UACM
Universidad Autónoma
de la Ciudad de México

Nada humano me es ajeno

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA COMPLEJIDAD

Estudio sistémico de la comunicación química sexual de *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) a través de un modelo basado en agentes

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA
EN CIENCIAS DE LA COMPLEJIDAD

P R E S E N T A

CAROLINA CONTRERAS GONZÁLEZ

DIRECTOR: **DR. FERNANDO RAMÍREZ ALATRISTE**
CODIRECTOR: **DR. ANGEL ALONSO ROMERO LÓPEZ**

Ciudad de México, noviembre de 2023

UACM
Universidad Autónoma de la Ciudad de México
Nada humano me es ajeno

CA Coordinación Académica

SISTEMA BIBLIOTECARIO DE INFORMACIÓN Y DOCUMENTACIÓN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE LA CIUDAD DE MÉXICO
COORDINACIÓN ACADÉMICA

RESTRICCIONES DE USO PARA LAS TESIS DIGITALES

DERECHOS RESERVADOS©

La presente obra y cada uno de sus elementos está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor; por la Ley de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México, así como lo dispuesto por el Estatuto General Orgánico de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México; del mismo modo por lo establecido en el Acuerdo por el cual se aprueba la Norma mediante la que se Modifican, Adicionan y Derogan Diversas Disposiciones del Estatuto Orgánico de la Universidad de la Ciudad de México, aprobado por el Consejo de Gobierno el 29 de enero de 2002, con el objeto de definir las atribuciones de las diferentes unidades que forman la estructura de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México como organismo público autónomo y lo establecido en el Reglamento de Titulación de la Universidad Autónoma de la Ciudad de México.

Por lo que el uso de su contenido, así como cada una de las partes que lo integran y que están bajo la tutela de la Ley Federal de Derecho de Autor, obliga a quien haga uso de la presente obra a considerar que solo lo realizará si es para fines educativos, académicos, de investigación o informativos y se compromete a citar esta fuente, así como a su autor ó autores. Por lo tanto, queda prohibida su reproducción total o parcial y cualquier uso diferente a los ya mencionados, los cuales serán reclamados por el titular de los derechos y sancionados conforme a la legislación aplicable.

Esta página ha sido intencionalmente dejada en blanco

Dedicatoria

Para la familia bombi



Agradecimientos

A los directores de este proyecto: Fernando Ramírez Alatriste y Angel Alonso Romero López.

Al panel evaluador: José Luis Gutiérrez Sánchez, Damián Hernández Herrán y Luis Olivares Quiroz.

A Martín Emmanuel Gil Salinas por haber estado ahí SIEMPRE.

A mi familia.

A los miembros de la Coordinación del Programa en Ciencias de la Sostenibilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM): Alonso Aguilar Ibarra y María José Solares Millán por su paciencia y comprensión.

A Marisa Mazari Hiriart, por sus valiosos comentarios para el desarrollo de este trabajo.

Al excelente matemático José Gerardo López Bonifacio, por sus observaciones.

A la familia Gil Salinas.

A mis amiguis.

A Guillermo Tello Romo, una de las mentes más brillantes entre los biólogos de este siglo.

*En especial a Alexandra Elbakyan y su maravilloso repositorio sci-hub, sin este valioso recurso no habría podido desarrollar gran parte de mi investigación.

Resumen

Se utilizaron los principios de los sistemas complejos y sus herramientas para construir el enfoque sistémico del estudio de las interacciones intraespecíficas e interespecíficas de *Cydia pomonella* (L.) en el contexto de comunicación química sexual (CQS), con el objeto de explorar la dinámica espaciotemporal de estas interacciones *in silico*, para describir de manera general, las propiedades emergentes del sistema.

Desde este enfoque, se describieron los elementos básicos del esquema de comunicación *emisor-mensaje-receptor* y las reglas locales de interacción a partir del comportamiento sexual de la polilla del manzano (PM) para delimitar el sistema de interés. En seguida se elaboró un modelo computacional basado en agentes (MBA) para la representación del sistema y se identificaron las propiedades emergentes a partir de la exploración de la dinámica espacio-temporal en experimentos *in silico*, los cuales consistieron en las variaciones del parámetro de densidad de la planta del manzano *Malus domestica* (Borkh).

Los resultados mostraron que es posible reproducir en un MBA las interacciones intraespecíficas e interespecíficas involucradas en el comportamiento sexual de la PM en un contexto de comunicación química.

Asimismo, se encontraron las siguientes propiedades emergentes: 1) las interacciones intra e interespecíficas implicadas en la CQS de la PM son densodependientes de las plantas del manzano (PDM); 2) las densidades de las poblaciones de hembras y machos fueron significativamente distintas ($p < 0{,}01$) en la mayoría de las densidades de PDM ($n = 33$); 3) la distribución espacial de los machos fue aleatoria antes del llamado sexual y en agregaciones después de la localización de la hembra en todas las densidades de PDM, mientras que las hembras permanecieron en agregaciones en todas las densidades de PDM; 4) la competencia local entre machos después de la localización de la hembra; 5) la cooperación local entre las hembras, sinergizada por los COVs de las PDM para atraer a los machos durante el llamado sexual; 6) la actividad de plaga de la PM en todas las densidades de PDM; 7) migraciones o periodos de diapausa por parte de las hembras a falta de plantas hospederas disponibles (sobrepoblación de la PM) y 8) de manera adicional a las migraciones, las microextinciones locales-temporales de las hembras son elementos relacionados con la diapausa y/o procesos implicados en las metapoblaciones. Estos resultados fueron consistentes con la literatura.

De esta investigación se concluye que el enfoque sistémico, a través del marco de la complejidad, ha proporcionado los elementos para la construcción del sistema de interés y la identificación de las propiedades emergentes en él, de modo que el sistema de interacciones intra e interespecíficas implicadas en la CQS de la PM es autoorganizado y complejo. Por lo tanto, se sugiere este enfoque para el estudio de la dinámica espaciotemporal de los aspectos biológicos y ecológicos de las especies involucradas, para el monitoreo de las mismas.

Palabras clave: autoorganización, comunicación química sexual, *Cydia pomonella* (L.), *Malus domestica* (Borkh), interacciones interespecíficas, interacciones intraespecíficas, modelos basados en agentes, propiedades emergentes.

