas agrícolas.

En este contexto, se plantea un doble objetivo de investigación. Por un lado, se busca determinar una fórmula para la densidad de nematodos en el suelo tras su aplicación mediante equipos de riego con aspersión. Este objetivo conlleva el desarrollo de una ecuación que describa la relación entre la concentración de nematodos en la solución de riego, el caudal de la boquilla, la velocidad de desplazamiento del equipo de riego y las características geométricas de la aspersión, como el radio de la base del *cono* de aspersión y la altura de la boquilla sobre el suelo (ver sección 2.5.4). Esta información será fundamental para establecer los parámetros de aplicación de los nematodos, incluyendo su densidad en el suelo y el momento adecuado para su efectividad máxima.

Por otro lado, se propone desarrollar un modelo matemático que describa la dinámica poblacional de la plaga de gallina ciega en un entorno agrícola. Este modelo se fundamentará en los principios de ecología de poblaciones y considerará factores cruciales que influyen en la abundancia y la propagación de esta plaga, tales como la disponibilidad de alimento, las condiciones ambientales y las interacciones con otros organismos del suelo, incluidos los nematodos entomopatógenos introducidos como controladores biológicos. Establecido el modelo en esta tesis, para la tesis de maestría se centrará en la solubilidad y se establecerá el problema de control óptimo, esto es, la reducción de los niveles de larvas de gallina ciega a un umbral no dañino para la producción agrícola utilizando la cantidad óptima de NEP.

En síntesis, se espera que esta investigación genere una ecuación predictiva para calcular la densidad de nematodos en el suelo durante la aplicación con equipos de riego, así como un modelo matemático que permita evaluar estrategias de control para reducir los daños causados por la gallina ciega. Estos resultados sentarán las bases del futuro trabajo de maestría, y ambos trabajos proporcionarán una herramienta práctica para los agricultores y los expertos en manejo de plagas, contribuyendo a una agricultura más sostenible y respetuosa con el medio ambiente.

Capítulo 2

Modelo para la aplicación de nematodos entomopatógenos

2.1. Introducción al método de aplicación

La aplicación de nematodos entomopatógenos en cultivos agrícolas a través de equipos de riego agrícola es un proceso fundamental para el buen control biológico de plagas en el suelo. Este método implica la distribución uniforme de los nematodos en el suelo, donde entran en contacto con las larvas de los insectos plaga, para este caso en particular de escarabajos (*Phyllophaga* spp.), actuando como agentes de control natural.

Durante la aplicación por aspersión, los nematodos son depositados en el suelo mediante el uso de sistemas de riego por boquillas que pulverizan una fina capa de la mezcla de agua y nematodos sobre el área cultivada. Las boquillas utilizadas en estos equipos son especialmente diseñadas para garantizar una distribución uniforme de productos fitosanitarios sobre el suelo.

Los distribuidores comerciales de nematodos no mencionan el uso especial de alguna boquilla, pero consideraremos que la boquilla depositará una “huella” de la solución de nematodos en agua bien distribuida. Tampoco existen específicamente boquillas diseñadas para la aplicación de nematodos, actualmente se usan distintos tipos boquillas para la aplicación de herbicidas, fungicidas, insecticidas o acaricidas, diseñadas y probadas para garantizar la uniformidad de aplicación de los productos.

La importancia de este método radica en su capacidad para cubrir grandes áreas de cultivo de manera eficiente y efectiva. La aspersión garantiza una dispersión uniforme de los nematodos sobre la superficie del suelo, lo que aumentará el contacto con las larvas de la plaga de gallina ciega presentes en el suelo, afectando directamente a las tasas de encuentros (η_i y β_i , ver sección 3.4) en el modelo de evolución de la interacción nematodo-gallina ciega. Además, este método minimiza la exposición de los nematodos a condiciones ambientales adversas; como la luz ultravioleta y la humedad del suelo, pues se controla las horas de aplicación en la cual éstos están menos expuestos (mañana y tarde del día), lo que contribuye a su supervivencia y eficacia como agentes de control biológico.

La necesidad de una expresión para determinar la cantidad de nematodos que se depositan en el suelo, llamada dosis o densidad superficial de nematodos (σ_{nem}) en términos de nematodos por metro cuadrado (nem/m^2), es crucial por varias razones, que se describen en la siguiente sección.

2.2. Dosis: Densidad superficial de nematodos

La densidad de nematodos es definida como el número de nematodos distribuidos por unidad de área del suelo, y es un factor crucial para garantizar la efectividad del control biológico, aplicando la dosis correcta. Si el asperjado de nematodos es uniforme en la superficie, la densidad de nematodos (σ_{nem}) es constante y se puede expresar matemáticamente mediante la siguiente fórmula:

$$\sigma_{nem} = \frac{N_{nem}}{A}, \quad (2.1)$$

donde:

- σ_{nem} es la densidad de nematodos (nematodos por unidad de área, nem/m^2).
- N_{nem} es el número total de nematodos aplicados.
- A es el área del suelo asperjada (en metros cuadrados, m^2).

2.2.1. Importancia de determinar la dosis o densidad de nematodos

Eficacia del control biológico

Condición inicial para el modelo La densidad de nematodos en el suelo después de la aplicación es el parámetro fundamental que entra como una condición inicial en el modelo de poblaciones de la gallina ciega y su interacción con NEP como vector de control biológico. En el modelo de interacción que se presenta en el capítulo 3, que simula la dinámica de la depredación de la población de gallina ciega por nematodos entomopatogenos, es necesario establecer los parámetros de entrada de las poblaciones del modelo. Estos serían la cantidad de huevos por unidad de área γ_0 , para las gallinas ciegas; y la dosis aplicada de nematodos entomopatógenos. Al establecer la densidad inicial de nematodos (σ_{nem}) en el área tratada, se puede predecir cómo evolucionará la población de plagas bajo la presión de estos agentes de control biológico. Este enfoque permitirá optimizar las estrategias de aplicación y evaluar la eficacia del control, asegurando que la cantidad deseada de nematodos por unidad de área esté presente para maximizar la depredación, así como la periodicidad de su aplicación para poder reducir eficazmente la población de gallina ciega en los cultivos.

Optimización del Contacto con las Plagas: Es el principal parámetro de control en el modelo poblacional larva-nematodo, pues podemos asegurarnos de depositar la cantidad deseada de nematodos en el suelo. Los otros parámetros que podemos modificar creando las condiciones óptimas del suelo para asegurar la supervivencia de los nematodos (pH del suelo, humedad, luz UV, ver sección 1.5.4; son el parámetro de depredación β_i y la junto con la tasa de muerte de nematodos.

Economía y sostenibilidad

Uso Eficiente de Recursos: Determinar la dosis óptima previene el uso excesivo de nematodos, lo que puede ser costoso y no necesariamente más efectivo. También evita la subdosificación, que podría resultar en un control insuficiente de las plagas.

Minimización de Costos: Calcular la dosis correcta ayuda a utilizar la cantidad mínima necesaria de nematodos para obtener resultados efectivos de reducción de plaga, reduciendo los costos de aplicación.

Estos dos principios orientan gran parte del trabajo futuro, pues con el modelo podremos evaluar y responder la pregunta ¿Cuál es la dosis mínima de nematodos para reducir la plaga a una cantidad L_i de larvas de estadio $i = 1, 2, 3$ en la cual no afecte al crecimiento y desarrollo de las plantas del cultivo? Ver capítulo.

Adaptación a condiciones específicas

Ajuste a diferentes tipos de cultivo y plagas: Cada cultivo y tipo de plaga puede requerir una dosis específica para un control efectivo. Determinar la densidad adecuada permite adaptar las aplicaciones a las necesidades particulares de cada situación. Básicamente si tenemos zonas con un número mayor de gallinas ciega en ciertas áreas de cultivo (distribución de la gallina ciega no uniforme), podemos aplicar una dosis diferente a estas áreas para asegurar la reducción de individuos de la plaga.

Condiciones del suelo y clima: Las condiciones del suelo (tipo, pH, humedad) y climáticas (temperatura, luz) pueden influir en la supervivencia y eficacia de los nematodos. Si no podemos controlar correctamente estas condiciones, ajustar la dosis considerando estas variables asegura un mejor rendimiento del control biológico.

2.3. Preparación previa a la aplicación

A continuación se detallan los pasos necesarios para la preparación previa a la aplicación de nematodos entomopatógenos (Larvanem), mediante equipos de riego siguiendo las recomendaciones del proveedor del producto, Koppert.

- Almacenamiento del producto: Antes de la aplicación, se debe almacenar el producto Larvanem a una temperatura de 2-6°C/35-43°F en un lugar frío/refrigerado y ventilado.
- Apertura de los sobres: Se retiran los sobres de Larvanem de su envase y se dejan reposar a temperatura ambiente durante al menos 30 minutos antes de la preparación de la solución. Esto permitirá que los nematodos se adapten gradualmente a las condiciones del entorno.
- Temperatura del agua: Para preparar la solución de nematodos, se utiliza agua a temperatura ambiente, preferiblemente entre 15°C y 20°C (59°F - 68°F). Evitar el uso de agua a temperaturas extremadamente frías o calientes, ya que podría afectar la viabilidad de los nematodos.
- Mezcla con agua: Se vacía el contenido de los sobres en una cubeta que contenga al menos 2 litros de agua por sobre de 50 millones. Se agita bien la mezcla y se deja remojar durante 5 minutos para permitir que los nematodos se “rehidraten” y se “activen”.
- Agitación continua: Después del remojo, se mezcla la solución y se vierte en el tanque de pulverización lleno hasta la mitad, a menos que se mezcle con otros productos compatibles. Es importante mantener una agitación continua en el tanque, ya sea mediante una bomba de recirculación u otro método, para evitar que los nematodos se sedimenten en el fondo. Esto es crucial, pues garantiza que la huella de aspersión de los nematodos sea lo mas homogénea posible.
- Completar el tanque: Una vez que se haya agregado Larvanem al tanque, se llena con la cantidad necesaria de agua, teniendo en cuenta la densidad que se quiere aplicar. Esta será la pregunta a la que esperamos responder en trabajos futuros ¿Cuál es la dosis de NEP necesaria para mantener la densidad de larvas de gallina ciega L_i por debajo de cierto valor umbral?
- Aditivos y compatibilidad: Si se van a utilizar aditivos o productos compatibles junto con Larvanem, se agregan al tanque de pulverización según las indicaciones del fabricante. Es importante verificar la compatibilidad de estos aditivos con los nematodos y seguir las recomendaciones de aplicación proporcionadas.
- Aplicación inmediata: Una vez preparada la solución, se aplica directamente sobre la superficie del suelo o sustrato de cultivo utilizando el equipo de riego seleccionado. No hay que almacenar las suspensiones mezcladas por períodos prolongados. Se aplican inmediatamente

después de la preparación para garantizar la viabilidad de los nematodos. Se debe aplicar en las horas de poca exposición solar (mañana y tarde). Además hay que tener húmedo el suelo previo a la aplicación de Larvanem.

2.4. Campos agrícolas

En la agricultura moderna, los campos agrícolas se organizan típicamente en parcelas rectangulares que facilitan la gestión eficiente de los cultivos y el uso de los recursos. También los hay circulares, o irregulares adaptados a la topografía natural del terreno. De momento solo se considerarán los rectangulares. Estas parcelas, delimitadas por surcos o hileras, constituyen la unidad básica de producción en numerosos sistemas agrícolas en todo el mundo.

La disposición en forma de rectángulos permite una distribución uniforme de los cultivos y una planificación estructurada de las labores agrícolas, como el riego, la fertilización y la aplicación de agroquímicos o agentes biológicos. Además, facilita el acceso de maquinaria agrícola para labores de siembra, cosecha y mantenimiento.

En este contexto, la aplicación de la mezcla de agua y nematodos mediante equipos de riego se realiza de manera sistemática a lo largo de los surcos que delimitan las parcelas. La máquina de riego sigue un patrón de movimiento lineal, desplazándose a lo largo de los surcos para asegurar una cobertura uniforme de la superficie cultivada.

2.5. Descripción del equipo de riego y boquillas utilizadas

Para la aplicación de nematodos entomopatógenos mediante un sistema de riego de avance con boquillas, es fundamental seleccionar adecuadamente tanto el equipo de riego como las características de las boquillas utilizadas. A continuación se detallan estos parámetros y su importancia.



Figura 2.1: Aplicación de nematodos por aspersión. Equipo de riego de avance. Fuente Koppert México

2.5.1. Equipo de riego de avance

Se utiliza un sistema de riego de avance, que consiste en un mecanismo que distribuye el agua y los nematodos de manera uniforme sobre el área cultivada con boquillas desde una altura h (fig. 2.1). Este sistema permite un desplazamiento gradual del equipo a lo largo del campo, asegurando una cobertura completa y uniforme del suelo.

Cuando la máquina de riego pasa por los campos, generalmente sigue un patrón de **movimiento lineal** a lo largo de los surcos. La disposición de los surcos permite que la máquina de riego se

desplace de manera eficiente, cubriendo toda el área cultivada mientras distribuye uniformemente el agua y los nematodos.

La máquina de riego se desplaza a lo largo de un surco, aplicando la mezcla de agua y nematodos a medida que avanza. Una vez que alcanza el final del surco, puede girar y volver en la dirección opuesta para cubrir los surcos adyacentes. Este patrón se repite hasta que toda el área cultivada haya sido tratada (fig. 2.3).

Es importante tener en cuenta la distancia entre surcos y la velocidad de avance de la máquina de riego para calcular correctamente la cantidad de nematodos aplicados por unidad de área.



Figura 2.2: Aplicación por aspersión. Mochila pulverizadora. Fuente Koppert.

Además de los sistemas de riego de avance, las mochilas pulverizadoras se utilizan para la aplicación de nematodos entomopatógenos en parcelas más pequeñas (fig. 2.2). Este método es ideal para áreas donde el uso de equipos de riego grandes no es práctico. Al usar mochilas pulverizadoras, es fundamental establecer la velocidad de avance del operador y mantener la boquilla de aplicación a una distancia constante del suelo, generalmente entre 30 y 50 centímetros (aunque podría variar de acuerdo al ancho del surco), para asegurar una distribución uniforme de la mezcla de agua y nematodos. La metodología para obtener la velocidad de avance incluye marcar áreas específicas y medir el tiempo requerido para cubrirlas (Riquelme y Gloria, 2009).

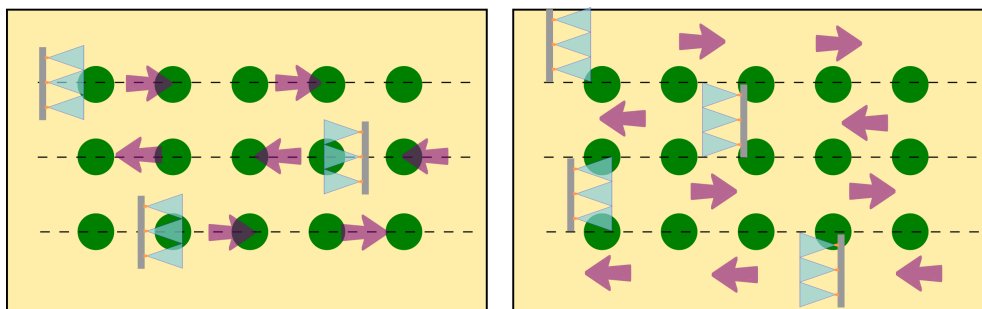


Figura 2.3: Distintas formas de regar una parcela. Elaboración propia

2.5.2. Boquillas de riego

Se llama boquillas a todos los tubos adicionales de pequeña longitud. Se emplean para dirigir el chorro líquido. Las boquillas utilizadas en el sistema de riego pueden ser de dos tipos principales: de chorro de abanico o de cono lleno. Los ángulos de abertura mas utilizados en boquillas de abanico son las de 110° y 80° ; y en las cónicas 65° y 85° (Azebedo, 1975).

2.5.3. Boquillas de hendidura, abanico o chorro plano.

En estas boquillas el orificio de salida no es circular, sino alargado en forma de hendidura. La pulverización se consigue por el choque de dos láminas líquidas convergentes en las proximidades de la hendidura. El chorro de pulverización es un chorro cónico muy aplastado, con forma de pincel y ángulo entre 60° y 120°, con gotas más gruesas en los extremos del abanico

Por solapamiento de chorros de boquillas contiguas se puede conseguir una alta uniformidad de distribución, pero deben estar montados de manera que los chorros de boquillas contiguas no choquen, dándoles una ligera inclinación respecto al plano transversal en que están situadas. (Azebedo, 1975)

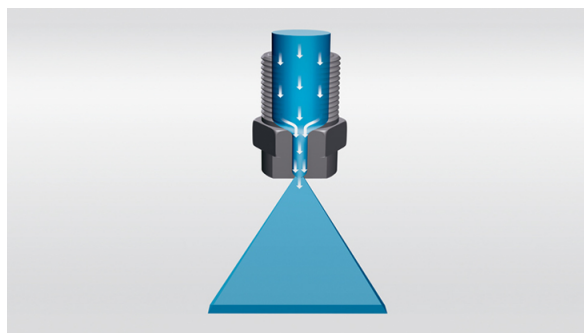


Figura 2.4: Huella de aspersión de boquilla tipo abanico.

2.5.4. Boquillas de turbulencia o de chorro cónico:

Estas boquillas dividen el líquido al convertir su energía potencial bajo presión en velocidad, por variaciones bruscas de sección y de dirección. Este movimiento, en forma de torbellino, lo provoca una cámara helicoidal o una hélice giratoria y un orificio calibrado en la placa de salida a la atmósfera. El propio movimiento helicoidal que toma el líquido en la boquilla se mantiene en el chorro de pulverización, dando lugar a un chorro cónico de gotas, más gruesas y con más cantidad de líquido en el exterior, y muy pocas y mucho más finas en el interior (cono hueco). En las de cono lleno, en la parte interior del chorro se mantiene una pulverización abundante (Azebedo, 1975). Vamos a describir el proceso de aspersión con boquilla de cono lleno.