Contenido

Dedicatoria II

Agradecimientos III

Resumen IV

Índice de figuras VII

Índice de cuadros IX

Introducción 3

Antecedentes 5

2.1. Sistemas complejos . . . 5

2.2. Autoorganización en los procesos de los sistemas vivos . . . 5

2.3. Patrones autoorganizados . . . 8

2.4. El comportamiento de los insectos en procesos de autoorganización . . . 9

2.5. La no linealidad en las interacciones de los insectos . . . 9

2.5.1. Autoorganización y comunicación química en el desplazamiento y los movimientos de los insectos . 10

2.6. La Ecología Química . . . 12

2.6.1. Comunicación química intraespecífica . . . 12

2.6.2. Comunicación química interespecífica . . . 13

2.6.3. Mensajes químicos . . . 14

2.6.4. La importancia de la comunicación química de la polilla del manzano *C. pomonella* (L.) . . . 15

2.7. Biología de la polilla del manzano . . . 16

2.8. La comunicación química sexual de la polilla del manzano . . . 18

2.8.1. Etapas del comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano . . . 18

2.9. La información química del comportamiento precopulatorio . . . 20

2.10. El rol de *M. domestica* en la comunicación química sexual de *C. pomonella* . . . 21

Justificación 22

Pregunta de investigación 24

4.1. Hipótesis . . . 24

4.2. Objetivos . . . 24

4.2.1. Objetivo general . . . 24

4.2.2. Objetivos particulares . . . 24

Materiales y Métodos 25

5.1. Reglas de interacción del sistema . . . 26

Resultados y Discusión 29

6.1. La propuesta del modelo de la dinámica de la comunicación química sexual de *C. pomonella* . . . 29

6.1.1. La regla de interacción del sistema . . . 29

6.1.2. Modelo de comunicación química . . . 29

6.1.3. Bucles de retroalimentación en el sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano 30

6.2. El sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano . . . 31

6.3. La representación del ambiente en el que habita la polilla del manzano . . . 31

6.4. Las reglas de interacción . . . 32

6.5. Exploración de la dinámica espacio-temporal del sistema . . . 32

6.6. Estructura de la población de la polilla del manzano . . . 38

6.6.1. El movimiento en el comportamiento sexual de la polilla del manzano . . . 43
6.7. ¿Caos en las poblaciones de polillas del manzano? . . . 44
6.8. Autoorganización . . . 47
6.8.1. Competencia y cooperación local . . . 49
6.8.2. La actividad de plaga . . . 50
6.9. Propiedades emergentes . . . 54
6.10.El modelo virtual del comportamiento y la etología moderna . . . 55
Conclusiones **57**
Referencias **59**
Anexo 1: Desarrollo del modelo. Modelos basados en agentes en la biología y ecología de los organismos **66**
A.1. Definición: Modelos Basados en Agentes . . . 66
A.1.1. Agentes . . . 67
A.1.2. Reglas de interacción . . . 67
A.2. Aplicación de Modelos Basados en Agentes al estudio de insectos . . . 67
A.3. Antecedentes. Aplicación de Modelos Basados en Agentes al estudio de insectos . . . 67
A.4. ¿Por qué implementar un MBA en este estudio? . . . 68
Anexo II: Protocolo ODD **69**
B.1. Propósito . . . 69
B.2. Descripción de patrones . . . 69
B.3. Agentes, variables de estado y escalas . . . 69
B.4. Resumen y planificación de procesos . . . 72
B.5. Principios básicos . . . 73
B.6. Inicialización . . . 74
B.7. Entrada . . . 76
B.8. Submodelos . . . 76
B.8.1. 1. Movimiento de las polillas . . . 76
B.8.2. 2. La difusión del mensaje químico . . . 77
Anexo III: El mensaje químico sexual de la polilla del manzano *C. pomonella* en un modelo basado en agentes **78**
C.0.1. Autómatas celulares . . . 78
C.1. Comportamiento sexual de la Polilla del Manzano . . . 79
C.2. Modelo . . . 79

Índice de figuras

1.1. Arreglo de polillas en un fractal 4

2.1. Patrones de autoorganización en los sistemas vivos. Elaboración propia 7
2.2. Patrones de autoorganización en animales 8
2.3. Movimientos de las abejas relacionadas con la liberación de sustancias químicas 11
2.4. Representación de las interacciones insecto-insecto previas a la reproducción 13
2.5. Las interacciones principales de tipo planta-insecto entre el árbol del manzano y la polilla del manzano . . 13
2.6. Distribución de la polilla del manzano *C. pomonella* 16
2.7. Ciclo de vida de *C. pomonella* 17
2.8. La polilla del manzano y la planta hospedera 18
2.9. Órgano olfativo de las polillas 20

5.1. Interfase del modelo computacional basado en agentes 26

6.1. Propuesta del modelo de la CQS de *C. pomonella*. 30
6.2. Representación de la CQS en el esquema básico de comunicación 30
6.3. Sistema de la CQS de *C. pomonella* 31
6.4. Monocultivos de plantas del manzano 32
6.5. Arreglo espacial de las distintas densidades de plantas del manzano (ind/u^2) 33
6.6. Distribución de las poblaciones de hembras, machos y huevos de la polilla del manzano 39
6.7. Comportamiento de las densidades de hembras, machos y huevos de la polilla del manzano 40
6.8. Densidad media de hembras, machos y huevos (ind/u^2) en distintas densidades de plantas del manzano (ind/u^2) 42
6.9. Número de hembras que migraron en las distintas densidades de plantas del manzano 45
6.10. Serie de tiempo en la que se representan las tres generaciones de polillas del manzano 47
6.11. Microextinciones y colonización de la polilla del manzano *C. pomonella* 48
6.12. Cooperación y competencia durante el comportamiento sexual de la polilla del manzano 50
6.13. Serie temporal de la dinámica del número de polillas, la cantidad de huevos y la cantidad de alimento en las distintas densidades de PDM (ind/u^2), de $0{,}001$ a $0{,}027$ en el tiempo (ticks), DPM = densidad de plantas del manzano. 51
6.14. Serie temporal de la dinámica del número de polillas, la cantidad de huevos y la cantidad de alimento en las distintas densidades de PDM (ind/u^2), de $0{,}028$ a $0{,}045$ en el tiempo (ticks), DPM = densidad de plantas del manzano. 52
6.15. Serie temporal de la dinámica del número de polillas, la cantidad de huevos y la cantidad de alimento en las distintas densidades de PDM (ind/u^2), de $0{,}05$ a $0{,}095$ en el tiempo (ticks), DPM = densidad de plantas del manzano. 53

B.1. Modelo de caminantes aleatorios para la simulación del movimiento de los machos adultos de la polilla del manzano 76
B.2. Movimiento de las hembras adultas de la polilla del manzano 76
B.3. Vecindad de Neumann en un modelo bidimensional 77

C.1. Tipos de vecindad bidimensional 78
C.2. Tipos de vecindad 79

C.3. Dinámica del MQS durante el comportamiento precopulatorio de *C. pomonella* 80
C.4. Arreglo espacial del MQS con autómatas celulares 80
C.5. Modelo de autómatas celulares del MQS de radio r en el MBA 81
C.6. Difusión con arrastre 81
C.7. Pluma de olor del mensaje químico sexual 81

Índice de cuadros

2.1. Tipos de sustancias químicas involucradas en las interacciones ecológicas de los insectos 14

2.2. Los infoquímicos que intervienen en la comunicación química 15

2.3. Ciclo de vida de *C. pomonella* 17

2.4. Etapas del comportamiento precopulatorio de *C. pomonella* 19

5.1. Supuestos del MBA 26

5.2. Condiciones iniciales del MBA 28

6.1. Parámetros poblacionales de las hembras *C. pomonella* 34

6.2. Parámetros poblacionales de los machos *C. pomonella* 35

6.3. Parámetros poblacionales de los huevos de *C. pomonella* 36

6.4. Parámetros poblacionales de las hembras migratorias de *C. pomonella* 37

6.5. ANOVA 41

6.6. Cuadro comparativo del comportamiento sexual de la polilla del manzano *C. pomonella* 44

B.1. Descripción de agentes del modelo de interacciones intra e interespecíficas mediadas por mensajes químicos de la polilla del manzano *Cydia pomonella* 70

B.2. Estados posibles de los agentes en el MBA 71

B.3. Comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano *C. pomonella* en Netlogo 72

B.4. Condiciones iniciales del MBA 75

El profesor Abraham van Helsing dijo a Mina Harker:

—He tratado de mantener una mente abierta; y no son las cosas ordinarias de la vida las que pueden cerrarla, sino las cosas extrañas; las cosas extraordinarias, las cosas que lo hacen dudar a uno si son locura o realidad.

Drácula

Bram Stoker

1 Introducción

Desde el marco de los sistemas complejos, es fundamental comprender las relaciones de un conjunto de elementos al que se denomina sistema, con la intención de identificar y describir patrones y/o estructuras emergentes en él. De manera particular, los sistemas complejos sostienen un orden interno conocido como *autoorganización*, y a la vez, se encuentran fuera del equilibrio termodinámico [Camazine et al., 2001] debido al flujo de materia-energía e información entre estos y su ambiente.

Los sistemas complejos se conforman de: a) elementos y b) las relaciones entre esos elementos. Si suponemos que los seres vivos son los elementos en un ambiente determinado y las relaciones entre ellos operan mediante reglas de interacción, es posible determinar a un sistema dinámico ecológico que integra componentes biofísicos en el espacio-tiempo.
Las interacciones son el nicho en común entre la complejidad y la ecología, por tanto, comparten objetos de estudio que requieren de un enfoque integrado. Para priorizar el estudio de dichas interacciones en el ámbito de la ecología, desde este enfoque, es necesario tener en cuenta que una parte significativa de estas es mediada por la intervención de la comunicación, que consiste en la propagación de información o mensajes entre organismos emisores (OE) y organismos receptores (OR).

La comunicación es un proceso presente en todos los niveles de organización de la materia viva, las conformaciones fisiológicas de los OE y OR se han considerado como las adaptaciones que se encargan de producir y recibir diversos tipos de información en contextos específicos [Bradbury et al., 1998], de manera que OE y OR son capaces de evocar señales de distintas formas, colores, sonidos y olores, y de reaccionar a esos estímulos de distintas formas [Bradbury et al., 1998]. Si la comunicación es intermediaria en diversas interacciones ecológicas intra e interespecíficas, puede ser entendida como un proceso sistémico configurado a través de reglas locales, que interviene en la modulación del comportamiento de los organismos involucrados.

Como las especies, son variados los tipos de comunicación. Por ejemplo, la ecología química es un área de la ecología que atiende las cuestiones relacionadas con la comunicación entre organismos a través de sustancias químicas, en años recientes se ha intensificado en los insectos con actividad de plaga, a causa de la amenaza que representa para los seres humanos o sus intereses. Como se ha señalado, las interacciones son el objeto principal de la ecología, sin embargo, aquellas que son mediadas por procesos de comunicación conespecífica e interespecíficas no han sido abordadas desde un enfoque integral.

Por tanto, la contribución de este trabajo, consistió, en la exploración de las interacciones intra e interespecíficas del comportamiento sexual de *Cydia pomonella* (L.) en el contexto de comunicación química, desde el enfoque sistémico, para identificar las propiedades emergentes según la dinámica espaciotemporal del sistema en cuestión.

Se construyó el modelo conceptual del sistema en el que los componentes son las especies que participan en el comportamiento sexual de la polilla del manzano *C. pomonella*: 1) *C. pomonella* y 2) *Malus domestica (Borkh)*; así como las interacciones intraespecíficas (insecto-insecto) e interespecíficas (planta-insecto) desde el esquema emisor-mensaje-receptor de la comunicación química. El enfoque sistémico de este estudio consistió en la elaboración del marco teórico-conceptual y el uso de las herramientas propias de la complejidad, en virtud de ello, se realizó un modelo basado en agentes (MBA) del sistema de interés, para explorar su dinámica espaciotemporal a través de experimentos *in silico* que consistieron en la exploración de 33 valores ($n = 33$) del parámetro de densidad de plantas del manzano (PDM) en un rango entre $0{,}001$ y $0{,}09$ (ind/u^2).

La exploración *in silico* de las interacciones involucradas en el sistema en cuestión, proporcionó de manera general

información sobre los fenómenos interespecíficos e intraespecíficos de *C. pomonella* a partir del comportamiento sexual de la PM, así como las propiedades emergentes del sistema.



***Figura** 1.1: "Witchy Convergence" es un arreglo fractal de una fotografía de una polilla conocida en Arizona como "Black Witch". La polilla es el macho de la especie Ascalapha odorata* [1]

[1] Fathauer R. (2015). "Witchy Convergence"[Figura]. Recuperado de http://robertfathauer.com/WitchyConvergence.html

2 Antecedentes

Sistemas complejos

Entre los problemas de la ciencia se incluyen fenómenos que no se resuelven de manera local, de modo que el método mecano-reduccionista es insuficiente para tratar problemas de organización en las partes que conforman a un todo. Ante estas dificultades, la teoría general de sistemas (TGS) se propuso como una alternativa para tratar a los seres vivos como conjuntos organizados [Bertalanffy, 1969]. Estas nuevas ideas se plantearon como una nueva forma de estudio de los seres vivos, los cuales se conciben, desde este enfoque, como entidades sistémicas en las que se da preferencia a la manera en cómo se interrelacionan.

La visión integral admite a los seres vivos desde un punto de vista orgánico, en virtud de que sean abordados como sistemas vivos conformados de partes o elementos que interactúan localmente entre sí. A estos nuevos objetos de estudio se les conoce como sistemas complejos, y los principios fundamentales que los sustentan subyacen en los postulados de la TGS, que demarcan la génesis del paradigma de la complejidad, en donde se incorporan nuevas herramientas metodológicas: ecuaciones diferenciales no lineales, fractales, redes, autómatas celulares, modelos computacionales basados en agentes, entre otros, que han sido aplicados en las ciencias fácticas.

En la actualidad, la determinación de los sistemas complejos no es clara, sin embargo, se identifican si estos "1) poseen grandes redes de componentes, 2) carecen de control centralizado" [Mitchell, 2009], 3) las interacciones entre sus elementos se pueden establecer a partir de la definición de reglas locales simples, 4) la interacción entre sus elementos da lugar a comportamientos colectivos 5) son abiertos debido al flujo de materia, energía e información que intercambia con su entorno, 6) las interacciones locales de sus elementos les otorga propiedades globales de autoorganización y 7) las dinámicas espaciotemporales en él, muestran patrones espontáneos y emergentes [Cocho, 2017].

La propuesta integral de la complejidad modifica las formas de producción de conocimiento científico en todas las disciplinas. El paradigma de la complejidad incorpora en las ciencias biológicas y de la ecología nuevos conceptos y herramientas de aproximación a los procesos y patrones relacionados con los seres biológicos y sus interacciones. Así, la biología de sistemas persigue los objetivos de interpretar y contextualizar grandes y variados conjuntos de mediciones biológicas y el de dilucidar aquello que subyace de la complejidad a través de una perspectiva integrada [Stephanopoulos et al., 2004]. Estos nuevos conceptos de la complejidad ya han sido abordados en numerosos estudios de las distintas formas de vida; entre los hallazgos más importantes para esta investigación, está la autoorganización espacio-temporal emergente a partir de las agregaciones de individuos en insectos.

Autoorganización en los procesos de los sistemas vivos

La autoorganización es un proceso que da origen a un arquetipo global característico de un sistema complejo, esto es a partir únicamente de numerosas interacciones entre los componentes internos del sistema. De manera adicional, se requiere de un conjunto de reglas que especifican las formas de interacción entre los componentes del sistema y que estas, se ejecutan utilizando solo información local, sin referencia al patrón global [Camazine et al., 2001]. Así, este arquetipo es una propiedad espontánea que emerge de las relaciones intrínsecas de los elementos de un sistema que no es posible dilucidar en cada uno de los componentes por separado.

Ciertos procesos complejos han sido descritos en algunas especies de insectos. Por ejemplo, el tamaño de las colonias es un factor importante para determinar la complejidad de las estructuras sociales de los insectos [Bourke, 1999].

De la misma manera, la autoorganización se hace presente en la formación de las estructuras de las colonias, en las hormigas, la autoorganización subyace de las interacciones locales entre los miembros de la colonia [Odell et al., 2002] y del comportamiento no lineal en los mismos [Miramontes & De Souza, 2008], así la complejidad en estos sistemas de componentes biológicos, deriva de procesos que originan autoorganización. No obstante, es necesario recurrir a métodos y enfoques multi e interdisciplinarios para estudios de complejidad. Si las interacciones son el objeto que comparten la ecología y los sistemas complejos, la cooperación de ambas disciplinas, desde una perspectiva sistémica, permite construir un marco común que posibilita el estudio de las interacciones, ya sea inter y/o intraespecíficas, de conjuntos constituidos por organismos que se integran según ciertas reglas de interacción para la búsqueda de patrones emergentes.

Los patrones organizados son inherentes a los sistemas vivos y emergen de sus interacciones locales. De inicio, se distinguen en los ya conocidos niveles de orden de la materia viva (Figura 2.1): cada nivel de organización de la vida posee propiedades únicas que los hace distintos de otros. Las células, tejidos, órganos, organismos y redes ecológicas constituyen estos niveles de organización y son sistemas de complejidad creciente que se conforman de componentes cuyas interacciones han sido definidas por la evolución, en consecuencia, una comprensión sistémica es necesaria en la biología [Kitano, 2002]. La organización está presente en las unidades básicas de la vida [Goodwin et al., 1963]; desde el nivel celular hasta las interacciones ecológicas [MacMahon et al., 1978], así como en procesos autoorganizados fisiológicos y dimensiones morfológicas estructurales que incluyen a los sistemas más elementales, por ejemplo el cerebro, conformado de redes de proteínas, sinapsis, neuronas y otras células [Di Ieva et al., 2016]; otras configuraciones complejas se encuentran en los patrones de coloración en la piel de algunos animales (Figura 2.2), así como en el tamaño y la forma [Sánchez Garduño & Gutiérrez Sánchez, 2020] de diversos organismos.

La autoorganización parece estar acorde a un *principio de discontinuidad* [Thompson, 1942] compatible en general con los niveles de organización de la vida y por lo tanto, de los sistemas vivos que se encuentran en ellos. Cada uno de sus niveles se vincula a otro y a la vez es independiente de otros, tal y como sucede en diversos procesos de la vida, incluso en los evolutivos, por un lado, las discontinuidades caracterizan las transiciones e independencia entre ellos, por el otro, las cualidades *emergentes* influyen en los procesos de los niveles en un sentido ascendente [Gould, 1987].