Figura 2.5: Huella de aspersión de boquilla de cono lleno

Parámetros clave

Los parámetros que serán clave para determinar la densidad de nematodos aspersados en el suelo por boquilla de chorro cónico(número de nematodos por unidad de área) son las siguientes variables independientes:

1. El diseño de la boquilla, que define el ángulo de aspersión θ y la forma geometría de la huella cuando la velocidad de avance (v_a) es 0.
2. El ancho del surco, que define el valor del radio r de la huella y que, junto con el valor del ángulo θ , define la altura h del suelo a la que hay que mantener la boquilla para que la huella cubra el ancho del área que se desea abarcar.
3. La densidad de la mezcla (ρ) .
4. La presión con que se expulsa la mezcla del aspersor, lo cual define el caudal de riego Q .
5. La velocidad de avance v_a .

Cuando se utiliza una boquilla de aspersión cónica en campos agrícolas, el diámetro del círculo que forma el patrón de aspersión (D) no siempre coincide con el ancho del surco del sembrado. Este desajuste puede generar una cobertura ineficiente si no se ajusta adecuadamente la altura de la boquilla (h). Dado un ángulo de apertura específico (θ) para la boquilla, es necesario modificar la altura para ajustar el diámetro de la huella de aspersión al ancho del surco. Aumentar o disminuir la altura permite que el área de cobertura se expanda o contraiga, logrando que el patrón de aspersión se adapte mejor al diseño del cultivo y cubra de manera óptima el área necesaria para una aplicación efectiva de los nematodos entomopatógenos.

La anchura teóricamente tratada (en cm) por una boquilla, en función de los ángulos de pulverización mas frecuentes se muestra en la siguiente tabla.

Ángulo apertura	Cobertura teórica en función de la altura de pulverización (cm)							
	20 cm	30 cm	40 cm	50 cm	60 cm	70 cm	80 cm	90 cm
25	8.9	13.3	17.7	22.2	26.6	31.0	35.5	39.9
60	32.1	34.6	46.2	57.7	69.3	80.8	92.4	104
65	25.5	38.2	51.0	63.7	76.5	89.2	102	115
73	29.6	44.4	59.2	74.0	88.8	104	118	133
80	33.6	50.4	67.1	83.9	101	118	134	151
85	36.7	55.0	73.3	91.6	110	128	147	165
90	40.0	60.0	80.0	100	120	140	160	180
95	43.7	65.5	87.3	109	131	153	175	196
110	57.1	85.7	114	143	171	200	229	257
120	69.3	104	139	173	208	243		
140	110	165	220	275				

Figura 2.6: Tabla de coberturas. (Azebedo, 1975)

2.6. Obtención de la dosis o densidad superficial de nematodos por aspersión por equipo de avance con velocidad de avance $v_a = 0$ (caso estático)

Para describir el proceso de aspersión de nematodos entomopatógenos utilizando un equipo de riego de avance con una boquilla de cono lleno en campos agrícolas, y para obtener una ecuación que determine la cantidad de nematodos depositados en el suelo en la huella de la boquilla, se pueden seguir estos pasos detallados.

- Se prepara una mezcla de agua y nematodos en un tanque de riego, seguir las instrucciones de la sección 2.3 Preparación previa a la aplicación. La densidad de la mezcla ρ se define como el número de nematodos por litro de agua

$$\rho = \frac{\text{cantidad de nematodos en la solución}}{\text{litros de la solución}}. \quad (2.2)$$

No confundir con densidad superficial distribuida en el suelo. Con esta definición se esta suponiendo despreciable el volumen ocupado por los nematodos.

- El equipo de riego de avance se ajusta para utilizar una boquilla de cono lleno, que es adecuada para asegurar una distribución uniforme de la mezcla. Para este caso se tendrá velocidad de avance cero ($v_a = 0$). La altura de la boquilla respecto al suelo h se ajusta para lograr una cobertura D deseada.
- Al comenzar la aspersión, la mezcla de agua y nematodos fluye a través de la boquilla a un caudal Q que se puede regular con el aparato, manteniendo una altura h específica para la aspersión. Dado que los parámetros de la boquilla están predeterminados por el fabricante, la variable que determinará el caudal Q es la regulación de la presión de salida de la mezcla. El caudal debe ser determinado con la información del equipo de riego usado, proporcionada por los fabricantes.

El caudal de Nematodos (Q_n) se define como el producto del caudal de riego y la densidad de la mezcla que sale por la boquilla que en este momento tiene velocidad de avance cero ($v_a = 0$),

$$Q_n = Q \cdot \rho, \quad (2.3)$$

esta cantidad refleja la cantidad instantánea de nematodos que están saliendo. Si integramos esta cantidad en cierto intervalo de tiempo tiempo $[t_0, t_1]$ obtendremos la cantidad nematodos que son depositados en el suelo en el intervalo $(t_1 - t_0)$, independientemente del área y geometría de la huella:

$$\begin{aligned} N_{[t_0, t_1]} &= \int_{t_1, t_0} Q \cdot \rho dt = \int_{t_1, t_0} Q_n dt, \\ \Rightarrow N_{[t_0, t_1]} &= Q \cdot \rho(t_1 - t_0) = Q_n(t_1 - t_0). \end{aligned} \quad (2.4)$$

- La boquilla, situada a una altura h y con un ángulo de aspersión θ , dispersa la mezcla en un área circular en el suelo. La boquilla de cono lleno crea un patrón de aspersión cónico que deposita la mezcla en un área circular en el suelo, nombrada como huella de aspersión o simplemente huella. El ángulo de aspersión θ de la boquilla, y su altura h con respecto al suelo determinan el diámetro del círculo en el suelo donde se deposita la mezcla. El radio r de la huella se puede calcular mediante la fórmula:

$$r = h \cdot \tan\left(\frac{\theta}{2}\right) \quad (2.5)$$

Modelo para la aplicación de nematodos entomopatógenos

2.6 Obtención de la dosis o densidad superficial de nematodos por aspersión por equipo de avance con velocidad de avance $v_a = 0$ (caso estático)

También se define el ancho de cobertura como el diámetro del círculo. Recordemos que podemos obtener también el valor D con la tabla de coberturas de la sección 2.5.4

$$D = 2r. \quad (2.6)$$

Como el área de la huella donde se deposita la mezcla ($A_{h,\theta}$) es el área circular

$$A_{h,\theta} = \pi r^2. \quad (2.7)$$

La densidad de nematodos instantánea en el área de la huella se calcula en función de la densidad de la mezcla, el caudal de riego y el área de la huella. Dividiendo la cantidad de nematodos instantánea (ec. (2.3)) por el área de la huella (ec. (2.7)) se obtiene la densidad de nematodos depositados en la huella por unidad de tiempo ($\dot{\sigma}$):

$$\dot{\sigma}_{huella} = \frac{Q_n}{A_{h,\theta}} = \frac{\rho Q}{A_{h,\theta}} \quad (2.8)$$

Para calcular la densidad de nematodos que se acumula en la huella durante un intervalo de tiempo $[t_0, t_1]$ sin mover la boquilla, se integra la expresión anterior a lo largo del intervalo obteniéndose:

$$\sigma[t_0, t_1] = \frac{\rho Q}{A_{h,\theta}} (t_1 - t_0) \quad (2.9)$$

Esta ecuación aún no considera el movimiento de avance, recordemos que se considera en reposo ($v_a = 0$), y los nematodos depositados se van acumulando en el área circular de la huella.

Ejemplo: Densidad de nematodos, para una boquilla estática en un tiempo $\frac{2r}{v_a}$

Supongamos que la boquilla cónica se mantiene fija, con velocidad de avance nula, a una cierta altura h del suelo, tal que el radio de la huella es r y que la aspersión sobre la huella se prolonga durante un intervalo de tiempo $\frac{2r}{v_a}$. Notemos que $\frac{2r}{v_a}$, o bien $\frac{D}{v_a}$, es el tiempo que se demoraría la boquilla en recorrer una distancia igual al diámetro D del círculo de la huella, si se desplazara con una velocidad lineal v_a .

Entonces, la densidad resultante de nematodos sobre la huella usando la ecuación 2.9 sería:

$$\sigma_{huella} = \int_0^{\frac{2r}{v_a}} \frac{\rho Q}{A_{h,\theta}} dt = \frac{\rho Q}{A_{h,\theta}} t \Big|_0^{\frac{2r}{v_a}}, \quad (2.10)$$

y como el área de la huella es $A_{h,\theta} = \pi r^2$

$$\sigma_{huella} = \frac{\rho Q}{\pi r^2} \frac{2r}{v_a} = \frac{2\rho Q}{\pi r v_a}. \quad (2.11)$$

Como resultado, el número total de nematodos uniformemente distribuido sobre la huella circular será:

$$N_{huella} = \sigma A_{h,\theta} = \frac{2\rho Q}{\pi r v_a} (\pi r^2) = \frac{2\rho Q r}{v_a}. \quad (2.12)$$

Si esta misma cantidad de nematodos estuviera uniformemente distribuida sobre el cuadrado de lado $2r$ que circunscribe al círculo huella, entonces la densidad de nematodos sería:

$$\sigma_{cuadrado} = \frac{N}{A_c} = \frac{\frac{2\rho Q r}{v_a}}{4r^2} = \frac{\rho Q}{2r v_a}. \quad (2.13)$$

En la siguiente sección veremos la relación de estos resultados con la densidad de nematodos en el suelo cuando la boquilla se desplaza con una velocidad lineal de avance v_a .

2.7. Obtención de la densidad de nematodos sobre un cuadrado mínimo cuando la huella de aspersión atraviesa el cuadrado con una velocidad constante v_a

Movimiento del Equipo de Riego

El equipo de riego debe seguir un patrón de movimiento lineal con cierta velocidad constante v_a , a lo largo de los surcos de inicio a fin. Una vez que llega al final de un surco, retorna moviéndose en la dirección opuesta para cubrir el surco adyacente y así sucesivamente.

Este procedimiento exige que incorporem la velocidad de avance a nuestro razonamiento anterior.

Concepto del cuadrado mínimo para calcular la densidad de nematodos

Llamaremos “cuadrado mínimo” a un cuadrado cuyo lado tiene la longitud del cobertura D de la parte del surco que se quiere aspersar, cuando el aspersor se mueve en dirección longitudinal a él, con velocidad de avance constante v_a .

Vemos de la figura que el área total de aspersión puede ser dividida en cuadrados mínimos.

Asumiendo condiciones ideales de viento. Si la densidad instantánea de nematodos sobre la huella de aspersión $\dot{\sigma}$ (ec. 2.8) es uniforme y constante; y la velocidad de avance también es constante $v_a = c$; la densidad σ_{nem} de nematodos acumulada en el cuadrado mínimo, después de la aplicación, también es constante. Esto es lo que queremos demostrar. Para ello basta calcular dicha densidad sobre un cuadrado mínimo del suelo, una vez que este ha sido totalmente cubierto por el biofertilizante al desplazarse el equipo de aspersión (fig. 2.7).

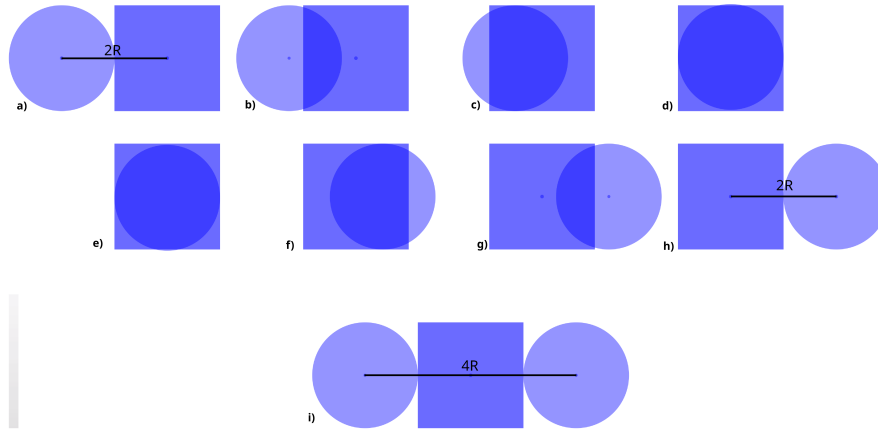


Figura 2.7: Movimiento de la huella de aspersión y su intersección con un cuadrado mínimo

Densidad superficial de nematodos acumulada en el cuadrado mínimo

Supongamos que en el *instante inicial* la **huella** de aspersión es *disjunta* en un **cuadrado mínimo** del suelo, *tangente* a él, y sus centros *alineados* con un punto medio de uno de sus lados (fig- 2.7 A). La huella de aspersión comienza a avanzar con velocidad lineal constante v_a en la dirección del segmento que une la los centros del círculo y el cuadrado, penetrando en el cuadrado mínimo. (fig- 2.7 B y C)

Nos interesa determinar cómo se va superponiendo la cantidad de nematodos que son “apresados” sobre esas intersecciones a partir del momento en que la boquilla empieza a desplazarse, hasta que sale por el lado opuesto del cuadrado (fig- 2.7 H).

Modelo para la aplicación de nematodos entomopatógenos

2.7 Obtención de la densidad de nematodos sobre un cuadrado mínimo cuando la huella de aspersión atraviesa el cuadrado con una velocidad constante v_a

El tiempo total que requiere la huella de aspersión para atravesar todo el cuadrado mínimo es $\frac{4R}{v_a}$, cómo se muestra en la figura 2.7 I. Además para cada un instante de tiempo t entre 0 y $\frac{4R}{v_a}$, la intersección del círculo con el cuadrado es una sección $A(t)$ del círculo como se muestra en la figura 2.8. El área $A(t)$ del segmento del círculo es determinada con la formula

$$A(t) = \frac{R^2}{2}\theta. \quad (2.14)$$

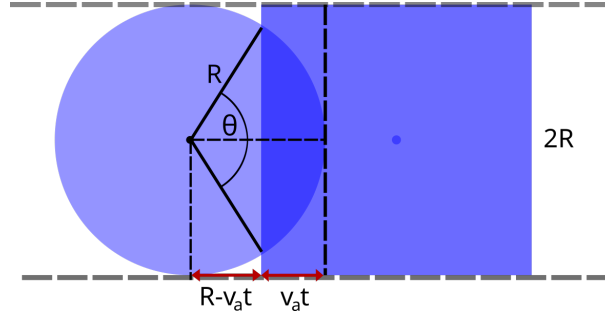


Figura 2.8: Área de intersección de la huella circular de aspersión con un cuadrado mínimo.

Notemos que para cada instante el ángulo θ será distinto, tomando valores en el intervalo $(0 \text{ rad}, \pi \text{ rad})$ o $(0^\circ, 180^\circ)$. El ángulo $\theta(t)$ será función del tiempo.

Del hecho de que $\cos\left(\frac{\theta(t)}{2}\right) = \frac{R - v_a t}{R} = 1 - \frac{v_a t}{R}$, se obtiene que $\theta(t) = 2 \arccos\left(1 - \frac{v_a t}{R}\right)$ y por lo tanto el área de la intersección es

$$A(t) = \frac{R^2}{2}\theta(t) = R^2 \arccos\left(1 - \frac{v_a t}{R}\right) \quad (2.15)$$

Luego la **cantidad** de *nematodos* instantánea en t que se va dispersando en el área de intersección $A(t)$, como resultado de la aspersión sobre el círculo de área A_h y el cuadrado mínimo de área $4R^2$; es igual a la densidad instantánea de nematodos en la huella multiplicada por el área de la intersección, es decir,

$$\dot{N}(t) = \dot{\sigma}_{\text{huella}} A(t), \quad (2.16)$$

usando la ecuación (2.8) obtenemos

$$\dot{N}(t) = \frac{\rho Q}{A_h} A(t), \quad (2.17)$$

Si integramos (2.17) en un intervalo $(0, t_1)$, obtenemos la densidad acumulada de nematodos en las áreas intersectado del intervalo.

$$\begin{aligned} N_{\text{acumulados en } (0, t_1)} &= \int_0^{t_1} \dot{N}(t) dt, \\ N_{\text{acumulados en } (0, t_1)} &= \int_0^{t_1} \frac{\rho Q}{A_h} A(t) dt. \end{aligned} \quad (2.18)$$

Con esto la cantidad total de nematodos acumulados que en el cuadrado mínimo cuando la huella de aspersión lo atraviesa completamente en el tiempo $\frac{4R}{v_a}$, sería

$$N_{\text{total}} = \frac{\rho Q}{A_h} \int_0^{\frac{4R}{v_a}} A(t) dt, \quad (2.19)$$

Modelo para la aplicación de nematodos entomopatógenos

2.7 Obtención de la densidad de nematodos sobre un cuadrado mínimo cuando la huella de aspersión atraviesa el cuadrado con una velocidad constante v_a

pero veamos cómo se puede simplificar, el cálculo de esta integral. En efecto, el movimiento es simétrico una vez que los centros de la *huella* y del *cuadrado* coinciden, el *regreso* o el *avance* son exactamente iguales, con lo cual podemos

$$N_{total} = \frac{\rho Q}{A_h} \left[\int_0^{\frac{2R}{v_a}} A(t) dt + \int_{\frac{2R}{v_a}}^{\frac{4R}{v_a}} A(t) dt \right], \quad (2.20)$$

haciendo en la segunda integral, el cambio de variable $t + \frac{2R}{v_a} = \tau$ se tiene

$$N_{total} = \frac{\rho Q}{A_h} \int_0^{\frac{2R}{v_a}} \left(A(t) + A\left(t + \frac{2R}{v_a}\right) \right) dt \quad (2.21)$$

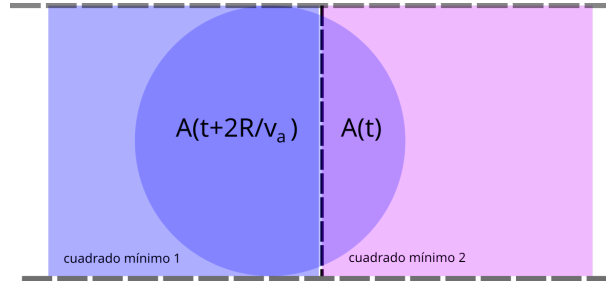


Figura 2.9: Áreas de intersección $A(t)$ y $A(t + \frac{2R}{v_a})$ de la huella circular de aspersión con 2 cuadrados mínimos.

es fácil de la figura 2.9 que, $A(t) + A(t + \frac{2R}{v_a}) = \pi R^2$ y por ello de la ecuación 2.17 se tiene que:

$$N_{total} = 2\rho Q \frac{R}{v_a}, \quad (2.22)$$

ya que $A_h = \pi R^2$.

Y finalmente la densidad de nematodos en el cuadrado mínimo es

$$\sigma = \frac{N_{total}}{A_{cuadrado}} = \frac{2\rho Q \frac{R}{v_a}}{4R^2} = \frac{\rho Q}{2Rv_a}, \quad (2.23)$$

la cual coincide con la densidad de nematodos sobre la huella cuando la velocidad de avance de la boquilla es 0, pero se está aplicando el bioinsecticida durante un tiempo $\frac{2R}{v_a}$. Notemos que en la situación que acabamos de analizar los nematodos quedan uniformemente distribuidos sobre todo el cuadrado y no solamente sobre la huella circular como en el caso en que la velocidad. $v_a = 0$. En conclusión, la expresión (2.23) para la densidad de nematodos sobre el cuadrado mínimo será también la densidad de nematodos, que se distribuye a lo largo de todo el surco cuando la aspersión se efectúe bajo unas condiciones predeterminadas para ρ , Q , R y con una velocidad de avance v_a .

Capítulo 3

Modelo de interacción Larva-Infectivo Juvenil

3.1. Introducción a los modelos de crecimiento poblacional

El desarrollo de modelos matemáticos para estudiar poblaciones comenzó con enfoques simples, como el modelo de Malthus (1798), que describe el crecimiento exponencial de una población. Sin embargo, los modelos iniciales tratan a la población como homogénea, sin distinguir entre etapas o estadios del ciclo de vida. La necesidad de modelos más realistas surgió con el avance de la biología y la ecología. Quedó claro que según la etapa de desarrollo de algunos organismos; tales como insectos, las tasas de crecimiento, mortalidad y reproducción varían significativamente . (Haberman, 1998; Edelstein-Keshet, L. 2005; y Murray, J. 2002).

Cuando las características de los individuos dentro de una población varían significativamente a lo largo de su ciclo de vida, resulta crucial incorporar esta heterogeneidad en los modelos. Fue entre los años 1980 y 1990, cuando los **modelos estructurados en estadios o modelos matriciales de población** se formalizaron matemáticamente y se aplicaron a una amplia gama de problemas biológicos. Estos modelos dividen la población en grupos, *estadios* o *instares* biológicos según su etapa de desarrollo (por ejemplo, huevos, larvas, pupas, adultos jóvenes y adultos reproductivos)(Haberman, 1998). Esto permite una representación más realista del crecimiento, reproducción y mortalidad en función del estadio.

Cómo hemos visto en el capítulo 1, las gallinas ciegas forman parte del ciclo de vida complejo de los escarabajos de la familia Phyllophaga que incluye varias etapas de desarrollo (huevo, larvas L_1 , L_2 , y L_3 , pupa y adulto). Cada una de estas etapas presenta características biológicas y ecológicas únicas, lo que justifica el uso de un **modelo estructurado en estadios** para su estudio.

3.1.1. Estructura de la población y su modelo

En estos modelos, la población total se descompone en subpoblaciones $L_i(t)$, donde L_i representa la abundancia de individuos en el i -ésimo estadio en el tiempo t . Cada estadio tiene características específicas que afectan su contribución al crecimiento total, tales como:

Tasas de transición ($\tau_{i,i+1}$): Representan el paso de un individuo del estadio i al estadio $i + 1$.

Tasas de mortalidad (μ_i): Determinan la probabilidad de que un individuo muera mientras permanece en un estadio.

Tasa de natalidad (γ_i): Indica la producción de nuevos individuos, generalmente asociada a los estadios reproductivos.

Estructura Matemática Básica

El sistema de ecuaciones diferenciales típico para un modelo de cinco estadios puede expresarse como:

$$\begin{aligned}\frac{dL_1}{d\tau} &= \gamma_1 L_5 - \tau_{12} L_1 - \mu_1 L_1, \\ \frac{dL_2}{d\tau} &= \tau_{12} L_1 - \tau_{23} L_2 - \mu_2 L_2, \\ \frac{dL_3}{d\tau} &= \tau_{23} L_2 - \tau_{34} L_3 - \mu_3 L_3, \\ \frac{dL_4}{d\tau} &= \tau_{34} L_3 - \tau_{45} L_4 - \mu_4 L_4, \\ \frac{dL_5}{d\tau} &= \tau_{45} L_4 - \mu_5 L_5.\end{aligned}\tag{3.1}$$

$\gamma_1 L_5$: Representa la producción de nuevos individuos por los adultos reproductivos.

$\tau_{i,i+1} L_i$: Modela el flujo de individuos desde el estadio i hacia el estadio j .

$\mu_i L_i$: Indica la mortalidad de cada estadio i .

3.1.2. Dinámica temporal

Cada ecuación incorpora términos que describen la evolución en el tiempo t de cada subpoblación

- **Aumentos poblacionales:** Por reproducción o transición desde el estadio anterior.
- **Pérdidas poblacionales:** Por mortalidad o transición hacia el siguiente estadio.

3.1.3. Suposiciones del modelo

Para simplificar la formulación matemática, es común asumir:

- Las tasas de natalidad, mortalidad y transición son constantes o dependen del tiempo de manera conocida. Hablaremos mas de esto aplicado a la gallina ciega en el capítulo 4.
- Los estadios están bien definidos y los individuos no regresan a estadios previos. Recordemos que todo el ciclo de vida de *Phyllophaga* spp. está bien definido, y es cierto que no pueden regresar a un estado anterior, aunque para larvas de ciclo de vida de 2 años entran en un periodo de diapausa antes de transicionar al estadio L_3 . Esta otra fase de diapausa puede entrar como otra ecuación similar a la de la pupa, pues además en este periodo los nematodos no la pueden penetrar pues se entierra unos 25 cm abajo en el suelo, aunque los nematodos son capaces de desplazarse serían menos eficaces que cuando las larvas están activas (ver sección 4.3)
- No hay inmigración ni emigración, enfocando el modelo en una población cerrada. Para nuestro caso de estudio esta condición es correcta, pues las larvas no son capaces de salir de la parcela en la que se encuentran. El periodo de adulto, al ser capaces de volar, si supondremos que no hay inmigración ni emigración.

3.2. Introducción a los modelos presa-depredador

Los modelos presa-depredador son fundamentales en la *biología matemática* para describir las interacciones entre dos especies: una que actúa como presa y otra como depredador. Estos modelos buscan capturar la dinámica poblacional de ambos grupos y predecir su comportamiento a lo largo del tiempo. Uno de los primeros y más conocidos es el modelo de *Lotka-Volterra* que ha servido como base para muchas variantes y aplicaciones en biología, control de plagas y epidemiología (ver sección 1.3.1) (Gilpin, 1973 y Oancea y Grosu, 2011).

3.2.1. Modelo clásico de Lotka-Volterra

El modelo de Lotka-Volterra establece un conjunto de ecuaciones diferenciales simples que describen la interacción entre una población de depredadores y una de presas (Haberman, 1998). Estas ecuaciones se presentan de la siguiente manera:

$$\frac{dP}{dt} = rP - \beta PD \quad (3.2)$$

$$\frac{dD}{dt} = \eta PD - dD. \quad (3.3)$$

Donde:

- $P(t)$: Tamaño de la población de presas en el tiempo t .
- $D(t)$: Tamaño de la población de depredadores en el tiempo t .
- r : Tasa de crecimiento intrínseca de las presas.
- β : Tasa de encuentro entre depredadores y presas.
- η : Eficiencia en la conversión de presas consumidas en nuevos depredadores.
- d : Tasa de mortalidad natural de los depredadores.

Este modelo asume que los depredadores dependen exclusivamente de las presas para sobrevivir ($\frac{dD}{dt} = -dD$), y que las presas experimentan un crecimiento exponencial en ausencia de depredadores ($\frac{dP}{dt} = rP$). Sin embargo, su simplicidad ha llevado al desarrollo de múltiples extensiones para representar con mayor realismo los sistemas biológicos.

3.2.2. Variantes del modelo de Lotka-Volterra

Diferentes variantes se han desarrollado para abordar situaciones más complejas, como:

1. Modelos con capacidad de carga: Se introduce un término *logístico* para el en el crecimiento de la población de presas para reflejar la competencia por recursos dentro del ecosistema. Este término ajusta la ecuación del crecimiento de la presa:

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K} \right) - \beta ND. \quad (3.4)$$

Donde K es la *capacidad de carga*, es decir, la cantidad máxima de individuos que el ambiente puede sostener. De momento esta característica no será utilizada, pues no se observa un estancamiento en las poblaciones de gallina ciega a partir de cierto tiempo.

2. Modelos con retrasos temporales: Los *retrasos temporales* (t_i) permiten reflejar el desfase entre las interacciones de los depredadores y las presas. Por ejemplo, en sistemas donde los depredadores tardan en reproducirse después de alimentarse, o cuando hay transiciones prolongadas entre etapas de vida. Una ecuación con retardo puede expresarse como:

$$\frac{dD(t)}{dt} = \delta P(t - t_i)D(t - t_i) - dD(t). \quad (3.5)$$

Esta ecuación refleja que nuevos depredadores nacen, o se agregan a la población debido a los contactos con presas hace t_i días. Esto es relevante para capturar fenómenos biológicos donde la respuesta poblacional se ve afectada por eventos pasados. En este caso la emergencia de nuevos nematodos de la larva después de δ días en que fue invadida, y la muerte de la larva después de α días. δ y α , no son iguales, pues la muerte de la larva ocurre antes de la emergencia de NEP, hasta agotar los recursos de las larva (ver sección 1.5.1).

3.2.3. Relevancia para el caso de estudio: gallina ciega y nematodos entomopatogenos

En el contexto del control de la gallina ciega mediante nematodos entomopatógenos, los nematodos actúan como depredadores y las larvas toman el papel de presas; a pesar de que los nematodos tengan un tamaño mucho menor que las larvas de *Phyllophaga*. Las variantes del modelo presa-depredador son fundamentales para capturar la complejidad del sistema larva-nematodo:

- Capacidad de carga: Refleja la competencia entre las larvas por los recursos disponibles en el suelo.
- Retardos temporales: Capturan el desfase entre la infección por los nematodos y la posterior emergencia de nuevas generaciones en su forma infectiva.

Veremos que acoplando el modelo de presa depredador con el modelo de evolución de la gallina ciega en los estadios vulnerables a la infección por nematodos se reflejarán las interacciones biológicas y ecológicas observadas en el campo, proporcionando además una base sólida para diseñar estrategias de control optimas en trabajos futuros. Se presenta un breve resumen de los aspectos biología y ecología de ambos antes de pasar al modelo de ésta interacción

3.3. Descripción del sistema: control de la población de gallina ciega con nematodos entomopatógenos

Como bien hemos hablado en los capítulos anteriores, el fenómeno que queremos modelar consiste en el control de la población de la gallina ciega (larvas de escarabajos de la familia *Phyllophaga*), utilizando como depredadores a nematodos entomopatógenos de las familias *Heterorhabditis* y *Steinernema*.

Ciclo de vida de la gallina ciega El ciclo de vida de la gallina ciega presenta varias etapas:

1. Huevos: Deposición natural en el suelo por adultos apareados.
2. Larvas:

- Larvas de primer estadio (L1): Consideradas como un primer grupo por su comportamiento y tamaño diferenciado, pues generalmente los NEP prefieren larvas de L1 y L2 debido a la disponibilidad de recursos de estas gallinas más grandes.
- Larvas de tercer estadio y segundo estadio (L1 y L2): agrupadas en un segundo grupo para el modelo, pues estas tienen los contactos con NEP

3. Pupa: Fases transitorias antes del desarrollo adulto.

4. Adultos: Individuos maduros (macho y hembra) que emergen, se aparean y reinician el ciclo depositando nuevos huevos.

El ciclo completo dura aproximadamente un año, aunque algunas especies pueden requerir dos años. En estas especies, las larvas en estadio L2 pueden pausar su desarrollo durante los meses de agosto/septiembre a abril/mayo, permaneciendo inactivas hasta el siguiente período favorable. Todo esto se describe a mas profundidad en la sección 1.4.1. Para reflejar esto en el modelo, se considera que en el periodo de diapausa, la tasa de transición $\tau_{2,3}$ es igual a 0 pues, y la tasa de mortalidad μ_2 también tiene que establecerse; otra opción es considerar el periodo de diapausa como otro estadio, y agregar una ecuación para éste (ver sección de ampliaciones del modelo 4.3).

Ciclo de vida de los nematodos entomopatógenos

Los nematodos entomopatógenos también atraviesan varias fases de desarrollo: huevo, estadios juveniles (J1 a J4) y adulto (ver sección 1.5.1). La investigación revela que, la etapa relevante para la interacción con la gallina ciega es el estadio infectivo juvenil (IJ o J3).

Modo de acción: Estos nematodos **IJ** penetran en las larvas de la gallina ciega (L2 o L3) e inician su ciclo reproductivo dentro del huésped, matando a la larva en este periodo que puede ser de 2 a 10 días después del contacto (depende la especie). Durante este proceso, se desarrollan 2 o 3 generaciones de nematodos.

Emergencia: Una vez agotados los recursos del huésped, después de haber pasado 10 a 30 días dependiendo de la especie, miles de nematodos (depende la especie y las condiciones de la larva huésped) emergen nuevamente en su forma infectiva **IJ**, listos para infectar nuevas larvas en el campo (ver sección 1.4).

Limitación del ciclo: Los nematodos solo infectan las fases larvarias y no atacan a los huevos, las pupas y los adultos del escarabajo. En el modelo solo consideraremos que el control con nematodos es aplicado en las fases larvarias de segundo y tercer estadios (ver sección 1.4.1).

Aplicación de los nematodos en campo

La aplicación de los nematodos se realiza mediante aspersión con equipos de riego, logrando distribuirlos de manera homogénea en el suelo del cultivo. En el capítulo 2 vemos una metodología para establecer la dosis que se aplica al suelo con boquillas de aspersión cónicas en movimiento considerando los parámetros de aplicación ρ, Q, v_a y R , (ec. (2.23)). Esto fue necesario pues los distribuidores y fabricantes de equipos de riego no especifican como aplicar esa cantidad, además es el parámetro de control, tanto **control biológico** y control de la teoría matemática de **control óptimo**. Un ejemplo de densidad aplicada es $\sigma = 100,000$ nematodos por metro cuadrado, frente a una densidad estimada de $L_3 = 30$ gallinas ciegas por metro cuadrado. En el modelo de interacción cambiaremos la notación de σ a J_k para la población de NEP aplicada por aspersión (ver ecuación (3.12)).

Métodos complementarios de control de plagas

Además del control biológico con nematodos, se pueden utilizar trampas de luz o control químico para capturar y eliminar adultos, evitando así la reproducción y la deposición de huevos. Estos aspectos no se tomaran en cuenta para el modelo de este trabajo (ver sección 4.3).

Desfase temporal entre las especies Una característica importante del sistema es la diferencia en los tiempos de desarrollo entre los nematodos y la gallina ciega. Mientras que los nematodos completan 2 o 3 generaciones en cuestión de $\delta \in (10,30)$ días dentro de cada larva, el ciclo anual de la gallina ciega implica transiciones de varias semanas o meses entre etapas, con un periodo de diapausa para las larvas de L2 en gallinas ciegas para especies de 2 años de ciclo de vida. Además la infección y muerte de larvas tiene una duración menor al tiempo en que salen los NEP, siendo este un tiempo $\alpha \in (2-7)$ días en promedio, dependiendo de la especie y el tamaño de la larva infectada.

Modelo de interacción Larva-Infectivo Juvenil

3.3 Descripción del sistema: control de la población de gallina ciega con nematodos entomopatógenos

Por todo lo anterior, la dinámica poblacional del modelo se centrará en las interacciones entre los nematodos en estado infectivo (IJ) con dosis o población y las larvas de la gallina ciega en L1, L2 y L3, dejando fuera las dinámicas de huevo, J1, J2, J4, y adulto, de NEP dentro del huésped.

3.4. Modelo de interacción larva-infectivo juvenil (Phyllophaga-NEP)

Se dividirán las ecuaciones para las etapa del escarabajo y el nematodo en su forma infectiva, con esto contemplamos las siguientes funciones:

- $H(t)$: Cantidad de huevos depositados por día y por m^2 .
- $L_i(t)$: Total de larvas del estadio $i = 1, 2, 3$ que están vivos en el día t por m^2 .
- $P(t)$: Total de pupas que están vivos el día t por m^2 .
- $A(t)$: Total de escarabajos (adultos vivos) en el día t por m^2 .
- $J(t)$: Total de infectivos juveniles de nematodos que están vivos en el día t por m^2 .