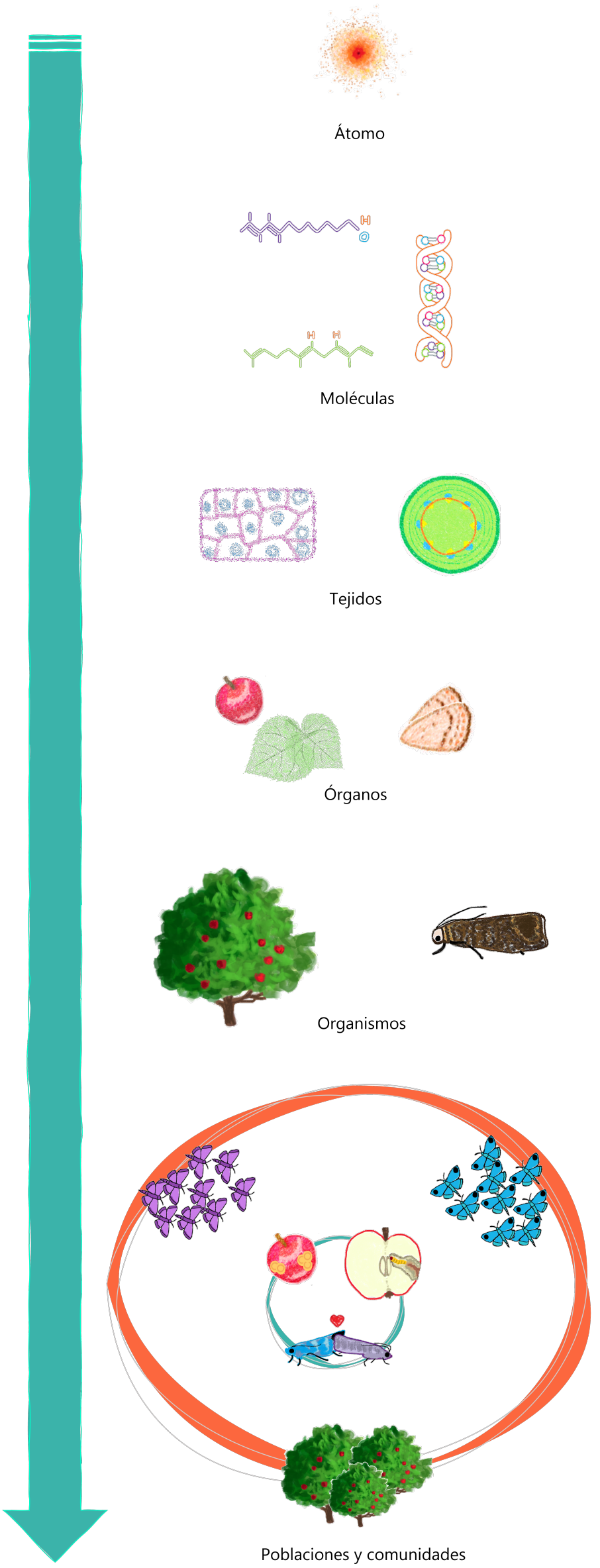


***Figura** 2.1: Patrones de autoorganización en los sistemas vivos. Elaboración propia*

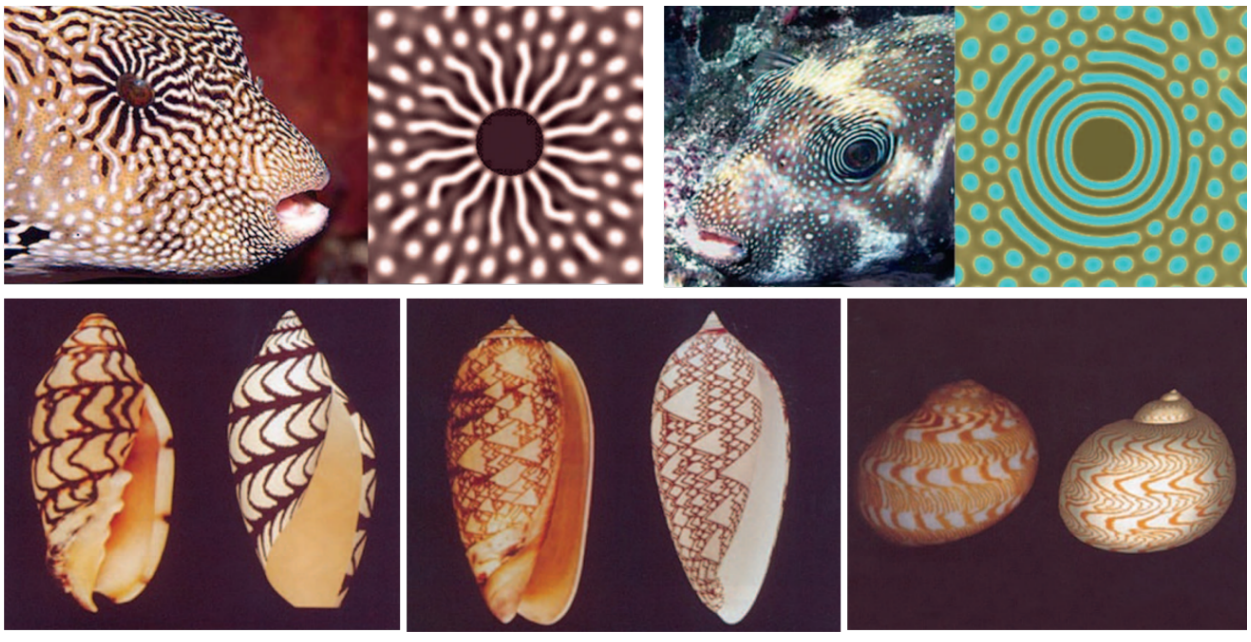


***Figura** 2.2: Patrones de autoorganización en animales a la izquierda y a la derecha la reproducción de patrones biológicos creados por mecanismos de reacción-difusión modificados.*[I]

Patrones autoorganizados

El modelo matemático de reacción-difusión reportado en *"The Chemical Basis of Morphogenesis, (Turing, 1952)"* representa patrones autoorganizados que emergen de un estado uniforme previo, en un sistema de interacciones de sustancias químicas. Si bien, una amplia variedad de características fenotípicas tiene su origen en los genes, estos hallazgos concedieron a la biología una óptica alternativa a los procesos hereditarios y al panseleccionismo[II], cuyo principio se ha utilizado para explicar procesos morfológicos en los organismos. El modelo de Turing sugiere desde un enfoque sistémico, que el origen de ciertas características podrían ser consecuencias de la autoorganización que emerge de la estructura básica del propio sistema y no del producto directo de la selección natural [Page & Mitchell, 1990]. El modelo de Turing demuestra que las interacciones locales y no lineales de procesos fisico-químicos podrían estar implicados en los patrones de pigmentación de la piel de los animales y en las manchas de algunos caparazones de moluscos. Este mismo enfoque subyace en el desarrollo de otras áreas como la etología y la ecología, para describir fenómenos colectivos y sociales que surgen del comportamiento de los insectos [Wilson, 1965, Page & Mitchell, 1990, Solé et al., 1993a, Bonabeau et al., 1997, Theraulaz et al., 1998, Page Jr & Mitchell, 1998, Theraulaz et al., 2002, Theraulaz et al., 2003, Feinerman & Korman, 2017], es al nivel de las interacciones entre organismos que se originan estructuras sociales, en las que tienen lugar aquellas conductas cooperativas y colectivas [Cocho, 2017].

En los insectos, el orden espontáneo se refiere a los patrones que forman los individuos de una colonia para crear sociedades sofisticadas, es decir, se crea orden y estructura a partir de las interacciones locales entre los individuos, para generar en una jerarquía superior, estructuras sociales complejas, en este sentido las sociedades de insectos son patrones emergentes autoorganizados. En efecto, los sistemas complejos de insectos son entramados que se constituyen de las relaciones de comportamientos simples realizados por numerosos individuos que se basan solo en la información local [Camazine et al., 2001]. Dentro de un sistema social, las tareas que realizan los insectos en conjunto se denominan actividades colectivas, entre las cuales el forrajeo que llevan a cabo las hormigas, la construcción de los panales de las abejas, y los pilares de los nidos de las termitas [Bonabeau et al., 1997] se han reportado como ejemplos contundentes de autoorganización.

Las propiedades en los sistemas de los insectos sociales emergen tanto en tiempo como en el espacio debido a la dinámica intrínseca de las colonias, las interacciones entre sus miembros son generadoras de procesos autoorganizados, los cuales pueden ser descritos en reglas simples basadas en las señales locales que intercambian los individuos de la

[I] Kondo, S., Miura, T. (2010). Reaction-diffusion model as a framework for understanding biological pattern formation.[Figura]. Recuperado de http://nautilus.fisica.unam.mx/Fis_Estad_2014/Reac-Dif_as_Framework_for_Understanding_Biological_Pattern_Formation.pdf

[II] Interpreta todos los rasgos de un organismo como adaptaciones, cuya causa es única y exclusiva de la selección natural. [Curtis & Schnek, 2008]

colonia, quienes están desprovistos de información espacial a gran escala [Camazine et al., 1990].