Nota: Se tomara la nomenclatura $i = 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6$ para las tasas del modelo. El estadio 0 corresponde al huevo, los estadios $i = 1, 2, 3$ corresponden a las larvas de 1^{er}, 2^{do}, y 3^{er} estadio, el estadio 4 corresponde a las pupas, el 5 a los adultos y el estadio 6 para los nematodos infectivos juveniles, aunque estos últimos no correspondan al escarabajo. También, todas las funciones anteriores representan cantidad de individuos vivos en el instante (t =día) por metro cuadrado, es decir estamos hablando de densidades de población. Se tomara como unidad del tiempo del día pues para los nematodos los tiempos de emergencia de las larvas y los tiempos en los que mueren las larvas por la infección de nematodos son en días, con esto una hora correspondería a $\frac{1}{24}$ días. La aplicación de nematodos por aspersión también se realiza en un día, con lo cual se considerará que la aplicación de nematodos J_k ocurre en un instante t_k

El modelo completo quedaría en la forma siguiente

$$\frac{dH}{dt} = \gamma_0 A(t) - \tau_{01} H(t) - \mu_0 H(t) \quad (3.6)$$

Los huevos se producen a tasa γ_0 por la población de adultos. Se desarrollan a larvas a tasa τ_{01} y la mortalidad natural de los huevos es μ_0 , por eso el signo negativo pues desaparecen de la cantidad total de huevos.

$$\frac{dL_1}{dt} = \tau_{01} H(t) - \tau_{12} L_1(t) - \mu_1 L_1(t) \quad (3.7)$$

Las larvas de primer estadio provienen de la eclosión o transición τ_{01} de huevos, se desarrollan a larvas avanzadas con tasa τ_{12} y tienen mortalidad natural con tasa μ_1 .

$$\frac{dL_2}{dt} = \tau_{12} L_1(t) - \tau_{23} L_2(t) - \mu_2 L_2(t) - \beta_2 J(t - \alpha_2) L_2(t - \alpha_2) \quad (3.8)$$

$$\frac{dL_3}{dt} = \tau_{23} L_2(t) - \tau_{34} L_3(t) - \mu_3 L_3(t) - \beta_3 J(t - \alpha_3) L_3(t - \alpha_3) \quad (3.9)$$

Las larvas de segundo y tercer estadio provienen de las larvas del primer y segundo estadio respectivamente; se desarrollan a pupas con tasa τ_{23} y τ_{34} respectivamente. La salida de individuos de estos estadios se debe a la mortalidad natural y la depredación por nematodos. Los encuentros con NEP tienen una tasa β_2 y β_3 respectivamente.

$$\frac{dP}{dt} = \tau_{34} L_3(t) - \tau_{45} P(t) - \mu_4 P(t) \quad (3.10)$$

Las pupas provienen de larvas de tercer estadio y se desarrollan a adultos con tasa τ_{45} y sufren mortalidad natural con tasa μ_4 .

$$\frac{dA}{dt} = \tau_{45} P(t) - \mu_5 A(t) \quad (3.11)$$

Modelo de interacción Larva-Infectivo Juvenil

3.4 Modelo de interacción larva-infectivo juvenil (Phyllophaga-NEP)

Para los adultos solo se considera que han transicionado de la población de pupas y mueren con tasa μ_5 .

$$\frac{dJ}{dt} = \sum_{k=1}^n J_k \delta(t - t_k) + \eta_2 J(t - \delta_2) L_2(t - \delta_2) + \eta_3 J(t - \delta_3) L_3(t - \delta_3) - \mu_6 J(t) \quad (3.12)$$

En el primer termino los nematodos se reponen mediante aplicaciones externas instantáneas J_k , dosis que fue calculada en la sección 2.7; luego el segundo y tercer término contempla los nuevos nematodos que emergen de larvas infectadas L_1 y L_2 , y se suman a la población total. El tercer término refleja la mortalidad natural con tasa μ_6 , de momento es el único término que explica la perdida de nematodos en el campo.

En el modelo se tienen los siguientes parámetros:

Tasa de oviposición

$$\gamma_0 = \frac{\text{Número de huevos} / \text{Número de escarabajos hembras}}{\text{Tiempo promedio en el que la hembra deposita todos los huevos}} \times (\% \text{ hembras en el total de adultos}) \quad (3.13)$$

Tasas de transición del estadio i al estadio $i + 1$, con $i = 0, 1, 2, 3, 4, 5$

$$\tau_{i,i+1} = \frac{\% \text{ de individuos del estadio } i \text{ que pasan al estadio } i + 1}{\text{Tiempo promedio que demoran en pasar}} \quad (3.14)$$

Tasa de mortalidad del estadio i -ésimo con $i = 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6$

$$\mu_i = \frac{\% \text{ de individuos del estadio } i \text{ que mueren antes de pasar al estadio } i + 1 \text{ por unidad de área}}{\text{Tiempo promedio que demoran en morir a partir del estadio } i} \quad (3.15)$$

Las cantidades de nematodos y escarabajos deben estar consideradas como densidad poblacional, es decir individuos por unidad de área

Tasas de encuentro entre larvas y nematodos: η_i y β_i

Para los nematodos, solo se considera el estadio del infectivo juvenil, porque sabemos que son las únicas que interactúan con las larvas de 2 y 3^{er} estadio. Con lo cual no es necesario considerar la evolución de los nematodos que se reproducen dentro de las larvas, sino solo el resultado final que de nuevo son infectivos juveniles. Ese resultado final viene dado por la ecuación (3.12) para la población $J(t)$ de NEP, donde $\eta_2 J(t - \delta_2) L_2(t - \delta_2)$ y $\eta_3 J(t - \delta_3) L_3(t - \delta_3)$ corresponden a los infectivos juveniles que se producen al cabo de un tiempo δ_2 o δ_3 de haber entrado en contacto los nematodos con larvas de 2 y 3^{er} estadio. La tasa de encuentros de nematodos infectivos con larvas de 2 y 3^{er} estadio. Llamaremos contacto o encuentro efectivo, cuando los nematodos entran en contacto con alguna larva y la penetran. Hemos visto que es necesario que penetren en la gallina ciega, para liberar su bacteria simbiote y continuar con su desarrollo biológico.

$$\eta_i = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unidad de área del total de nematodos IJ que tienen} \\ \text{contacto efectivo con una larva del } i\text{-ésimo estadio} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de larvas de } i\text{-ésimo estadio por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos.} \end{array} \quad (3.16)$$

con $i=1,2$.

De manera similar los términos $\beta_2 J(t - \alpha_2) L_2(t - \alpha_2)$ y $\beta_3 J(t - \alpha_3) L_3(t - \alpha_3)$ representan el total de larvas que mueren debido a los encuentros con nematodos que se realizaron hace α_2 y α_3 días respectivamente. β_2 y β_3 representan las tasas de encuentros efectivos de larvas con nematodos:

$$\beta_i = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unida de área del total de larvas del } i\text{-ésimo estadio} \\ \text{que tienen encuentros efectivos con nematodos IJ} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de nematodos IJ por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos.} \end{array} \quad (3.17)$$

con $i=1,2$.

Los valores de β y η tienen un significado importante en términos del comportamiento ecológico del sistema. Su magnitud, ya sea menor o mayor que 1, indica la intensidad de las interacciones entre depredadores y presas.

Significado de β :

La tasa β mide la eficiencia de los depredadores para capturar presas por unidad de tiempo, considerando el número de encuentros.

$\beta < 1$: Indica que el depredador tiene una baja tasa de captura por presa. Es común en sistemas donde las presas son difíciles de cazar, los depredadores son ineficientes, o la probabilidad de encuentros exitosos es baja. En este caso, el impacto de los depredadores en la población de presas es moderado o bajo.

$\beta > 1$: Sugiere que el depredador es altamente eficiente, capturando una gran cantidad de presas por unidad de tiempo. Puede observarse en sistemas donde las presas son abundantes, fáciles de capturar o los depredadores son muy especializados. Un valor alto puede llevar a una rápida disminución en la población de presas, potencialmente afectando el equilibrio ecológico.

Significado de η :

La tasa η mide la eficiencia con la que la energía de las presas consumidas se convierte en nuevos depredadores.

$\eta < 1$: Indica que el consumo de presas produce un bajo rendimiento en términos de crecimiento de la población de depredadores. Esto puede deberse a: 1. Baja eficiencia en la conversión de energía. 2. Presas con bajo contenido energético o insuficientes para sostener un crecimiento significativo. En este caso, incluso si los depredadores capturan presas, la población de depredadores crecerá lentamente.

$\eta > 1$: Implica que el consumo de presas genera un alto crecimiento en la población de depredadores. Es típico en sistemas donde las presas son muy nutritivas o en situaciones donde el depredador puede utilizar eficientemente la energía consumida. Un valor alto de η puede dar lugar a un crecimiento rápido de los depredadores, lo que podría presionar significativamente a la población de presas.

Consideraciones adicionales:

Relación entre β y η : Si ambos valores son altos ($\beta, \eta > 1$), el sistema puede ser inestable, ya que los depredadores rápidamente agotan a las presas y luego colapsan por falta de alimento. Si ambos son bajos ($\beta, \eta < 1$), el sistema tiende a ser más estable, pero con un impacto menor de los depredadores en las presas.

En el caso de las larvas de gallina ciega y los nematodos, podríamos esperar que β y η sean moderados ($\beta, \eta < 1$) debido a la necesidad de múltiples nematodos para infectar a una larva y al proceso relativamente lento de reproducción del nematodo.

Dosis de nematodos aplicada: J_k

Finalmente, el término $\sum_{k=1}^n J_k \delta(t - t_k)$, donde δ representa la delta de Dirac en los instantes t_k , se interpreta como una fuente puntual de nematodos instantánea con densidad J_k (recordemos que la unidad del tiempo es el día, y la aplicación se realiza en unas cuantas horas para las parcelas). J_k es el parámetro de control del sistema, y que al resolver el sistema, tenemos que obtener estas densidades y después aplicar la teoría de control óptimo para minimizar esta cantidad, así como obtener los periodos de aspersión de los nematodos. Recordemos que en el capítulo 2 obtuvimos una formula para la densidad o dosis aplicada de los NEP en el suelo, cambiando la notación σ a J_k de la ecuación 2.23 se tiene.

$$J_k = \frac{\rho Q}{2Rv_a} \quad (3.18)$$

De esta ecuación podemos obtener las condiciones necesarias para la aspersión, considerando las variables; ρ , numero de nematodos por litro de agua que debemos tener en nuestra mezcla para ser asperjada; $2R$, el lado del cuadrado mínimo; Q , el caudal de riego; y v_a , la velocidad de avance del equipo de riego (Ver sección 2.6 y 2.7).

Para entender el término que contiene a la densidad aplicada por nematodos J_k , analicemos un ejemplo.

1) Supongamos que el instante $t = 0$ corresponde al día en que se aplica por primera vez el bioinsecticida a base de nematodos al cultivo. Según los cálculos presentados en el capítulo 2, con la formula obtenida podremos calcular la dosis aplicada, que servirá como condición inicial para los nematodos. A modo de ejemplo, podríamos considerar la dosis recomendada por los fabricantes en la sección 1.6.1, 250,000 a 500,000 nematodos por m^2 ; aunque de momento simplemente será denotada como J_0 , en el instante $t = 0$. El modelo debe resolverse con esta condición inicial, pero sin incluir los términos de la sumatoria en la ecuación correspondiente a $J(t)$.

Por otro lado, para las demás variables del sistema, $L_1(t)$, $L_2(t)$, $L_3(t)$, $P(t)$ y $A(t)$, es necesario establecer sus respectivas condiciones iniciales en $t = 0$ para poder resolver el sistema completo.

Un aspecto crucial es definir las condiciones de la población del ciclo biológico de la gallina ciega en el instante $t = 0$. Una opción es considerarlo como el inicio de la época de apareamiento, cuando ocurre la eclosión de los adultos. Bajo esta premisa, las condiciones iniciales serían las siguientes:

$H(0)$ = Número total de huevos depositados por las hembras en los primeros días de oviposición.

$L_1(0) = L_2(0) = L_3(0) = P(0) = 0$, y

$A(0)$ = Número aproximado de adultos que depositarán huevos por m^2 .

El valor inicial de adultos $A(0)$ debe determinarse experimentalmente.

Con estas condiciones iniciales, se resuelve el sistema de ecuaciones, pero sin incluir el término correspondiente a la sumatoria en la ecuación de $J(t)$ (ec. (3.12)).

2) Después hay que elegir un instante t_1 en el que de nuevo se va a aplicar la mezcla de nematodos para determinar J_1 , que es la cantidad de nematodos que van a quedar por m^2 después de la aplicación en el día t_1 . Una vez resuelto el problema de contorno en el intervalo $[0, t_1]$ con la condición inicial en $t = 0$ para obtener todas las variables evaluada en t_1 usamos esos valores como condición inicial para resolver el sistema en el intervalo de t_1 en adelante. Para calcular la condición inicial en $J(t_1)$ en el intervalo de t_1 en adelante se suma el valor que se obtiene como resultado de resolver el sistema en $[0, t_1]$, es decir la cantidad J_1 que fue el lo que se incremento la condición inicial de nematodos en el instante t_1 . Ese es el sentido que tiene el sumando $J_1 \delta(t - t_1)$

3) Este procedimiento se repite en los intervalos $[t_1, t_2]$, $[t_2, t_3]$..., donde se tiene que elegir los instantes t_k y los valores de J_k y evaluar los resultados que se obtienen, se espera ver como va disminuyendo progresivamente la población de larvas.

4) En la tesis de maestría se resolverá el problema de control óptimo con este modelo se obtendrán los valores óptimos de t_k y J_k . Con estos valores obtendremos una estrategia óptima para la aplicación de nematodos y así mantener a la plaga de larvas en niveles inferiores a los niveles en que pueden ocasionar daño a la planta.

Modelo final

El sistema de ecuaciones diferenciales que describe la dinámica poblacional de *Phyllophaga* spp. y su depredación por nematodos entomopatógenos es:

$$\begin{aligned}
\frac{dH}{dt} &= \gamma_0 A(t) - \tau_{01} H(t) - \mu_0 H(t) \\
\frac{dL_1}{dt} &= \tau_{01} H(t) - \tau_{12} L_1(t) - \mu_1 L_1(t) \\
\frac{dL_2}{dt} &= \tau_{12} L_1(t) - \tau_{23} L_2(t) - \mu_2 L_2(t) - \beta_2 J(t - \alpha_2) L_2(t - \alpha_2) \\
\frac{dL_3}{dt} &= \tau_{23} L_2(t) - \tau_{34} L_3(t) - \mu_3 L_3(t) - \beta_3 J(t - \alpha_3) L_3(t - \alpha_3) \\
\frac{dP}{dt} &= \tau_{34} L_3(t) - \tau_{45} P(t) - \mu_4 P(t) \\
\frac{dA}{dt} &= \tau_{45} P(t) - \mu_5 A(t) \\
\frac{dJ}{dt} &= \sum_{k=1}^n J_k \delta(t - t_k) + \eta_2 J(t - \delta_2) L_2(t - \delta_2) + \eta_3 J(t - \delta_3) L_3(t - \delta_3) - \mu_6 J(t).
\end{aligned} \tag{3.19}$$

Con $i = 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6$ para las tasas del modelo. El estadio 0 corresponde al huevo, $i = 1, 2, 3$ corresponden a las larvas de 1^{er}, 2^{do}, y 3^{er} estadio, $i = 4$ corresponde a las pupas, $i = 5$ a los adultos y el estadio $i = 6$ para los nematodos infectivos juveniles, aunque estos últimos no correspondan al escarabajo. Las cantidades de nematodos y escarabajos deben estar considerarse como individuos por unidad de área. Y la unidad t de tiempo es el día.

$H(t)$: Cantidad de huevos depositados por día y por m^2 . $L_i(t)$: Total de larvas del estadio $i = 1, 2, 3$ que están vivos en el día t por m^2 . $P(t)$: Total de pupas que están vivos el día t por m^2 . $A(t)$: Total de escarabajos (adultos vivos) en el día t por m^2 . $J(t)$: Total de infectivos juveniles de nematodos que están vivos en el día t por m^2 .

Modelo de interacción Larva-Infectivo Juvenil
3.4 Modelo de interacción larva-infectivo juvenil (Phyllophaga-NEP)

$$\gamma_0 = \frac{\text{Número de huevos} / \text{Número de escarabajos hembras}}{\text{Tiempo promedio en el que la hembra deposita todos los huevos}} \times (\% \text{ hembras}),$$

$$\tau_{i,i+1} = \frac{\% \text{ de individuos del estadio } i \text{ que pasan al estadio } i+1}{\text{Tiempo promedio que demoran en pasar}},$$

con $i = 1, 2, 3, 4$

$$\mu_i = \frac{\% \text{ de individuos del estadio } i \text{ que mueren antes de pasar al estadio } i+1}{\text{Tiempo promedio que demoran en morir a partir del estadio } i},$$

con $i = 1, 2, 3, 4, 5, 6,$

$$\eta_i = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unidad de área del total de nematodos IJ que tienen} \\ \text{contacto efectivo con una larva del } i\text{-ésimo estadio} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de larvas de } i\text{-ésimo estadio por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos} \end{array},$$

Con $i = 2, 3,$

$$\beta_i = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unida de área del total de larvas del } i\text{-ésimo estadio} \\ \text{que tienen encuentros efectivos con nematodos IJ} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de nematodos IJ por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos} \end{array},$$

Con $i = 2, 3,$

$$J_k = \frac{\rho Q}{2Rv_a}, \text{ ver sección 2.7.}$$

Capítulo 4

Análisis, simplificaciones y discusión del modelo

4.1. Estimación de parámetros del modelo

En la práctica, el cálculo de los parámetros del modelo, como γ_0 (tasa de oviposición de gallina ciega), $\tau_{i,i+1}$ (tasas de transición entre estadios), μ_i (tasa de mortalidad para los diferentes estadios de gallina ciega y nematodos juveniles infectivos), β (tasa de depredación por nematodos) y δ (tasa de crecimiento de nematodos debido al consumo de larvas), requiere tanto datos empíricos como técnicas de ajuste de modelos.

Sin embargo, la investigación muestra que la literatura disponible presenta datos muy diversos y fragmentados, provenientes de diferentes especies de gallina ciega y nematodos. Estos estudios incluyen; tanto experimentos de campo, como experimentos en condiciones controladas de laboratorio lo que añade heterogeneidad a los resultados. Además, las densidades de nematodos aplicadas y los tiempos de exposición varían considerablemente entre estudios. En muchos casos, los datos reportados no son suficientes para calcular todos los parámetros necesarios del modelo de manera confiable, lo que representa un desafío importante para su implementación en condiciones locales.

Asimismo, en varios artículos es necesario hacer interpretaciones y suposiciones para extraer información. Por ejemplo, algunos estudios presentan gráficas sin incluir las tablas de datos correspondientes, lo que obliga a calcular valores aproximados a partir de las coordenadas visibles en las gráficas, a menudo “a ojo”. Se intentó contactar a los investigadores, pero no hubo respuesta alguna. Este tipo de limitaciones subraya la necesidad de realizar experimentos específicos y mediciones adecuadas para llenar las lagunas de información.

La falta de datos precisos también ha servido como guía para definir las necesidades experimentales y metodológicas. Se planteará al equipo de investigación del Complejo Regional Centro de la universidad; ubicado en Los Reyes de Juárez, Puebla, y dirigido por la Dra. Jessica Batalla Mayoral; sugerencias para el plan de experimentación que permita obtener los parámetros necesarios para el modelo de manera robusta y confiable. Académicos del Grupo de Investigación Interdisciplinaria “Biotecnología Agropecuaria frente al Cambio Climático” de la BUAP desarrollan bioplaguicidas y bioinsumos para la agricultura. En este trabajo, se presenta un modelado matemático que describe la interacción de estos insecticidas biológicos con las plagas, el suelo y los cultivos. Esta investigación en su conjunto, tiene como objetivo diseñar estrategias para el uso eficiente de nematodos entomopatógenos, contribuyendo a la reducción del impacto del cambio climático en la agricultura. (Dirección de Comunicación Institucional, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 2024).

4.1.1. Tasas de transición $\tau_{i,i+1}$ y mortalidad μ_i para la gallina ciega

Un estudio realizado por Aragón-García et al. (2005) tuvo como objetivo analizar los ciclos de vida de diversas especies del género *Phyllophaga*. El trabajo se enfocó en identificar las estrategias biológicas principales de este grupo, conocido como el “complejo gallina ciega”, utilizando especies representativas de diferentes subgéneros y grupos asociados a cultivos agrícolas. La investigación, llevada a cabo en Puebla, México, abarcó cinco especies: *Phyllophaga ravidia* (Blanchard), *P. macrocera* (Bates), *P. vetula* (Horn), *P. ilhuicaminai* (Morón), y *P. obsoleta* (Blanchard), criadas bajo condiciones controladas en laboratorio.

Comenzaron el procedimiento con la recolección de adultos en cópula, encontrados al ras del suelo en las áreas de estudio. Estos adultos se confinaron inicialmente en recipientes plásticos de 500 ml, equipados con follaje de los árboles o suelo del lugar de captura, según correspondiera. Reunieron un total de 50 parejas, manteniendo condiciones ambientales similares a las de los sitios de origen.

Una vez recolectadas, trasladaron las parejas a recipientes más grandes, con capacidad de 5 litros, que contenían una capa de suelo húmedo de 10 cm de espesor y ramas de encino provenientes de las zonas de colecta. Considerando una altura total de 20 cm, la superficie de estos recipientes correspondía a 250 cm² (0.025 m²). Dos días después de la transferencia, revisaron el suelo para separar los huevos depositados, mientras que los adultos vivos fueron devueltos al recipiente tras humedecer nuevamente el sustrato. Este proceso se repitió cada dos días hasta la muerte de los adultos.

Mantuvieron las condiciones de cría a una temperatura controlada de $26 \pm 2^\circ\text{C}$ y una humedad relativa de $70 \pm 5\%$. Humedecieron el suelo se cada siete días, dado que en ensayos previos observaron una pérdida significativa de humedad en este periodo, y posteriormente cada tres días, momento en que también se recolectaron las larvas eclosionadas.

Depositaron las larvas individualmente en recipientes plásticos de 40 ml con suelo estéril y húmedo. Su dieta consistió en rodajas de zanahoria fresca, y estas condiciones se revisaron dos veces por semana para renovar el alimento y reemplazar el sustrato. En la fase de pupa, los especímenes permanecieron en los mismos recipientes bajo las mismas condiciones ambientales.

Durante el experimento, registraron varios parámetros clave:

- Número de huevos depositados por cada hembra.
- Periodo de incubación.
- Tiempo de desarrollo de cada estadio larval.
- Duración del estadio pupal.

A continuación, se presentan los resultados obtenidos para cada una de las especies de *Phyllophaga* estudiadas, organizados en tablas que resumen las transiciones entre estadios de desarrollo y las duraciones promedio de cada uno. Estas tablas permiten visualizar de manera clara y estructurada la información sobre el número de individuos que sobreviven en cada etapa del ciclo de vida, así como el tiempo necesario para completar cada estadio desde el huevo hasta la adultez.

Como dato adicional se observó que la hembra en promedio realiza entre dos y tres eventos de oviposición con intervalos de dos días para *Phyllophaga ravidia*; para *P. Vetula* la hembra realiza dos eventos de oviposición con un intervalo de dos días, para *P. obsoleta* la hembra realiza dos eventos de oviposición con un intervalo de uno a dos días.

Tabla 4.1: Resumen de características biológicas de cinco especies de *Phyllophaga*

Especie	Huevos depositados por 50 hembras	Duración del ciclo de vida (días, promedio)	Eventos de oviposición
<i>Phyllophaga ravida</i>	148 huevos	200.19	2-3 eventos, 18-32 huevos
<i>Phyllophaga macrocera</i>	94 huevos	218.6	1 evento, 14-39 huevos
<i>Phyllophaga vetula</i>	112 huevos	272.19	2 eventos, 14-40 huevos
<i>Phyllophaga ilhuicaminai</i>	204 huevos	207.15	1 evento, 11-28 huevos
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	96 huevos	227.14	2 eventos, 16-37 huevos

Tabla 4.2: Transiciones y duración promedio por estadio de desarrollo de *Phyllophaga ravida*

Estadio	Individuos	Duración promedio (días)
Huevos	148	12.18 (9-15 días)
Larvas de primer estadio	116	24.22 (16-46 días)
Larvas de segundo estadio	107	29.47 (21-58 días)
Larvas de tercer estadio	93	99.14 (76-127 días)
Pupas	59	33.36 (24-43 días)
Adultos	19	N/A

Tabla 4.3: Transiciones y duración promedio por estadio de desarrollo de *Phyllophaga macrocera*

Estadio	Individuos	Duración promedio (días)
Huevos	94	11.09 (7-12 días)
Larvas de primer estadio	76	33.12 (27-64 días)
Larvas de segundo estadio	70	42.15 (27-67 días)
Larvas de tercer estadio	51	101.01 (90-121 días)
Pupas	43	29.15 (26-35 días)
Adultos	30 (5 completos)	N/A

Tabla 4.4: Transiciones y duración promedio por estadio de desarrollo de *Phyllophaga vetula*

Estadio	Individuos	Duración promedio (días)
Huevos	112	12.09 (10-16 días)
Larvas de primer estadio	77	24.23 (17-39 días)
Larvas de segundo estadio	71	30.11 (18-72 días)
Larvas de tercer estadio	62	131.12 (104-143 días)
Pupas	55	73.3 (62-89 días)
Adultos	53	N/A

Tabla 4.5: Transiciones y duración promedio por estadio de desarrollo de *Phyllophaga ilhuicaminai*

Estadio	Individuos	Duración promedio (días)
Huevos	204	14.3 (10-16 días)
Larvas de primer estadio	153	24.17 (17-47 días)
Larvas de segundo estadio	141	37.01 (19-56 días)
Larvas de tercer estadio	115	97.4 (80-122 días)
Pupas	71	34.12 (28-41 días)
Adultos	46	N/A

Tabla 4.6: Transiciones y duración promedio por estadio de desarrollo de *Phyllophaga obsoleta*

Estadio	Individuos	Duración promedio (días)
Huevos	96	8.9 (7-13 días)
Larvas de primer estadio	77	26.17 (21-31 días)
Larvas de segundo estadio	63	42.9 (28-59 días)
Larvas de tercer estadio	58	96 (82-118 días)
Pupas	49	54.1 (46-63 días)
Adultos	18	N/A

Con las fórmulas de las ecuaciones 3.14 y 3.15 y con los datos de la tabla 4.2 se obtienen por ejemplo las tasas de transición y mortalidad para *Phyllophaga ravidia* (Tablas 4.7 y 4.8 respectivamente).

Tabla 4.7: Tasas de transición ($\tau_{i,i+1}$) para *Phyllophaga ravidia*

$\tau_{i,i+1}$	Estadios	(%)	T (días)	Tasa (días ⁻¹)
$\tau_{0,1}$	Huevo a L1	78 %	12.18	0.064
$\tau_{1,2}$	L1 a L2	92 %	24.34	0.038
$\tau_{2,3}$	L2 a L3	87 %	30.26	0.029
$\tau_{3,4}$	L3 a Pupa	63 %	40.63	0.016
$\tau_{4,5}$	Pupa a Adulto	32 %	31.88	0.010

En el artículo no se dispone de información acerca del tiempo de vida de los adultos, ya que, según se menciona, los insectos fueron fijados en etanol al 70 % después de 15 días de haber emergido. Esta práctica se realizó con el objetivo de montar a los ejemplares en alfileres entomológicos. La tasa de mortalidad para los adultos, es decir μ_5 , no puede ser calculada con confianza. Si se desea se puede tener el valor estimado de 100 % de mortalidad después de 15 días, con lo cual tendríamos el valor $\mu_5 = \frac{1}{15} = 0,067$ días⁻¹. Si el tiempo promedio de vida de los adultos es mayor este parámetro tiene que ser menor que el calculado.

Tabla 4.8: Tasas de mortalidad (μ_i) para *Phyllophaga ravidia*

μ_i	Estadios	(%)	T (días)	Tasa (días ⁻¹)
μ_0	Huevo	22 %	12.18	0.018
μ_1	L1	8 %	24.34	0.0033
μ_2	L2	13 %	30.26	0.0044
μ_3	L3	37 %	40.63	0.0037
μ_4	Pupa	68 %	31.88	0.020

4.1.2. Tasa de mortalidad μ_6 para los nematodos

Debido a la falta de datos precisos sobre el número de nematodos sobrevivientes en las investigaciones revisadas, no fue posible calcular la tasa de mortalidad (μ_6) en este trabajo. Se necesitan más investigaciones que proporcionen datos detallados sobre la supervivencia de los NEP en diferentes condiciones para poder calcular con precisión la tasa de mortalidad y comprender mejor los factores que la afectan.

4.1.3. Tasas de encuentro β_i y η_i

En el modelo clásico de Lotka-Volterra, los parámetros β y η suelen tratarse como constantes, lo cual es una primera aproximación útil. Sin embargo, en sistemas biológicos y ecológicos reales, estos parámetros pueden depender de factores ambientales y temporales. En particular, para nematodos entomopatógenos (NEP) y larvas de gallina ciega, hay razones importantes para considerar a η y β como funciones en lugar de constantes:

1. Dependencia de la dosis aplicada J_k

Cuando se aplica una cantidad J_k de NEP al suelo, la cantidad de encuentros entre NEP y larvas no crece linealmente con la dosis, sino que sigue un comportamiento más complejo:

- A dosis bajas, un aumento en J_k incrementa los encuentros, ya que hay más NEP buscando larvas.
- A dosis altas, la efectividad de los NEP podría saturarse, ya que las larvas disponibles son limitadas o los NEP pueden competir entre sí por los recursos.
- Puede existir un punto de saturación donde añadir más NEP no incrementa significativamente la tasa de infección.

2. Dependencia del tiempo t de exposición

Los NEP no atacan a las larvas de inmediato; hay un tiempo de búsqueda y encuentro. Además:

- Si el tiempo t es demasiado corto, los NEP no han tenido suficiente oportunidad para encontrar presas, por lo que β es baja.
- Si t es muy largo, los NEP pueden haber muerto debido a factores ambientales o agotamiento de recursos, disminuyendo β .
- Para η , hay un retraso en la conversión de presas en nuevos NEP, porque estos deben completar su ciclo de vida antes de infectar nuevas larvas.

Por lo tanto, β y η deben incluir funciones dependientes del tiempo.

3. Dependencia de las condiciones ambientales

Las interacciones NEP-larva están influenciadas por factores como humedad (θ), pH y tipo de suelo (S):

- Suelo seco o muy ácido: NEP mueren más rápido, reduciendo β y η .
- Suelo con pH y humedad H óptimos: NEP sobreviven más tiempo, maximizando encuentros.
- Textura del suelo S (arenoso vs. arcilloso) afecta la movilidad de los NEP.

4. Ajuste de datos experimentales para mejorar la precisión

Dado que β y η dependen de múltiples variables, la mejor forma de definir sus valores es ajustar modelos a datos experimentales. Para esto, se pueden hacer experimentos con distintas combinaciones de:

- Dosis J_K : Aplicando diferentes cantidades de NEP por unidad de área.
- Tiempo t de exposición: Midiendo la infección en diferentes momentos.
- Condiciones ambientales: Replicando el experimento en suelos con distintas humedades y pH.

A partir de estos datos, se pueden ajustar las funciones $\beta(J_k, t, H, pH, S)$ y $\eta(J_k, t, H, pH, S)$ usando regresión no lineal o técnicas de machine learning.

A continuación se muestran ejemplos de cálculos para los parámetros con la información obtenida hasta al momento.

Cálculo de la tasa β

El cálculo del parámetro β ; que describe la tasa de encuentros efectivos entre larvas y nematodos en función de la concentración aplicada; requiere datos específicos como el número de encuentros efectivos, el tiempo promedio necesario para que dichos encuentros ocurran, y la proporción de larvas afectadas en una población definida. Sin embargo, estos valores no están explícitamente reportados en los estudios realizados. Por esta razón, consideramos los datos experimentales reportados en el artículo "Susceptibilidad de los estadios L2 y L3 de *Phyllophaga elenans* a una cepa nativa de *Heterorhabditis* sp. en condiciones de invernadero" (Rodríguez et al., 2009). Este estudio proporciona información detallada sobre la mortalidad de larvas en diferentes concentraciones de nematodos y periodos de tiempo, lo que permite estimar β a partir de la mortalidad observada, el tiempo transcurrido, y el número total de nematodos utilizados en cada tratamiento.

En el experimento realizado por Rodríguez et al. (2009), se evaluó la eficacia de una cepa nativa de *Heterorhabditis* sp. para controlar larvas de *Phyllophaga elenans* en los estadios L2 y L3 bajo condiciones de invernadero. Se probaron cinco concentraciones de nematodos (125, 225, 375, 500, y 625 nematodos/larva) en un diseño de bloques completos al azar, con 5 réplicas por concentración y 5 larvas por réplica. Cada larva se colocó en un vaso individual con 120 g de suelo autoclave e inoculado con 5 ml de suspensión de nematodos (o agua estéril en el control). Durante 30 días, se monitoreó diariamente la mortalidad de las larvas, y se confirmaron las infecciones por nematodos mediante trampas de White. Se registraron los porcentajes de mortalidad en días específicos (7, 14, 21 y 28 días) para cada dosis, observándose que la mortalidad aumentó con la concentración de nematodos y con el tiempo de exposición (Tablas 4.9 y 4.10).

Tabla 4.9: Porcentaje de mortalidad en larvas de *Phyllophaga elenans* en el estadio L2 a distintas dosis de *Heterorhabditis* sp. y días de exposición.

Días	125 nem/larva	225 nem/larva	375 nem/larva	500 nem/larva	625 nem/larva
7	20 %	35 %	35 %	40 %	45 %
14	40 %	47 %	47 %	60 %	63 %
21	40 %	52 %	55 %	75 %	75 %
28	40 %	53 %	55 %	75 %	75 %

Análisis, simplificaciones y discusión del modelo

4.1 Estimación de parámetros del modelo

Tabla 4.10: Porcentaje de mortalidad en larvas de *Phyllophaga elenans* en el estadio L3 a distintas dosis de *Heterorhabditis* sp. y días de exposición.

Días	125 nem/larva	225 nem/larva	375 nem/larva	500 nem/larva	625 nem/larva
7	0 %	5 %	9 %	15 %	15 %
14	0 %	5 %	9 %	15 %	20 %
21	5 %	5 %	9 %	20 %	20 %
28	5 %	5 %	9 %	20 %	25 %

Veamos que con tablas 4.9 y 4.10 y la información proporcionada por el artículo tenemos que hacer varias suposiciones y cuestionamientos para tener un aproximado de la dosis de nematodos aplicada por unidad de área. Para empezar no sabemos explícitamente la densidad de nematodos y de gallina ciega por m^2 . Sabemos que tenemos 120 g de suelo en un vaso. Para determinar cuánto mediría un recipiente de plástico con 120 gramos de suelo, necesitamos conocer la densidad del suelo. La densidad del suelo varía mucho dependiendo de su composición (arena, arcilla, limo, materia orgánica), compactación y humedad. Un valor típico para la densidad aparente del suelo es alrededor de 1.2 g/cm^3 . Sin embargo, puede variar desde 0.9 g/cm^3 para suelos arenosos sueltos hasta 1.6 g/cm^3 para suelos arcillosos compactos. Si asumimos una densidad de 1.2 g/cm^3 para el suelo:

$$V_{\text{vaso}} = \frac{120g}{1.2g/cm^3} = 100cm^3.$$

Con un volumen de 100 cm^3 , las dimensiones del recipiente podrían variar. Aquí hay algunos ejemplos; para un cubo cada lado mediría aproximadamente 4.64 cm , y tendríamos un área de 21.5 cm^2 ; para un cilindro con un diámetro de 5 cm , la altura sería de aproximadamente 5.1 cm , y el área de 19.63 cm^2 ; y para un recipiente rectangular podría tener 10 cm de largo, 3 cm de ancho y 3.3 cm de alto, y área de 30 cm^2 . Si consideramos el recipiente del cilindro y suponemos que las dosis de nematodos es aplicada uniformemente; tendríamos unas dosis de 125, 225, 375, 500, y 625 nematodos a una larva en un área de 20 cm^2 , o bien:

125 nematodos: $6.25 \text{ nematodos/cm}^2$

225 nematodos: $11.25 \text{ nematodos/cm}^2$,

375 nematodos: $18.75 \text{ nematodos/cm}^2$,

500 nematodos: $25 \text{ nematodos/cm}^2$,

625 nematodos: $31.25 \text{ nematodos/cm}^2$.