El comportamiento de los insectos en procesos de autoorganización

El comportamiento es otro factor central en el intercambio de las señales locales dentro de las estructuras sociales de los insectos, las feromonas son secreciones a través de las cuales los insectos intercambian información local, que evoca comportamientos específicos en los organismos receptores [Bruce, 1970]. La hormiga de fuego *Solenopsis saevissima* libera un atrayente que es efectivo en los miembros de todas las castas durante la mayor parte de su vida adulta. La versatilidad de las feromonas es circunstancial, sirve para reclutar a las trabajadoras que se encargan de la búsqueda de alimento, para organizar la emigración de colonias y, junto con la secreción de otra sustancia cefálica, provoca un comportamiento de alarma [Wilson, 1965]. Estos comportamientos son mediados por información química, son auto-organizados y provienen de los atributos de los miembros de la colonia y de las interacciones entre ellos, por lo tanto, se añaden a los patrones de complejidad de la vida de estos insectos. Las sociedades de hormigas son autoorganizadas debido a las actividades colectivas que llevan a cabo [Solé et al., 1993b], por el contrario, cuando los integrantes de la colonia se aíslan, el comportamiento es caótico [Miramontes, 2000].

En esta misma línea, los procesos colectivos se vinculan a la liberación de feromonas en los insectos, y también han sido objeto de la complejidad ecológica. Entre las actividades que algunos miembros de la colonia realizan en conjunto, está la cosecha de alimentos, esta actividad es crítica para la subsistencia de las hormigas, incluso han desarrollado diversas estrategias que requieren de coordinación y organización para elegir su fuente de alimento. Se realizó un experimento para responder a la pregunta de cómo eligen su alimento cuando hay dos fuentes equivalentes. En un principio, ambas fuentes tienen las mismas probabilidades de ser elegidas, con el tiempo las hormigas *deciden* cuál será la fuente de la que obtendrán alimento, de tal forma que una se ve más favorecida que la otra en un proceso de selección, el estudio determinó que la decisión y selección colectiva de la fuente de alimento tiene la particularidad de estar relacionada con la ruta más corta, se propuso que la preferencia proviene de la combinación de la memoria individual de las hormigas hacia la fuente de alimento y de las redes organizadas en el espacio-tiempo que se forman por los rastros colectivos que dejan sus feromonas para mantener identificada la localización del alimento. Esto indica que la selección de la fuente de alimento es sistemática, colectiva [Bonabeau et al., 1997] y mediada por sustancias químicas que en conjunto dan origen a un fenómeno de autoorganización.

La no linealidad en las interacciones de los insectos

La no linealidad en los sistemas complejos se refiere a aceptar la impredecibilidad de sus propiedades [García Villalobos et al., 2005] espontáneas, cuyo origen se encuentra en las interacciones entre sus componentes, cuando estos últimos se relacionan de manera constante, cooperan o compiten, y se producen interacciones no lineales [Strogatz, 1994]. El entendimiento adecuado de la dinámica de la complejidad comienza por la dinámica no lineal de los sistemas [Romanelli, 2006], a manera de ejemplo, la sofisticada capacidad de organización social de algunas especies de hormigas es factible a pesar de las limitadas capacidades individuales de los miembros de la colonia [Dorigo et al., 2000]. Entre las cualidades complejas de las estructuras sociales de las hormigas, destaca la respuesta no lineal de los individuos de la colonia [Sumpter & Beekman, 2003] a una configuración de las formas de comunicación química, de donde la dinámica es peculiar en la forma de transmisión del mensaje químico, es decir, no hay un flujo inmediato de información química en el momento de la interacción entre emisor y receptor durante las actividades de forrajeo, aquellas que se encuentran en el rol de depositadoras de feromonas o emisoras, dejan un mensaje químico en la ruta que conduce al alimento, para que las receptoras, en cuanto salgan del nido, encuentren aquel mensaje que había sido dejado por sus compañeras exploradoras, de esta manera, tanto emisoras como receptoras participan en la construcción del sendero que guía a la

fuente de alimento. A este proceso se le conoce como estigmergia.

La estigmergia desde el punto de vista de la comunicación química, se caracteriza por la dinámica de las interacciones conespecíficas que emergen según la concentración de la feromona en un sitio preciso. Incluso, desde la propuesta de los modelos matemáticos, se han definido funciones de saturación que determinan la velocidad a la que las hormigas de manera individual, pierden el rastro de las feromonas [Pasteels et al., 1987]. La no linealidad en este proceso, se presenta, además, en las formas de cooperación de la colonia para obtener alimento [Deneubourg et al., 1986], tal y como lo plantea S. Strogatz. Sin embargo, es necesario señalar que si bien, se ha abordado la no linealidad de los procesos de estigmergia mediante la modelación matemática [Sumpter & Beekman, 2003], no se ha planteado desde otras técnicas de modelación propias de los sistemas complejos, ni desde la ecología química, por tanto, no se ha explorado el comportamiento de los individuos ni la comunicación entre ellos en las interacciones propias de la colonia. Si bien, ya se ha demostrado la importancia del rol de las feromonas, como aquellos mensajes químicos involucrados en los mecanismos que contribuyen a la realización de tareas eficientes relacionadas con la búsqueda de alimento y la selección de la calidad del mismo, no se ha planteado en los insectos solitarios con actividades colectivas.

Autoorganización y comunicación química en el desplazamiento y los movimientos de los insectos

Las estructuras quimiorreceptoras de los insectos les ha permitido desarrollar formas creativas de comunicación a través de sustancias químicas entre sus congéneres e incluso con otras especies. La transmisión de información química suele ir acompañada de movimientos peculiares y propios de cada especie. En particular, las abejas obreras primerizas después de descubrir una nueva fuente de néctar, transportan en su pelaje el olor de las flores que habían visitado hacia la colmena, una vez que se encuentran dentro de ella, efectúan un *ritual de danza* (Figura 2.3) que estimula a otras obreras, cuyo comportamiento característico consiste en abandonar la colmena y buscar a las especies de plantas que las obreras primerizas habían encontrado. Cuando se trata de flores que las obreras primerizas no habían visitado, las obreras que habían recibido *la señal química* no se posan de inmediato sobre aquellas flores, sino que primero realizan una serie de movimientos conocidos como *el largo vuelo ceremonial* entre las flores, mientras sobresalen sus órganos odoríferos, que se ubican en el abdomen (Figura 2.3 (b)). Esta ceremonia marca el lugar exacto con un olor típico que atrae a otras abejas [Von Frisch, 1962,Tinbergen, 1948]. La danza reúne diversos movimientos que brindan información sobre los recursos disponibles importantes para la colmena: la alternancia de movimientos circulares de izquierda a derecha indica la presencia de una fuente de néctar cercana a la colmena (Figura 2.3 (a)); La danza del coleteo comunica distancia y dirección de la fuente de néctar a una distancia lejana a la colmena, en este *ritual de movimientos* la abeja se mueve en línea recta mientras realiza movimientos oscilatorios con su abdomen (Figura 2.3 (b)); la danza de la hoz se ha reportado en abejas melíferas italianas, realizan estos movimiento particular en forma de *ocho* para comunicar que la fuente de néctar se encuentra a una distancia intermedia de la colmena, la abeja que realiza este *ritual* es imitada por sus compañeras de colmena (Figura 2.3 (c)).

Los patrones de vuelo y los movimientos del abdomen que conforman este acto ceremonial configuran un complejo ritual que involucra sustancias químicas provenientes tanto de las plantas que visitan las abejas como de las estructuras especializadas de las abejas para configurar un mensaje químico (MQ) que evoca en los miembros receptores de la colonia una respuesta que estimula cambios en su comportamiento, esto indica que el flujo de información química interespecífico es primordial en la vida de las abejas para hallar fuentes de alimento.

En otros insectos solitarios que pertenecen a la orden de los coleópteros se ha evidenciado la importancia de los diferentes movimientos corporales, desplazamientos y vuelos que realiza la hembra en conjunto con movimientos abdominales y liberación de mensajes químicos que lleva a cabo durante el comportamiento sexual para evocar en el macho una respuesta conductual que consiste en favorecer el acto de la cópula [Romero López, 2003].

De manera interesante, estos movimientos son parte esencial de los procesos que mantienen la estructura social de

la colonia en el caso de las abejas y por lo tanto, en constante autoorganización, mientras que en insectos solitarios como los coleópteros es relevante en el comportamiento sexual.