Recordemos que las recomendaciones son de 25 nematodos infectivos juveniles por centímetro cuadrado para una buena infección por parte de *Heterorhabditis* o *Steinernemátidos* ($250,000 \text{ nematodos/m}^2$ o $2.5 \times 10^9 \text{ nematodos/ha}$)(ver sección 1.6.1).

Como la larva esta en un área de 20 cm^2 , tendríamos una densidad de población de 500 larvas por metro cuadrado, sin embargo esto no es posible para condiciones de campo. Aquí tendríamos que asumir ciertas densidades de población, y dependiendo de la población asumida calcular el parámetro β_i que se define como la tasa de encuentros efectivos entre larvas y nematodos. Para calcularlo, se usa la fórmula:

$$\beta_i = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unida de área del total de larvas del } i\text{-ésimo estadio} \\ \text{que tienen encuentros efectivos con nematodos IJ} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de nematodos IJ por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos.} \end{array}$$

con $i=1,2$. Por ejemplo para una dosis de 500 nematodos por larva: 25 nematodos/cm², y asumiendo 10 larvas por metro cuadrado, tenemos una mortalidad de 75 % o 0,75 pasados 21 días, es decir 7.5 larvas habrán muerto, para larvas de L_2 .

$$\beta_2 = \frac{0.75}{\text{total de nematodos en contacto} \times 21 \text{ días.}} \quad (4.1)$$

Sin embargo no sabemos cuantos nematodos estuvieron en contacto con la larva, podríamos asumir el área de la gallina ciega para calcular cuantos nematodos estuvieron en contacto en base a la densidad aplicada de nematodos. Las larvas de gallina ciega (*Phyllophaga* spp.) en estadios L_2 y L_3 tienen tamaños aproximados:

- **L2:** 15-25 mm de longitud.
- **L3:** 25-40 mm de longitud.

vamos a asumir un ancho promedio de 5 mm para ambas etapas.

Para L2:

- Área mínima: 75 mm² = **0.75 cm²**
- Área máxima: 125 mm² = **1.25 cm²**

Para L3:

- Área mínima: 125 mm² = **1.25 cm²**
- Área máxima: 200 mm² = **2 cm²**

Usando la información anterior tenemos que, los nematodos con los que puede estar en contacto las larvas de L_2 son entre 18.75 y 31 nematodos, y para L_3 entre 31 y 50 nematodos, para las áreas respectivas. Aunque no sabemos cuantos la penetraron por la información dada, suponemos que penetran todos. Con esto podemos terminar el calculo para la ecuación 4.1, asumiendo 31 nematodos que entran en contacto con la larva en un área de 1,25cm² o $1,25 \times 10^{-4}m^2$, aunque en el cálculo de $\eta : i$, veremos que no todos los nematodos con los que está en contacto son contactos efectivos.

$$\beta_2 = \frac{0.75}{\frac{31 \text{ nematodos}}{1,25 \times 10^{-4}m^2} \times 21 \text{ días}} = 1,4 \times 10^{-7}(\text{nem} \cdot m^2)^{-1}\text{dia}^{-1}. \quad (4.2)$$

Claro que este valor resulta de todas las suposiciones anteriores, dado que no tenemos todos los datos necesarios, además de que las especies del reporte corresponden al territorio de Costa Rica. Calculando para las demás tiempos y concentraciones podemos crear una tabla de valores para el parámetro β_i , y después utilizando técnicas de ajuste podríamos obtener la función dependiente del tiempo de la tasa $\beta_i(t)$ para cierta dosis de NEP aplicada. En este momento no es posible aplicar una técnica de ajuste, ya que solo disponemos de cuatro mediciones (7,14,21,28 días) correspondientes a un arreglo experimental con diferentes concentraciones de nematodos. Para realizar un ajuste adecuado, se requiere una cantidad mayor de datos que permitan modelar correctamente la tendencia y variabilidad de los resultados. Dado que la unidad de medida es el día, es necesario extender el periodo de observación para recopilar más datos y así obtener un ajuste más preciso y representativo del comportamiento del sistema, así como las condiciones del experimento, como las densidades de las poblaciones, las medidas específicas de los recipientes y el numero total de nematodos que penetraron.

Cálculo de la tasa η

La tasa η captura cómo el consumo de presas origina en nuevos depredadores. Es decir, mide cuán eficiente es el proceso de convertir la energía de las presas, en reproducción y crecimiento de la población de depredadores.

De manera similar al cálculo de β , los estudios y datos proporcionados por los entomólogos no especifican de manera explícita la información necesaria para determinar la tasa de encuentros.

Para calcular la tasa η_i , necesitamos dividir la proporción de nematodos infectivos juveniles (IJs) que entran en contacto con una larva y logran penetrarla, por el tiempo promedio que se demora este proceso y el total de larvas con las que se tienen encuentros efectivos.

$$\eta_i = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unidad de área del total de nematodos IJ que tienen} \\ \text{contacto efectivo con una larva del i-ésimo estadio} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de larvas de i-ésimo estadio por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos.} \end{array} \quad (4.3)$$

con $i=1,2$.

Según el artículo “Differences in penetration routes and establishment rates of four entomopathogenic nematode species into four white grub species” de Koppenhöfer et al. (2007), para *Phyllophaga japonica*, después de 24 horas de exposición, se observó una mortalidad del 90 % de las larvas debido a la acción de los nematodos entomopatógenos. Además, se encontraron en promedio 25 nematodos dentro de cada larva. Las larvas individuales de tercer estadio (L_3) fueron expuestas a 1000 juveniles infectivos en tazas con 25 g de suelo y pasto de centeno perenne. En comparación con 120 g de suelo para el experimento usado para el cálculo de β ; podríamos igualmente considerar que la larva está en 20 cm^2 , solo que esta vez la altura del recipiente sería de 1 cm, si hacemos las mismas consideraciones que en la sección anterior. Para este caso tampoco tenemos información específica sobre el área en la que se aplicaron los nematodos a la gallina ciega, no sabemos si fueron aplicados uniformemente o con un gotero directamente de la larva, además de que el estudio solo considera larvas de tercer estadio y corresponde a una especie asiática.

Si consideramos que están en un área de 20 cm^2 , tendríamos una dosis de nematodos aplicada de 50 $\frac{\text{nem}}{\text{cm}^2}$. Como la larva es de estadio L_3 , el área máxima sería de 200 $\text{mm}^2 = 2 \text{ cm}^2$, y estaría en contacto con 100 nem. Con esto tendríamos que el porcentaje de nematodos con contacto efectivo serían.

$$\% \text{ de IJs que penetran} = \frac{25\text{nem}}{50\text{nem}} \times 100 = 50,0 \% \text{ o bien } 0,50$$

Como la mortalidad de larvas observada fue de 90 %; es decir de 10 larvas que tienen contacto con nematodo, 9 contactos son efectivos, sin embargo, tendríamos que suponer una densidad para la gallina ciega, pues no es mencionada. Igualmente que el cálculo de β , asumiremos 10 larvas por m^2 . Y el tiempo de los encuentros fue de 24 horas, es decir 1 día. Ahora podemos calcular la tasa de encuentros η_3 usando la fórmula 4.3

$$\eta_3 = \frac{\begin{array}{c} \% \text{ por unidad de área del total de nematodos IJ que tienen} \\ \text{contacto efectivo con una larva del tercer estadio} \end{array}}{\begin{array}{c} \text{Tiempo promedio que demoran} \\ \text{en tener el contacto efectivo} \end{array}} \times \begin{array}{c} \text{Total de larvas de tercer estadio por unidad} \\ \text{de área que tienen encuentros efectivos.} \end{array} \quad (4.4)$$

$$\eta_3 = \frac{0,50}{1\text{día} \cdot 9 \frac{\text{larvas } L_3}{\text{m}^2}} = 0,055 (\text{larvas } L_3 / \text{m}^2)^{-1} \text{día}^{-1}. \quad (4.5)$$

Similarmente al caso de β_i este valor, es obtenido haciendo todas las suposiciones anteriores, y en este caso solamente tenemos información para β_2 .

4.1.4. Oviposición y cantidad de huevecillos

Al momento de escribir esta tesis no se tiene muy claro los hábitos de la oviposición de los escarabajos hembra. Veamos que podemos tener 2 situaciones para obtener información que puede ser aplicada al modelo.

En el primer caso consideramos un experimento en el que tenemos una cantidad de adultos A en cierta área, y ovipositan un cantidad de huevos H_0 por unidad de área, en un tiempo t_h conocido. Para tener control total de la cantidad de adultos por unidad de área, debemos realizar la medición en un entorno cerrado. Con esto podemos establecer la tasa de oviposición γ_0 . Para utilizar este parámetro en el modelo debemos establecerla condición inicial de adultos en $t = 0$, es decir $A(0)$. Esta condición es un poco difícil de establecer, pues los escarabajos son insectos voladores y con la tecnología actual no es posible rastrear a todos; pero podemos considerar como condición inicial la cantidad de escarabajos que se consideran en el experimento

Para el segundo caso tenemos que obtener información sobre la la cantidad de huevos que son depositados durante el periodo de oviposición en la parcela, con esto, podemos establecer una función de eclosión y con esto simplificar al modelo a un sistema de 4 ecuaciones. A continuación se presentan ambos casos.

Tasa de oviposición γ_0

Supongamos que se observa experimentalmente una población de A_h hembras adultas en condiciones controladas. Durante un intervalo de tiempo Δt , se cuentan el número total de huevos depositados H_{total} . Estas condiciones las tenemos en el experimento realizado por Aragón-García et al. (2005), expuesto en la sección 4.1.1 Para estimar el parámetro γ_0 (tasa de oviposición) utilizando los datos experimentales de oviposición que se presentan en la tabla 4.1, se divide el número total de huevos producidos en un tiempo dado entre el número de hembras reproductoras presentes durante ese tiempo y se multiplica por el porcentaje de hembras en el total de los adultos . Esto es

$$\gamma_0 = \frac{\text{Número de huevos} / \text{Número de escarabajos hembras}}{\text{Tiempo promedio en el que la hembra deposita todos los huevos}} \times (\% \text{ hembras en el total de adultos}) \quad (4.6)$$

o bien

$$\gamma_0 = \frac{H_{total}}{A_h \cdot \Delta t} \times (\% \text{ hembras en el total de adultos})$$

Donde

H_{total} : Número total de huevos contados.

A_h : Número de hembras adultas en la población durante el intervalo.

Δt : Duración del intervalo de tiempo en el cual se recolectaron los datos.

Según los datos disponibles en la Tabla 4.1, tenemos que el número total de huevos depositados para *Phyllophaga ravidia* es $H_{total} = 148$ huevos por $A_h = 50$ hembras. El tiempo promedio para que una hembra deposite todos los huevos es el tiempo de oviposición, que es 2 a 3 eventos (en promedio 2.5 eventos), con un intervalo de dos días entre cada evento, lo que da un tiempo promedio de oviposición de 5 días, con lo cual $\Delta t = 5$ días. El porcentaje de hembras en el total de adultos es del 50 %, pues hay 50 parejas de escarabajos en el experimento citado.

Sustituyendo estos valores en la fórmula, se obtiene:

$$\gamma_0 = \frac{148 \text{huevos} / 5 \text{ días}}{50 \text{hembras}} \times 0,5 = \frac{148}{250} \times 0,5 = 0,296 \text{ huevos} / (\text{hembra} \times \text{día}).$$

Por lo tanto, la tasa de oviposición es de aproximadamente 0,296 huevos por hembra por día para *Phyllophaga ravidia*.

Ahora bien se nos presenta un reto importante pues para completar el primer termino de la ecuación 3.6, $(\gamma_0 A(t))$. Necesitamos saber la cantidad $A(t)$, es decir necesitamos saber cuantos adultos por metro cuadrado hay en el día t . O bien la cantidad de adultos en $t = 0$ por metro cuadrado, como condición inicial. Esto es fácil de obtener para una área cerrada donde los adultos no salen, pero en los campos los adultos tienen una movilidad muy alta en toda la parcela de cultivo a lo largo del día. Sabemos que las hembras depositan los huevos en unos cuantos segundos. Con lo cual la cantidad $A(0)$ es bastante difícil de obtener experimentalmente, y no ha sido relevante para las investigaciones de entomólogos.

Cantidad de huevos por unidad de área H_0

Una opción alternativa es contar numero total $H_0(t)$ de huevos por día y por m^2 durante todo el periodo de oviposición. No importa la hembra de escarabajo que los haya depositado. Hasta la fecha de elaboración de este trabajo estas cantidades diarias por unidad de área no han sido reportadas con lo cual es necesario diseñar un experimento para medir esta cantidad. Una vez que se tenga esta información se puede calcular la función de eclosión de huevo por día y por m^2 . Si renombramos a $\tau_{01}H(t)$ como la función de eclosión $L_1^{(0)}(t)$, en la expresión para L_1 (3.7)

$$L_1' = \cancel{\tau_{01}H(t)} \rightarrow L_1^{(0)}(t) - \tau_{12}L_1(t) - \mu_1L_1(t). \quad (4.7)$$

Basta con tener información sobre la cantidad de huevos total $H_0(t)$ que se ponen diariamente por m^2 para obtener esta función de eclosión, veamos cómo.

Primero en la ecuación 3.6 se sustituye el termino que contiene a la tasa de oviposición $\gamma_0 A(t)$, por la cantidad de huevos diaria $H_0(t)$ y se obtiene $H(t)$

$$\frac{dH}{dt} = \cancel{\gamma_0 A(t)} \rightarrow \tau_{01}H_0(t) - \tau_{01}H(t) - \mu_0H(t). \quad (4.8)$$

$$\Rightarrow H(t) = H(0)e^{-(\tau_{01}+\mu_0)t} + \int_0^t H_0(\tau)e^{-(\tau_{01}+\mu_0)(t-\tau)}d\tau, \quad (4.9)$$

como la condición inicial $H(0) = 0$, pues no hay huevos depositados por las hembras, el primer término se anula

$$H(t) = \cancel{H(0)e^{-(\tau_{01}+\mu_0)t}} \rightarrow \int_0^t H_0(\tau)e^{-(\tau_{01}+\mu_0)(t-\tau)}d\tau, \quad (4.10)$$

$$\boxed{H(t) = \int_0^t H_0(\tau)e^{-(\tau_{01}+\mu_0)(t-\tau)}d\tau}. \quad (4.11)$$

Como consideramos la función de eclosión

$$L_1^{(0)}(t) = \tau_{01}H(t), \quad (4.12)$$

sustituyendo (4.11) en (4.12)

$$\boxed{L_1^{(0)}(t) = \tau_{01} \left[\int_0^t H_0(\tau)e^{-(\tau_{01}+\mu_0)(t-\tau)}d\tau \right]} \quad (4.13)$$

La función de eclosión $L_1^{(0)}(t)$, entra en la ecuación para $L_1(t)$ y se resuelve para L_1

$$L_1' = L_1^{(0)}(t) - \tau_{12}L_1(t) - \mu_1L_1(t) \quad (4.14)$$

$$\Rightarrow L_1'(t) + (\tau_{12} + \mu_1)L_1(t) = L_1^{(0)}(t) \quad (4.15)$$

y multiplicando a cada lado por $e^{(\tau_{12}+\mu_1)t}$ quedaría

$$\left[L_1'(t) + (\tau_{12} + \mu_1)L_1(t) \right] e^{(\tau_{12}+\mu_1)t} = L_1^{(0)}(t) e^{(\tau_{12}+\mu_1)t} \quad (4.16)$$

$$L_1'(t)e^{(\tau_{12}+\mu_1)t} + (\tau_{12} + \mu_1)L_1(t)e^{(\tau_{12}+\mu_1)t} = L_1^{(0)}(t)e^{(\tau_{12}+\mu_1)t} \quad (4.17)$$

$$\Rightarrow \frac{d}{dt}(L_1(t)e^{(\tau_{12}+\mu_1)t}) = L_1^{(0)}(t)e^{(\tau_{12}+\mu_1)t} \quad (4.18)$$

integrando de 0 a t a cada lado

$$(L_1(t)e^{(\tau_{12}+\mu_1)t}) = L_1(0) + \int_0^t L_1^{(0)}(\tau)e^{(\tau_{12}+\mu_1)\tau} d\tau \quad (4.19)$$

Donde $L_1^{(0)}(0)$ es la condición inicial que corresponde a $L_1(t)$. Finalmente multiplicando por $e^{-(\tau_{12}+\mu_1)t}$

$$L_1(t) = L_1(0)e^{-(\tau_{12}+\mu_1)t} + \int_0^t L_1^{(0)}(\tau)e^{-(\tau_{12}+\mu_1)(t-\tau)} d\tau \quad (4.20)$$

Donde $L_1^{(0)}(\tau)$ corresponde a la función de eclosión que obtuvimos en la ecuación (4.23) Una vez se obtiene $L_1(t)$ se sustituye el resultado en la ecuación para $L_2(t)$.

$$\frac{dL_2}{dt} = \tau_{12}L_1(t) - \tau_{23}L_2(t) - \mu_2L_2(t) - \beta_2J(t - \alpha_2)L_2(t - \alpha_2) \quad (4.21)$$

Si esto es así se puede prescindir en el modelo de las ecuaciones para las pupas $P(t)$ y los adultos $A(t)$ (ecuaciones 3.10 y 3.11), pues en la ecuación para $H(t)$ (ec. 4.8) se sustituye $\gamma_0A(t)$ por la expresión convenida $H_0(t)$ durante el intervalo de tiempo del apareamiento y fuera del intervalo de tiempo del apareamiento es igual a 0 durante to el ciclo evolutivo hasta que los nuevos individuos adultos llegan al periodo de apareamiento.