(a) *Danza circular* (b) *Danza del coleteo* (c) *Danza de la hoz*

***Figura** 2.3: Movimientos de las abejas melíferas relacionadas con la liberación de sustancias químicas* [III]

Asimismo, la coordinación y el movimiento se incluyen en las actividades colectivas de las hormigas. La movilidad hace posible la difusión generalizada de información, la asignación correcta de tareas y una dinámica eficiente de sus interacciones [Miramontes et al., 2001]. En las colonias de hormigas del género *Leptothorax* puede haber una reina, varias reinas o ninguna, esto indica que la organización en las jerarquías y la definición de las mismas provienen de las interacciones internas entre los miembros de la colonia. No obstante, la cantidad es determinante en su comportamiento, las interacciones insecto-insecto deben ser numerosas para que existan procesos de autoorganización, sincronía global y patrones espaciales, si el número de individuos es bajo, el comportamiento de las hormigas es caótico [Miramontes et al., 2001].

Los hallazgos relacionados con el comportamiento de insectos son relevantes en la comprensión de las interacciones que se realizan dentro de las sociedades de insectos y se ha llegado a ellos desde un enfoque sistémico. Por otro lado, en los insectos solitarios no se ha demostrado la formación de colonias ni jerarquías [Crozier et al., 1996], y aunque algunos de ellos tienen actividades colectivas, entre ellos, los lepidópteros [Leonhardt et al., 2016], los estudios con enfoque integrativo que aborden su comportamiento son escasos. Aun cuando el proceso de comunicación química es crucial en las interacciones intra e interespecíficas tanto de insectos sociales como solitarios, desde la ecología química no se cuenta con estudios acerca de estas interacciones, ni del comportamiento que conforman la dinámica relacionada al proceso de comunicación química.

Si bien, el interés en las aproximaciones a la complejidad de las sociedades de insectos ha aumentado [Rohani et al., 1994, Bonabeau et al., 1997, Page Jr & Mitchell, 1998, Theraulaz et al., 1999, Miramontes et al., 2001, Visscher, 2003, Miramontes & De Souza, 2008, Li et al., 2014], no ha sido ecuánime con los insectos solitarios. Estos insectos, a diferencia de los sociales, no se encuentran en colonias, ni tienen actividades como el cuidado parental de sus crías [Escudero, 1999], sin embargo, las especies de las órdenes de lepidópteros (mariposas y polillas), ortópteros (grillos y saltamontes) y de los zigentomos (pececillo plateado) realizan actividades colectivas y de agregación [Leonhardt et al., 2016], de manera temporal se han visto en la etapa larvaria de la cucaracha alemana (*Blattella germanica*), un insecto solitario de la orden de los blatodeos con actividad de plaga en todo el mundo que amenaza seriamente a la salud humana [Pan & Zhang, 2020]. A nivel colectivo, se ha evaluado la influencia de las reglas locales de interacción en los patrones espaciotemporales de agregación y se sabe que los individuos de esta especie modulan su conducta en función de la presencia de congéneres en su vecindad; se implementó un modelo basado en agentes para demostrar que la agregación tiene como base las interacciones locales y que la agregación puede explicarse en términos de interacciones entre individuos que siguen reglas simples basadas en información local sin conocimiento previo de la estructura global [Jeanson et al., 2005].

[III] Von Frisch, K. (1962). Dialects in the langauge of the bees.[Figura]. Recuperado de https://www.jstor.org/stable/10.2307/24936638

La Ecología Química

La ecología química se consolida como ciencia a mitad del siglo XX, en principio se encarga del estudio del desempeño de las sustancias químicas dentro de una población y una comunidad [Anaya-Lang, 1989], es decir, el principio integrador de esta ciencia se fundamenta en subrayar la importancia de las sustancias químicas en las interacciones entre organismos [Rojas & Malo, 2019], las cuales contienen y transportan información que fluctúa entre OE y OR, que además de recibir la información, reaccionan fisiológica y conductualmente. Estos tres elementos (emisor-mensaje-receptor) son el eje fundamental de la comunicación química [Romero-López, 2016]. En años recientes la ecología química ha puesto especial atención en los estudios de insectos con actividad de plaga, ya que este conocimiento previo ha dejado en evidencia que la vida de estos depende en gran parte de las sustancias químicas para su subsistencia y que estos principios podrían ayudar a comprender la biología y ecología de aquellos que "representan una amenaza para los seres humanos o sus intereses" [Dijkgraaf, S., 2018].

Las plagas tiene una repercusión económica en todo tipo de cultivos, hasta un 40 % de la producción agrícola mundial se pierde a causa de ellas [Agroasemex, S.A., 2019]. El desarrollo de estrategias para el manejo y monitoreo de insectos con este tipo de actividades tiene un impacto importante en la disminución de los estragos que provocan. En la actualidad tales esfuerzos se dirigen hacia la búsqueda y mejora del diseño de estrategias de manejo *integradas* y *menos dañinas con el ambiente* como el uso de las feromonas de insectos [Dent & Binks, 2020].

Comunicación química intraespecífica

Entre la diversidad de formas de comunicación, aquella que es mediada por sustancias químicas es de las más primitivas. Plantas e insectos han coexistido durante 350 millones de años y han desarrollado diversas formas de relaciones que bien pueden beneficiar o perjudicar a ambos, incluso pueden tener efectos en otros organismos y jerarquías de organización de la materia viva, desde los niveles más elementales como la bioquímica básica hasta niveles más complejos como la genética de poblaciones [Gatehouse, 2002]. De la misma manera, la comunicación es básica en los procesos de coordinación y organización en todos los reinos de la vida [Witzany, 2014], los seres vivos se comunican para cubrir sus necesidades primarias: alimentación, protección y reproducción [Law & Regnier, 1971]. En general, procesos evolutivos han dejado huella en la biodiversidad que hoy se conoce, los organismos han sufrido cambios a la par de sus procesos, por lo que no es de extrañarse que la creatividad de estos procesos esté detrás de las variadas formas de comunicación: sonidos, formas y colores, incluso a través de sustancias químicas [García-Franco & Aguirre Jaimes, 2021].

De los invertebrados, los insectos se encuentran entre los organismos que más han desarrollado este proceso como una de tantas estrategias de especificidad que precede a la perpetuación de las especies, los utilizan durante los eventos previos a su reproducción. Durante la evolución de los lepidópteros se desarrollaron las glándulas feromonales abdominales, perfeccionando la comunicación sexual a distancia a través de sustancias conocidas como *feromonas*, las cuales evocan un efecto conductual en los organismos que las reciben [Löfstedt & Kozlov, 1997].

Como se ha hecho notar, tanto insectos solitarios como aquellos que forman sociedades utilizan sustancias químicas para comunicarse. Mientras que el comportamiento sexual de los insectos solitarios depende de la comunicación química, en el caso de los insectos sociales es necesaria en "tareas cotidianas como la división del trabajo, el uso colectivo de recursos y las acciones defensivas colectivas" [Leonhardt et al., 2016].