Modelo simplificado

Con esto hemos reducido el sistema 3 ecuaciones para $L_2(t)$, $L_3(t)$ y $J(t)$ que representa a un sistema para un depredador $J(t)$ y 2 presas $L_2(t)$ y $L_3(t)$,

$$\begin{aligned} \frac{dJ}{dt} &= \sum_{k=1}^n J_k \delta(t - t_k) + \eta_2 J(t - \delta_2) L_2(t - \delta_2) \\ &\quad + \eta_3 J(t - \delta_3) L_3(t - \delta_3) - \mu_6 J(t) \\ \frac{dL_2}{dt} &= \tau_{12}L_1(t) - \tau_{23}L_2(t) - \mu_2L_2(t) - \beta_2J(t - \alpha_2)L_2(t - \alpha_2) \\ \frac{dL_3}{dt} &= \tau_{23}L_2(t) - \tau_{34}L_3(t) - \mu_3L_3(t) - \beta_3J(t - \alpha_3)L_3(t - \alpha_3) \end{aligned} \quad (4.22)$$

donde la presa $L_2(t)$ tiene una fuente que estaría dada por el termino conocido en $L_1(t)$.

$$L_1(t) = L_1(0)e^{-(\tau_{12}+\mu_1)t} + \int_0^t L_1^{(0)}(\tau)e^{-(\tau_{12}+\mu_1)(t-\tau)} d\tau$$

y $L_1^{(0)}(\tau)$ contiene la función de oviposición $H_0(\tau')$ que debe determinarse experimentalmente.

$$L_1^{(0)}(\tau) = \tau_{01} \left[\int_0^t H_0(\tau') e^{-(\tau_{01} + \mu_0)(t-\tau')} d\tau' \right] \quad (4.23)$$

4.1.5. Retrasos temporales

La complejidad de los sistemas (3.19) y (4.22) esta en los términos con retraso:

α_2, α_3 : Tiempo en los que las larvas mueren debido a los encuentros con nematodos que se realizaron hace α_2 y α_3 días.

δ_2, δ_3 : Tiempo en el que infectivos juveniles se producen al cabo de δ_2 y δ_3 días.

Los tiempos de evolución de las larvas de L_2 y L_3 (6 a 8 semanas cada estadio) es muy largo con respecto al tiempo en que la infección por nematodos mata a las larvas (2-3 días), puede considerarse que α es pequeño con respecto al tiempo de evolución de la larva y se puede hacer un desarrollo den serie de Taylor para los términos $L_2(t - \alpha)$ y $L_3(t - \alpha)$. Como también consideramos $\delta_2 = \delta_3 = \delta$

$$L_i(t - \alpha) \approx L_i(t) - \alpha L'_i(t), \quad (4.24)$$

$$L_i(t - \delta) \approx L_i(t) - \delta L'_i(t), \quad i = 2, 3 \quad (4.25)$$

de esta forma se elimina el retraso en los términos de L_2 y L_3 .

Para eliminar el retraso en $J(t - \alpha)$ y $J(t - \delta)$, sabemos que el ciclo de vida de los nematodos esta pausado y que puede durar hasta 6 meses en diapausa, pues se encuentran en el tercer instar o infectivo juvenil, y hasta que no penetre una larva no avanzará al siguiente estadio. Con esto en mente se puede considerar que α y δ son pequeños con respecto al tiempo total de evolución y se tendría validez para la aproximación

$$J(t - \alpha) \approx J(t) - \alpha J'(t), \quad (4.26)$$

para la ecuación de L_2 y L_3 , y

$$J(t - \delta) \approx J(t) - \delta J'(t), \quad (4.27)$$

para la ecuación de J .

Modelo simplificado sin retrasos El modelo simplificado (4.22) tendría así a las siguientes 3 ecuaciones:

$$\begin{aligned} \frac{dJ}{dt} &= \sum_{k=1}^n J_k \delta(t - t_k) + \eta_2 [J(t) - \alpha J'(t)] [L_2(t) - \delta L'_2(t)] \\ &\quad + \eta_3 [J(t) - \alpha J'(t)] [L_3(t) - \delta L'_3(t)] - \mu_6 J(t) \\ \frac{dL_2}{dt} &= \tau_{12} L_1(t) - \tau_{23} L_2(t) - \mu_2 L_2(t) - \beta_2 [J(t) - \delta J'(t)] [L_2(t) - \alpha L'_2(t)] \\ \frac{dL_3}{dt} &= \tau_{23} L_2(t) - \tau_{34} L_3(t) - \mu_3 L_3(t) - \beta_3 [J(t) - \delta J'(t)] [L_3(t) - \alpha L'_3(t)] \end{aligned} \quad (4.28)$$

4.2. Resultados

Modelo sin control biológico

Para validar el modelo propuesto, se compararon los resultados de la simulación numérica con datos empíricos obtenidos de un experimento controlado en condiciones de laboratorio (Aragón, 2005), descrito en la Sección 4.1.1. En dicho experimento se registraron las abundancias de individuos por metro cuadrado para cada estadio de desarrollo de *Phyllophaga ravidia*: huevos, larvas (L1, L2, L3), pupas y adultos, en todo el periodo de vida desde huevos hasta adultos, con 50 parejas de escarabajos (macho y hembra), figura 4.1.

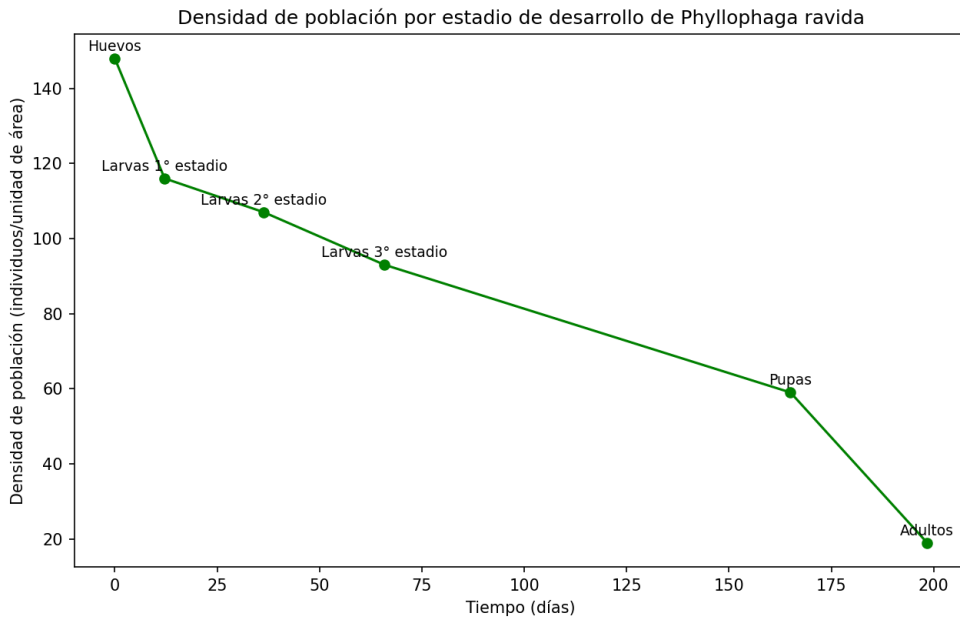


Figura 4.1: Datos experimentales de la densidad poblacional de *Phyllophaga ravidia* por estadio biológico (huevo, larva 1, larva 2, larva 3, pupa y adulto), obtenidos del experimento controlado en condiciones de laboratorio. (Aragón, 2005)

La Figura 4.2 muestra la comparación entre los datos reales (representados con marcadores) y la simulación del modelo matemático sin control biológico (curvas discontinuas), es decir, sin la presencia de nematodos entomopatógenos. Esta simulación se realizó implementando el sistema 3.19 en Python, utilizando la función `solve_ivp` de la biblioteca SciPy [39], sin considerar los términos de los NEP.

Aunque no se aplicaron técnicas de ajuste estadístico de parámetros, como regresiones o minimización de error, el modelo simulado reproduce adecuadamente las principales características observadas en el experimento. En particular, se observan:

- El orden correcto en la aparición de los estadios biológicos.
- Tiempos de aparición y picos poblacionales consistentes con los datos reales.
- Magnitudes relativas de las poblaciones por estadio acordes con las observaciones empíricas.

Para esta simulación se consideró una población inicial de 100 adultos (50 hembras y 50 machos) en una unidad de área constante. Aunque no se dispone del tamaño exacto del área

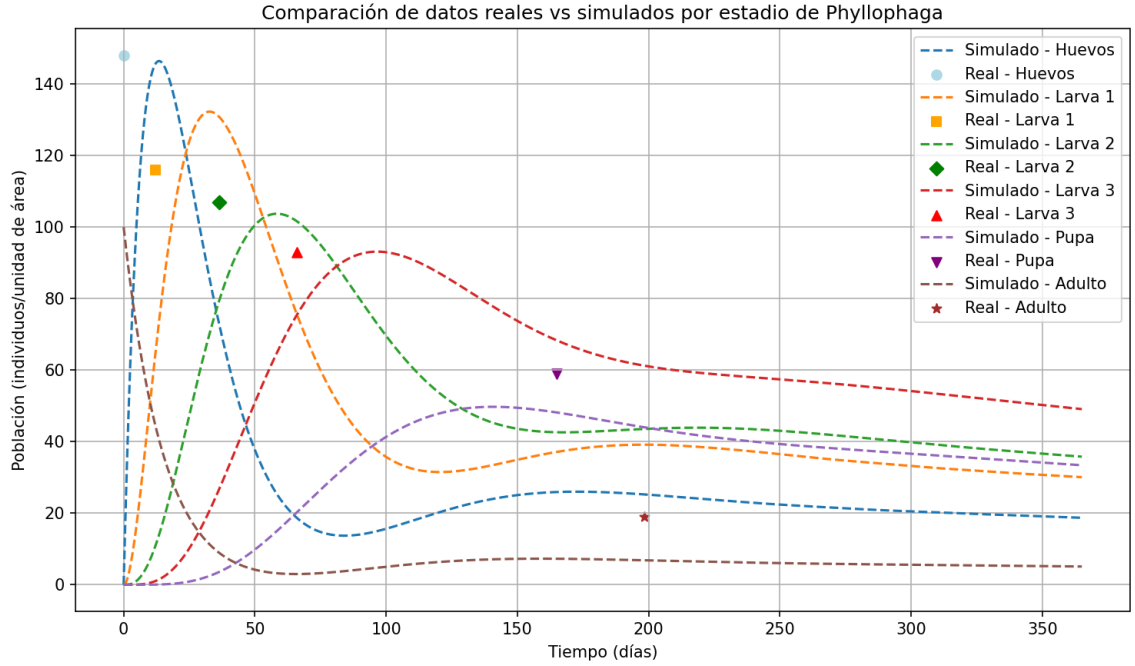


Figura 4.2: Comparación entre los datos reales (marcadores) y la simulación del modelo matemático (líneas discontinuas) para las poblaciones de *Phyllophaga* ravida en cada estadio biológico. Los datos experimentales provienen de un ensayo controlado en condiciones de laboratorio, mientras que las simulaciones se obtuvieron resolviendo el sistema de ecuaciones diferenciales del modelo propuesto, sin considerar control biológico por nematodos entomopatógenos.

experimental, esto no afecta la validez de la comparación, ya que las tasas de transición y mortalidad utilizadas en el modelo no poseen unidades dimensionales. Bajo estas condiciones, los resultados muestran que el modelo es capaz de reproducir de manera cualitativa y cuantitativa la tendencia observada en los datos reales, especialmente en los estadios larvales, que son de mayor interés para el control biológico. Cabe destacar que no se utilizó un ajuste por regresión, sino que se evaluó directamente la concordancia entre las dinámicas simuladas y observadas, ya que el objetivo del modelo no es la interpolación estadística sino la representación de los procesos biológicos subyacentes. Esto sugiere que, pese a la falta de ajuste fino, el modelo captura de forma adecuada la dinámica poblacional de la plaga bajo condiciones naturales, validando su estructura básica.

Modelo con control biológico

Posteriormente, se realizó una segunda simulación incorporando el efecto del control biológico mediante nematodos entomopatógenos, la cual se muestra en la Figura ???. En este caso, se consideró una población inicial de 10 adultos/m² capaces de ovipositar y activar el ciclo larval. Se consideraron tiempos de retraso temporales asociados al ciclo infeccioso de los nematodos δ y tiempo de muerte del la larva α , iguales en los estadios L2 y L3. También se asumió que los parámetros β (tasa de infección) y η (eficiencia de emergencia del nematodo) para las larvas L2 y L3 son iguales, debido a la falta de información específica en la literatura.

La simulación con control biológico considera la aplicación puntual de 250,000 nematodos entomopatógenos juveniles infectivos (J3) por metro cuadrado, equivalente a 25 NEPs por cm², en el día $t = 30$. Tras esta aplicación, la población nematoda se incrementa rápidamente debido a su

capacidad reproductiva: se asume que cada larva infectada libera en promedio 100,000 NEPs al medio. Posteriormente, la población de NEPs comienza a declinar conforme se agota la fuente de larvas susceptibles y se manifiestan los efectos de la mortalidad natural representada en el modelo por el parámetro μ_6 , fig 4.5.

Para hacer una comparación adecuada entre el escenario con y sin control biológico, también se simuló el modelo sin aplicación de nematodos, pero con una condición inicial de 10 adultos/ m^2 , igual a la utilizada en la simulación con control (Fig. 4.3). Esto permite evaluar cómo evoluciona la población de *Phyllophaga* raveda bajo las mismas condiciones iniciales, pero sin la intervención del agente de control. La simulación con control biológico permitió observar el impacto que tienen los nematodos en la reducción de las poblaciones larvales y, en consecuencia, en la dinámica general de la plaga.

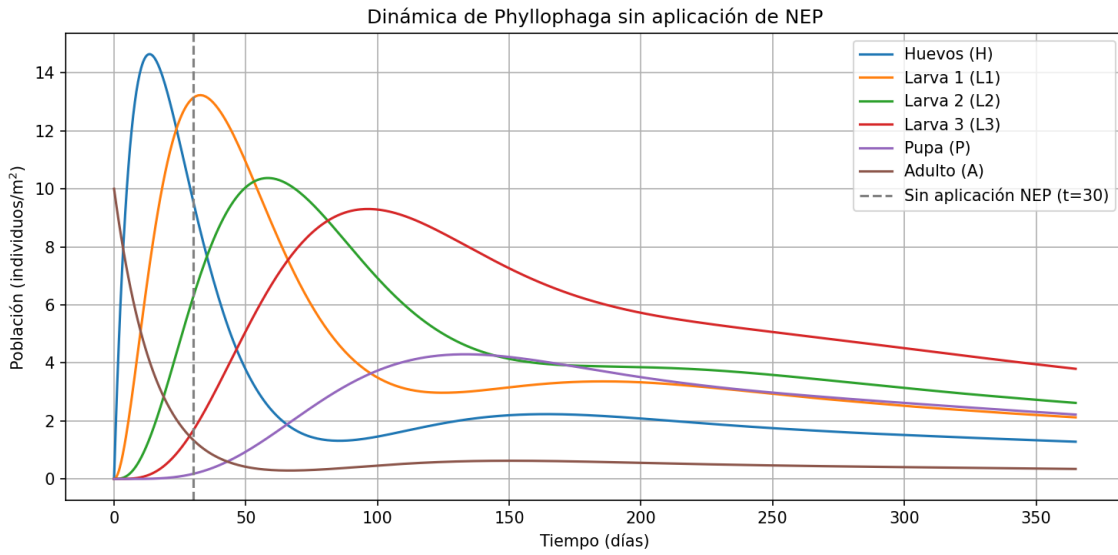


Figura 4.3: Simulación de la dinámica poblacional de *Phyllophaga* raveda sin control biológico, considerando una condición inicial de 10 adultos por metro cuadrado. Se observa el desarrollo natural del ciclo de vida sin la presencia de nematodos entomopatógenos.

Es importante mencionar que, dentro del modelo, el **parámetro de mortalidad** μ_6 de adultos adquiere una relevancia considerable, ya que determina el tiempo disponible para la oviposición y, por ende, el arranque del ciclo larval. Dado que los adultos son de hábitos nocturnos y tienen la capacidad de volar, su monitoreo en condiciones reales es difícil, lo que dificulta obtener estimaciones precisas de su tasa de mortalidad. Por ello, en secciones anteriores se ha discutido una versión simplificada del modelo donde se asume una cantidad fija de huevos (modelo con capacidad de carga), que permite evitar la necesidad de modelar directamente las poblaciones de pupas y adultos.

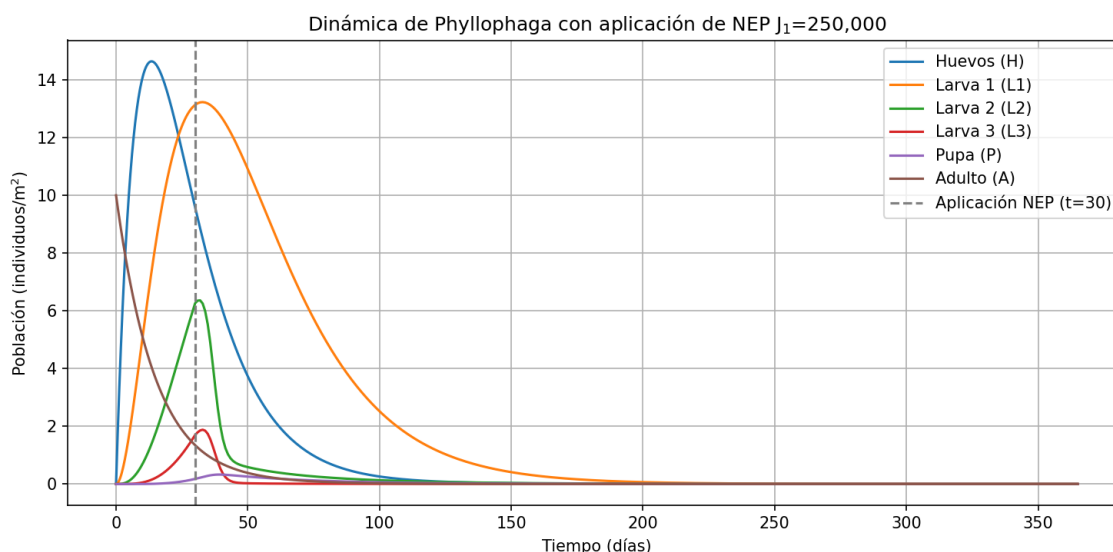


Figura 4.4: Simulación de la dinámica poblacional de *Phyllophaga* raveda bajo control biológico con nematodos entomopatógenos, aplicados como una dosis única de 250,000 juveniles infectivos (J3) por metro cuadrado (equivalente a 25 NEPs por cm^2) en $t = 30$ días. Se evidencia una reducción significativa en las poblaciones larvales L2 y L3 tras la aplicación.