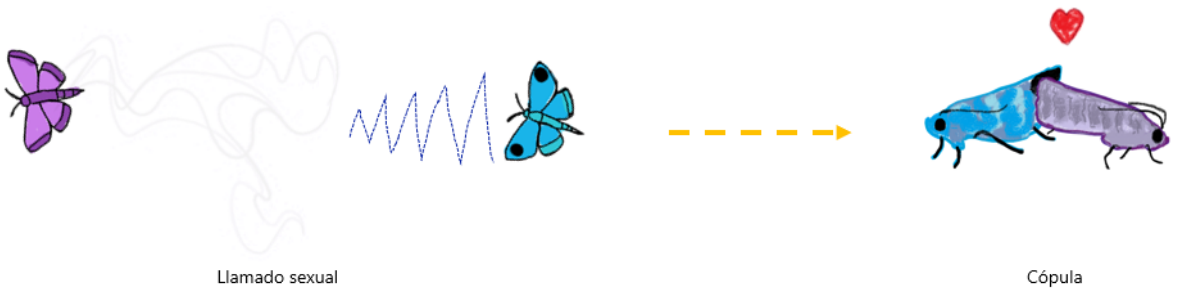


***Figura** 2.4: Representación de las interacciones insecto-insecto previas a la reproducción*

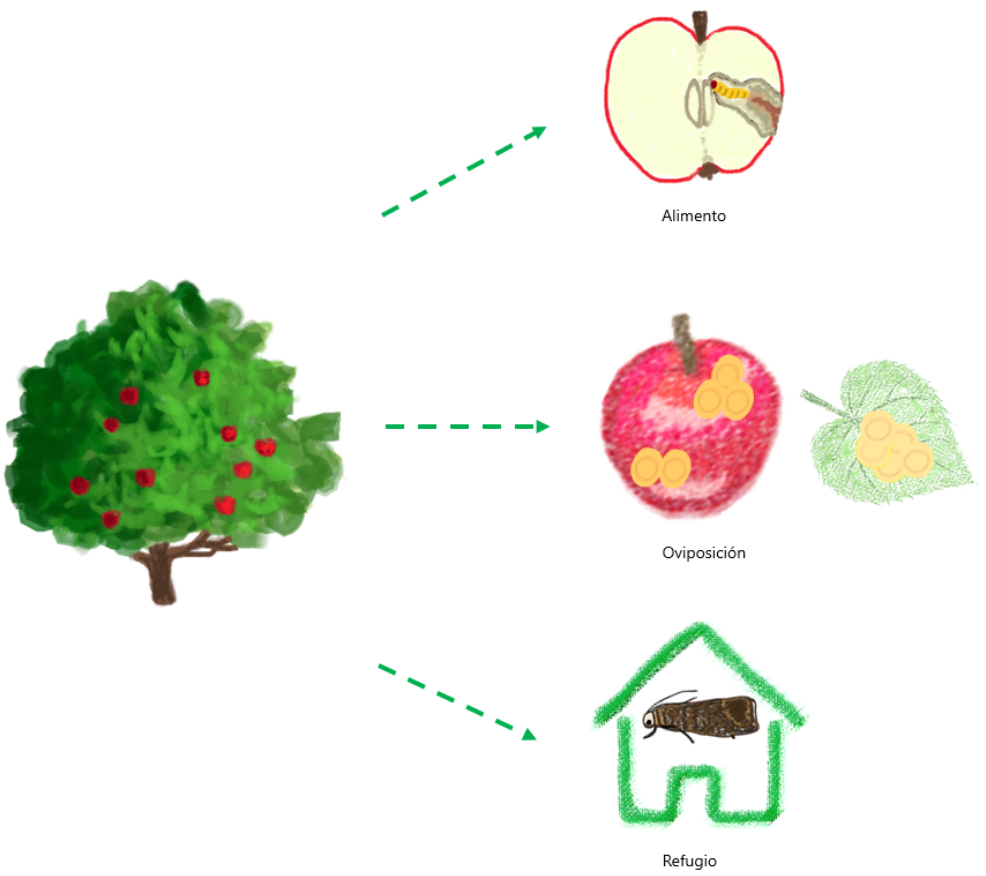


***Figura** 2.5: Las interacciones principales de tipo planta-insecto entre el árbol del manzano y la polilla del manzano*

Comunicación química interespecífica

Las plantas son organismos sésiles que utilizan sustancias químicas para subsistir, liberan una amplia variedad de compuestos orgánicos volátiles (COV) para múltiples propósitos, incluso, se han sugerido como adaptaciones de las plantas debido a las diversas y ventajosas funciones ecológicas, entre las cuales están: la atracción de polinizadores, los dispersores de semillas, y las funciones de defensa [Pichersky & Gershenzon, 2002]. Por tanto, la emisión de COV de los tejidos vegetales es reconocida como un componente importante en las relaciones interespecíficas planta-insecto [Gatehouse, 2002]. Los COV, al igual que las feromonas pueden desencadenar respuestas conductuales en los insectos, es común que algunas especies de insectos secuestren COV de la planta hospedante para utilizarlos como feromonas sexuales o bien como moléculas precursoras de feromonas sexuales [Reddy & Guerrero, 2004].

La sinergia es otro evento importante en estas interacciones, se ha demostrado que la respuesta de los machos a los COV no solo es específica, también es sensible a otras sustancias químicas [Yang et al., 2004]. Algunos lepidópteros son capaces de percibir COV a través de las neuronas quimiorreceptoras especializadas que se encuentran en las antenas [Masson & Mustaparta, 1990, Anderson et al., 1995, Bäckman et al., 2000, Røstelien et al., 2000], tal y como sucede en el macho de la polilla del manzano (PM), la sensibilidad a los COV es clave para el efecto sinérgico entre las feromonas y los compuestos volátiles de las plantas ya que favorecen el llamado sexual, el β-farneseno es un compuesto del manzano y se ha demostrado que aumenta las distancias de comunicación al amplificar las señales débiles de las feromonas [Yang et al., 2004]. De esta manera, el flujo de información química integra una red de relaciones inter e intraespecíficas en este proceso complejo de comunicación.

En cuanto a las sustancias que tienen función interespecífica, conocidas como *aleloquímicos* [Dicke & Sabelis, 1988],

actúan como estimulantes o inhibidores del comportamiento entre especies distintas [Whittaker, 1970].

Mensajes químicos

Desde un punto de vista integrador, la comunicación puede ser descrita como un patrón sistémico, en el que las relaciones intraespecíficas (Figura 2.4) e interespecíficas (Figura 2.5) están determinadas de acuerdo al esquema básico de comunicación *emisor-mensaje-receptor*. En este contexto, los mensajes químicos son aquellas "sustancias que permiten la principal forma de comunicación entre plantas e insectos" [Mithöfer & Boland, 2016], y en los eventos reproductivos de los insectos [Dicke & Sabelis, 1988].

Aunque la información química está implicada en las interacciones, tienen funciones y denominaciones específicas tal y como se muestran en el Cuadro 2.1.

***Cuadro** 2.1: Tipos de sustancias químicas involucradas en las interacciones ecológicas de los insectos.*

Tipos de sustancias químicas en las interacciones interespecíficas		
Sustancia	Descripción	Referencia
Cues	El término se utiliza para referirse a aquellos beneficios acumulados por el individuo que libera sustancia químicas, de naturaleza desconocida	[Johansson & Jones, 2007]
Signals	A diferencia de las *cues*, se incluyen elementos visuales y acústicos que en conjunto con las sustancias químicas, son utilizados por un organismo para comunicarse sexualmente	[Johansson & Jones, 2007]
atrayentes	Son estímulos químicos que proviene de diversas fuentes, evoca respuestas que no necesariamente son específicas en individuos de ambos sexos o diferentes especies de insectos	[Romero-López et al., 2005]
feromonas	El término proviene de la raiz griega *pherein* que significa transferir y *hormon* que significa excitar. Son sustancias liberadas por un organismo al ambiente, con la intención de que sean recibidas por otro organismo conespecífico, evocan en el organismo receptor una reacción que bien puede tener efectos en su comportamiento o algún proceso de desarrollo	[Karlson & Butenandt, 1959]

Para los propósitos de esta investigación, es crucial determinar a los elementos del sistema de comunicación química que tiene lugar en las interacciones conespecíficas e interespecíficas: emisor, mensaje y receptor, desde la perspectiva de la ecología química. Desde este contexto se requiere de la descripción del mensaje químico del sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano. En cuanto a este último, es conveniente utilizar la definición de MQ de Dicke y Sabelis (1988) y mencionar la clasificación de estos mensajes (Cuadro 2.2), ya que tienen en cuenta la dinámica del costo-beneficio de las interacciones ecológicas insecto-insecto y planta-insecto, y el esquema básico de comunicación *emisor-mensaje-receptor*. Los MQ en el contexto de comunicación, se denominan *infoquímicos* y son las sustancias a través de las cuales los organismos emisores transmiten información para interactuar con numerosos individuos; estos MQ evocan en los OR una respuesta que tiene una repercusión en su fisiología y/o comportamiento que bien, puede

adaptarse a uno de los interactuantes o a ambos [Dicke & Sabelis, 1988].

***Cuadro** 2.2: Los infoquímicos que intervienen en la comunicación química.*

Sustancias químicas que intervienen en la comunicación química	
Mensaje químico	Descripción
Feromona	Media una interacción entre organismos de la misma especie en la que el beneficio es para aquel organismo relacionado con el origen de la sustancia ([+, -] feromona), para el receptor ([-, +] feromona) o para ambos ([+, +] 1 feromona).
Aleloquímico	Media una interacción entre dos individuos que pertenecen a diferentes especies.
Alomona	Un aleloquímico que es pertinente a la biología del organismo emisor (organismo 1) y que, una vez que la sustancia entra en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2), evoca en el receptor una respuesta fisiológica o de comportamiento que es adaptativamente favorable al organismo 2 pero no al organismo 1.
Kairomona	Un aleloquímico que es pertinente a la biología de el organismo emisor (organismo 1) y que, una vez que la sustancia entra en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2), evoca en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es adaptativamente favorable al organismo 1 pero no a organismo 2.
Sinomona	Un aleloquímico pertinente a la biología de un organismo (organismo 1) y que, una vez que la sustancia entra en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2), evoca en el receptor una respuesta fisiológica o de comportamiento que es adaptativamente favorable tanto para el organismo 1 como para el 2.