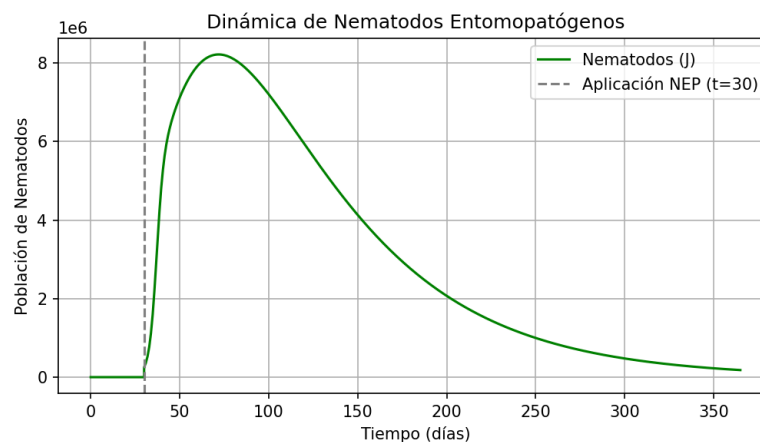


Figura 4.5: Dinámica poblacional de nematodos entomopatógenos (NEPs) a lo largo del tiempo, como respuesta a la infección de larvas L2 y L3. Se asume que de cada larva infectada emergen en promedio 100,000 juveniles infectivos (J3), lo que explica el rápido crecimiento inicial de la población de NEP tras su aplicación en $t=30$ días.

4.3. Perspectivas y ampliaciones del modelo

El desarrollo y aplicación del modelo para el control biológico de la gallina ciega con nematodos entomopatógenos ofrece múltiples áreas de expansión y mejora, tanto en términos teóricos como prácticos. Estas perspectivas y ampliaciones tienen como objetivo incrementar el realismo y la aplicabilidad del modelo, considerando diversos aspectos del sistema biológico y ambiental. A continuación, se detallan las principales propuestas:

1. Existencia, Unicidad y Estabilidad de las Soluciones. Es crucial investigar la existencia, unicidad y estabilidad de las soluciones del sistema. Esto podría permitir el desarrollo de un modelo de control basado en soluciones estacionarias, definiendo un funcional que represente el daño causado a las plantas. El objetivo sería minimizar la cantidad de larvas mediante la aplicación óptima de nematodos, determinando la cantidad ideal para un control eficaz sin impacto negativo en el cultivo.

2. Modelos Asintóticos y Reducción del Modelo. Se plantea explorar métodos asintóticos relacionados con escalas temporales para expresar el sistema únicamente en términos de las larvas. Esto permitiría reducir el modelo, eliminando explícitamente a los nematodos del sistema mediante ajustes en los coeficientes, lo que simplificaría el análisis de la dinámica larval y facilitaría su estudio.

3. Problema de Control y Estrategias Óptimas. Una propuesta importante es formular un problema de control óptimo para determinar estrategias eficientes en la aplicación de nematodos. Este enfoque incluiría la minimización de costos operativos y la optimización de la cantidad de nematodos aplicados, así como la identificación de los momentos ideales de fumigación a lo largo del ciclo del cultivo. Esto garantizaría un control efectivo de la población larval con un uso racional de recursos.

4. Efecto de las Prácticas Agrícolas. El modelo podría incorporar el impacto de prácticas agrícolas como la preparación del suelo y la rotación de cultivos, que influyen significativamente en la dinámica de las poblaciones de gallina ciega y nematodos. También sería relevante incluir el intervalo de tiempo entre la siembra y la cosecha, ya que este factor condiciona las interacciones prolongadas entre ambos organismos.

5. Impacto de Factores Ambientales y del Suelo. La incorporación de variables como la temperatura, la humedad y las propiedades del suelo permitiría simular con mayor precisión la supervivencia y reproducción de las larvas y nematodos. Además, factores como la difusión de los escarabajos adultos a través del campo y las condiciones climáticas locales podrían integrarse en el modelo para mejorar su alcance y aplicabilidad a nivel de campo. Las estrategias de riego también tienen un impacto directo en la dinámica de las poblaciones de larvas y nematodos, pues modifican la humedad del suelo. Incorporar la periodicidad y el momento del riego en el modelo ayudaría a determinar los intervalos más efectivos para la aplicación de nematodos, maximizando su eficacia y minimizando riesgos para el cultivo.

6. Interacción entre Larvas y Nematodos con Depredadores y Patógenos. El modelo podría enriquecerse considerando depredadores y patógenos externos que afectan a las larvas y nematodos. Por ejemplo, los hongos patógenos o aves que depredan larvas, así como los hongos que infectan nematodos, serían factores relevantes para un análisis más completo.

7. Competencia Intra e Interspecífica. Se propone incluir términos que representen la competencia entre larvas de la misma especie y otras especies por recursos limitados, utilizando enfoques como los modelos con capacidad de carga.

8. Mecanismos de Control Complementarios. El uso de trampas de luz y feromonas para capturar manualmente a los escarabajos adultos, así como la implementación de otras estrategias de manejo integrado, podría complementar el control biológico de la gallina ciega y contribuir a un manejo más sostenible.

Conclusiones y discusión

El presente trabajo se ha centrado en desarrollar un modelo matemático innovador para describir la interacción entre nematodos entomopatógenos y las larvas de gallina ciega (*Phyllophaga* spp.), una plaga significativa en cultivos agrícolas, especialmente en el maíz. Este modelo representa un avance fundamental en la investigación de bioplaguicidas basados en nematodos entomopatógenos y su uso como estrategia de control biológico para minimizar los daños en los cultivos.

Principales aportaciones

1. Desarrollo del modelo base. Se estableció un conjunto de ecuaciones diferenciales para modelar las dinámicas poblacionales de las larvas en diferentes estadios de desarrollo, así como la interacción con nematodos infectivos juveniles. Este modelo integra parámetros clave como tasas de oviposición, mortalidad natural, transición entre estadios larvarios, y tasas de encuentro y depredación, ofreciendo una representación detallada del ciclo de vida de las larvas bajo la influencia de los nematodos.

2. Fórmula para la aplicación de nematodos. Se formuló una expresión para calcular la dosis de nematodos aplicada en función de parámetros operativos del sistema de riego, como la concentración de nematodos (ρ), el caudal de agua (Q), y la velocidad de avance del equipo de aplicación (v_a):

$$\sigma = \frac{\rho Q}{2Rv_a},$$

donde R es el radio de dispersión del sistema. Esta fórmula proporciona una herramienta práctica para determinar la dosis adecuada en campo, garantizando una distribución eficiente y efectiva de los nematodos. Además este termino entra en el modelo de interacción renombrándose como $\sigma = J_k$.

3. Perspectiva hacia el control óptimo. Este trabajo establece la base para futuras investigaciones orientadas al estudio de problemas de control óptimo, cuyo objetivo será determinar las dosis (J_k) y frecuencias (t_k) óptimas de aplicación de nematodos por aspersión para reducir la población de la plaga a niveles no perjudiciales para los cultivos.

Limitaciones y trabajos futuros

A pesar de los avances logrados, el modelo requiere refinamientos adicionales para abordar cuestiones relacionadas con:

Cálculo de parámetros específicos: Las tasas η_i y β_i , asociadas a la efectividad de los encuentros entre nematodos y larvas, aún necesitan validación empírica, ya que la información actual es limitada.

Estudios de estabilidad y sensibilidad: Será fundamental investigar la estabilidad del modelo, no solo frente a variaciones en las condiciones iniciales, sino también respecto a la sensibilidad de las soluciones a cambios en los parámetros.

Ampliación del modelo: Incorporar factores externos, como variaciones ambientales y condiciones específicas de cultivo, permitirá extender el alcance del modelo para su aplicación en diferentes escenarios agrícolas.

Colaboraciones y proyección

Este trabajo preliminar será ampliado durante la tesis de maestría, donde se integrarán análisis avanzados de estabilidad y control óptimo. Además, ya se han establecido colaboraciones con el Complejo Regional Norte y otros especialistas dentro y fuera de la universidad, lo que permitirá abordar problemas prácticos relacionados con la productividad del maíz en México.

En conclusión, este modelo no solo aporta un marco teórico robusto para entender la interacción entre nematodos entomopatógenos y larvas de gallina ciega, sino que también sienta las bases para el desarrollo de estrategias prácticas y eficientes de control biológico. Se espera que estos resultados contribuyan a la toma de decisiones en la gestión agrícola, promoviendo un manejo sostenible y rentable de los cultivos de maíz, y otros cultivos afectados por gallina ciega, en el país.

Bibliografía

- [1] Aragón G. A. & M. A. Morón. 1998. Evaluación del daño ocasionado por el complejo gallina ciega (Coleoptera: Melolonthidae) en el estado de Puebla, México. Pp. 143-149. En: Morón, M.A. y A. Aragón (Eds.). Avances en el estudio de la diversidad, importancia y manejo de los coleópteros edafícolas americanos. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y Sociedad Mexicana de Entomología, Puebla, México.
- [2] Argüello, H., Cáceres, O. y Morón R. 1999. Guía ilustrada para identificación de especies de gallina ciega (*Phyllophaga* spp.) presentes en las principales zonas agrícolas de Nicaragua. PROMIPAC–Nicaragua, Escuela Agrícola Panamericana. Zamorano, Honduras. 18 p.
- [3] Ayala, J. & Monterroso, L. (1997). Manejo de la gallina ciega. Programa regional de reforzamiento a la investigación agronómica sobre los granos en Centroamérica. Coronado, Costa Rica.
- [4] Azevedo, J.M. y Acosta, G. (1975). Manual de Hidráulica. Sexta edición. Editorial TEC-CIEN.
- [5] Bhat, A.H., Chaubey, A.K. & Askary, T.H. (2020). Global distribution of entomopathogenic nematodes, *Steinernema* and *Heterorhabditis*. Egypt J Biol Pest Control 30, 31 . <https://doi.org/10.1186/s41938-020-0212-y>
- [6] Burnell, A., & Stock, S. P. (2000). *Heterorhabditis*, *Steinernema* and their bacterial symbionts — lethal pathogens of insects. *Nematology*, 2(1), 31–42. doi:10.1163/156854100508872
- [7] Caltagirone L.E & Doult R. L. (1989). The History of the *Vedalia* Beetle Importation to California and its Impact on the Development of Biological Control. *Annual Review of Entomology*, 34, 1-16.
- [8] Chen Z. X., Chen, S. Y., Dickson, D. W. (2004). *Nematology - Advances and Perspectives*, Volume 2: Nematode Management and Utilization. Tsinghua University Press. Beijing, PR China.
- [9] Colombo, R. M., & Rossi, E. (2020). *Mathematical Biosciences and Engineering*, 17(2), 1413–1427. doi:10.3934/mbe.2020072
- [10] DeBach, P. (1964). *Biological control of insect pests and weeds*. Chapman and Hall. London, U.K.
- [11] DeBach, P.; D. Rosen. (1991). *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press, Cambridge, U.S.A: 440p.
- [12] De Erize, E. V., & González, J. A. (2012). *Biología, la ciencia de la vida*. Ciudad de México: McGrawHill.

- [13] DGSV-CNRF. (2020). SaderSenasica. Dirección General de Sanidad Vegetal-Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria. Ficha técnica. Obtenido de Ficha Técnica. Gallinas Ciegas.:https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/600893/Gallinas_ciegas.pdf
- [14] Dirección de Comunicación Institucional. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (2024). Con modelos matemáticos, investigadores BUAP buscan controlar plagas y minimizar daños al suelo. Recuperado de <https://www.boletin.buap.mx/node/3353>
- [15] Edelstein-Keshet, L. (2005). Mathematical models in biology. *Classics in applied mathematics*.
- [16] Fushing, H., Zhu, L., Shapiro-Ilan, D., Campbell, J., & Lewis, E. (2009). State-space based mass event-history model I: Many decision-making agents with one target. *The Annals of Applied Statistics*, 2, 1503–1522. doi:10.1214/08-AOAS189
- [17] Gilpin, M. E. (1973). "Do hares eat lynx?". *American Naturalist*. 107 (957): 727–730. doi:10.1086/282870. S2CID 84794121.
- [18] Greathead, D.J., & Greathead, A.H. (1992). Biological control of insect pests by insect parasitoids and predators: the BIOCAT database. *Biocontrol News and Information*.
- [19] Girón-Pablo, S. J., Ruiz-Vega, R., Pérez-Pacheco, Y., Ortiz-Hernández, D., & Aquino-Bolaños, T. (2015). Biological Control of *Phyllophaga vetula* (Horn), and Lethal Concentration and Times of Entomopathogenic. *Southwestern Entomologist*, 40(2), 291-296.
- [20] Haberman, R. (1998). *Mathematical Models: Mechanical Vibrations, Population Dynamics, and Traffic Flow An Introduction to Applied Mathematics*. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics. pp. 224-246
- [21] Kaya, H. K., & Gaugler, R. (1993). Entomopathogenic Nematodes. *Annual Review of Entomology*, 38(Volume 38, 1993), 181–206. doi:10.1146/annurev.en.38.010193.001145
- [22] Khuong B.N. (2017) SPECIES OF STEINERNEMA. Entomology & Nematology Department, University of Florida. Recuperado de: <https://entnemdept.ufl.edu/nguyen/morph/steinsp1.html>
- [23] Koppert. (s/f) Larvanem: Control de escarabajos: Nematodos (Heterorhabditis Bacteriophora). Recuperado el 24 agosto 2024 de: <https://www.koppert.mx/larvanem/>
- [24] Lacey L. A. & Kaya H. K. (2007). *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- [25] Lacey, L. A., & Georgis, R. (2012). Entomopathogenic nematodes for control of insect pests above and below ground with comments on commercial production. *Journal of nematology*, 44(2), 218–225.
- [26] Lee D. L., (2002). *The biology of nematodes*. London: Taylor & Francis
- [27] Nochebuena, T. C. D. & Aragón, A. (2005). Control del complejo "gallina ciega"(Coleoptera: Melolonthidae) utilizando trampas de luz flúor, en la zona maicera de Santa Cruz Alpuyecá, Cuautinchán, Puebla, pp. 590–594. In: A. Morales M., A. Mendoza E., M. P. Ibarra G.y S. Stanford C. (Eds.). *Entomología Mexicana*. Vol. 4. Sociedad Mexicana de Entomología y Colegio de Postgraduados. México.
- [28] Nájera-Rincón, M. B., Castro-Ramírez A. y Aragón-García A., (2010). 8. Prácticas culturales y Físicas. En plagas del suelo (pp: 149-168). México D.F. Mundi Prens México, S. A. de C.V.

- [29] Nuñez, M. A. (2011). Efectividad del nematodo entomopatígeno. *Heterorhabditis bacteriophora* y plan de manejo químico para el control de larvas de *Phyllophaga* sp. (Coleoptera: Scarabaeidae) en el cultivo de camote (*Ipomoea batatas*). Tesis Doctoral, Zamorano, Honduras.
- [30] Oancea, S., Grosu, I., & Oancea, A. (2011). Biological control based on the synchronization of Lotka-Volterra systems with four competitive species. 21, 17–26.
- [31] Ramírez-Salinas, Concepción, & Castro-Ramírez, Adriana E.. (2000). El complejo "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae) en el cultivo de maíz, en El Madronal, municipio de Amateno del Valle, Chiapas, México. *Acta zoológica mexicana*, (79), 17-41.
- [32] Riquelme, J & Gloria, C. (2009). Regulación de Pulverizadores hidraulicos de mochila en la aplicación de fitosanitarios en el cultivo del frambueso. Informativo INIA RAIHUEN. Santiago: Instituto de investigaciones Agropecuarias.
- [33] Ríos, R. F., & Romero P. (1982). Importancia de los daños al maíz por insectos del suelo en el estado de Jalisco, México (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana*. México 52: 41–60.
- [34] Romero-López, A., Morón, M., & Aragón, A. (2010). La “Gallina Ciega” (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) Vista Como Un “Ingeniero del Suelo”. *Southwestern Entomologist*, 35, 331–343. doi:10.3958/059.035.0312
- [35] Murray, J. (2002). *Mathematical Biology* (3rd Ed), Volume I (An Introduction) and Volume II (Spatial Models and Biomedical Applications). New York: Springer-Verlag.
- [36] Shapiro-Ilan, D.I., & R. Gaugler. (2010). Nematodes: Rhabditida: Steinernematidae & Heterorhabditidae. In: Shelton, A. (eds) *Biological Control: A Guide to Natural Enemies in North America*. Cornell University. Recuperado de: <https://cals.cornell.edu/new-york-state-integrated-pest-management/eco-resilience/biocontrol/biocontrol-biology/insect-killing-nematodes>
- [37] Tanada, Y., & Kaya, H. K. (1993). *Insect Pathology*. San Diego: Academic Press.
- [38] Wang, L., Chen, L., & Nieto, J. J. (2010). The dynamics of an epidemic model for pest control with impulsive effect. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 11(3), 1374–1386.
- [39] solve_ivp — SciPy v1.15.3 Manual. (s.f.). https://docs.scipy.org/doc/scipy/reference/generated/scipy.integrate.solve_ivp.html