La importancia de la comunicación química de la polilla del manzano *C. pomonella* (L.)

Los árboles frutales de pepita (pera y manzana) son de los más consumidos en el mundo [Toranzo, 2016]. La manzana es uno de los frutos de mayor difusión debido a su sabor, facilidad de adaptación a diferentes climas y suelos; su valor alimenticio, entre otros [SIAP, 2020]. Por lo tanto, esta especie, al igual que su plaga principal, la polilla del manzano (PM), se consideran de relevancia económica.

La información disponible de la PM o carpocapsa (nombrada así en Sudamérica) se ha centrado en torno a su origen [Zhang, 1957], distribución geográfica, hábitat, anatomía [Tadic, 1957], morfología de las estructuras reproductivas [Ferro & Akre, 1975], el ciclo de vida [Geier, 1963] y los procesos evolutivos implicados en la comunicación química sexual [Löfstedt & Kozlov, 1997]. En cuanto a la comunicación química, se ha demostrado que las feromonas sintéticas tienen influencia en su comportamiento [Witzgall et al., 1999], el cual puede modificarse con fines de manejo y control de la actividad de plaga de la PM [Geier, 1963] en los cultivos de diversos árboles frutales. Si bien es cierto que tanto la

comunicación a partir de sustancias químicas como el comportamiento son elementales durante la actividad sexual de la especie [Witzgall et al., 2008], desde el enfoque sistémico no se ha profundizado lo suficiente para integrar los aspectos biológicos y ecológicos de esta. De manera puntual, no se han considerado los eventos posteriores a la comunicación química sexual que también son de importancia económica, por ejemplo, la postcópula, que involucra la estructura colectiva, que además puede ser descrita por medio del conocimiento de los parámetros del tamaño y la proporción de sexos de la población de la PM, menos aún la dinámica espaciotemporal ni las interacciones intra e interespecíficas implicadas en este proceso.

Biología de la polilla del manzano

La polilla o palomilla de la manzana *C. pomonella* (L.)[IV] (Figura 2.8), también conocida como *carpocapsa* en Sudamérica, es una especie originaria de Eurasia [Lago et al., 2015] de amplia distribución mundial (Figura 2.6). Es un insecto volador holometábolo [V] de la orden de los lepidópteros que pertenecen a la familia *Tortricidae* [Fernandez, 2012]. Su alimentación es variada según las condiciones de su hábitat. Las larvas son fitófagas; monofágicas [García-Barros et al., 2015], suelen alimentarse en particular del manzano; y a escala mundial son oligofágicas, incorporan otros árboles frutales: peral, membrillero, ciruelo, duraznero y nogal [Soria Baráibar, 2010]. Aunque los adultos se dedican en principio a la reproducción, también se alimentan de néctar, agua y jugos de frutas [Urretabizkaya et al., 2010]. Los adultos son de hábitos crepusculares [VI]. Suele estar en constante interacción con su planta hospedera (relación planta-insecto), así como se muestra en la Figura 2.7, incluso su desarrollo, depende de la sincronía de cada una de las etapas de su ciclo de vida (Cuadro 2.3) con la fenología de su planta hospedera, en este caso *Malus domestica* (Borkh).

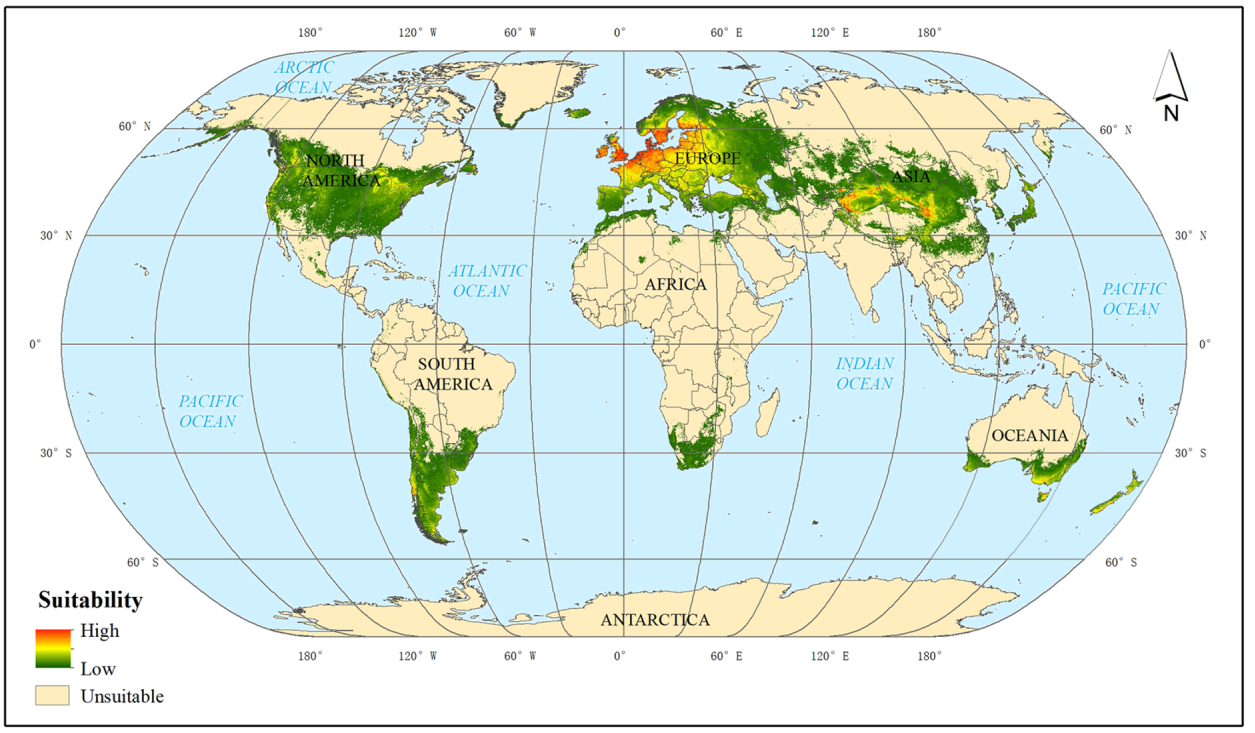
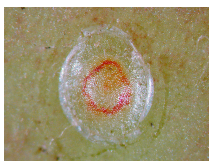


***Figura** 2.6: Distribución de la polilla del manzano C. pomonella*[VII]

[IV] Linnaeus, 1758
[V] Se refiere al desarrollo en cuatro fases del ciclo de vida (Cuadro 2.3)
[VI] Realizan la mayoría de sus actividades unas horas antes del anochecer [Alston & Reding, 2011]
[VII] Jiang, D et al., (2018). Mapping the potential global codling moth (Cydia pomonella L.) distribution based on a machine learning method. [Mapa]. Recuperado de https://www.nature.com/articles/s41598-018-31478-3

***Cuadro** 2.3: Fases y parámetros del ciclo de vida de C. pomonella.*

El ciclo de vida de la polilla de la manzana			
Fases	Descripción	Parámetro	Imagen
Huevos	Durante la etapa de la oviposición la hembra deposita huevos en las hojas y frutos. Son circulares y aplanados.	Cantidad: entre 44 [Geier, 1963, Cichón, 2004] y 70 [Urretabizcaya et al., 2010] Diámetro: 1.2-1.3 mm aprox. [Fernandez, 2012].	
Larvas	El cuerpo es blanco y la cabeza es negra. Escarban túneles o galerías hacia el centro de las manzanas para alimentarse de las semillas antes de salir del fruto [Hahn, 2019, Brunner, 1993]. Cuando la larva está en completo desarrollo hila un capullo de seda en el que pupan.	Longitud: 12 -18 mm [Urretabizcaya et al., 2010] Cantidad de larvas por fruto: una ya que presentan canibalismo [Urretabizcaya et al., 2010].	
Pupas	Son de color marrón con bordes y espinas negras, se oscurece a medida que desarrolla el adulto [Urretabizcaya et al., 2010]. En tamaño, la pupa de la hembra suele ser de mayor peso y tamaño que la del macho.	Longitud: entre 9 mm [Urretabizcaya et al., 2010] y 11 mm [Fernandez, 2012].	
Adultos	Son polillas con dos pares de alas grises; sus ojos son grandes y esféricos; y las antenas son alargadas y delgadas. El abdomen tiene diez segmentos y entre el octavo y el noveno la hembra aloja una glándula para la liberación de la feromona [Fernandez, 2012]. Son insectos de actividad crepuscular a una temperatura de 15º C [Batiste et al., 1973]	Longitud: de 1.5 cm a 2.0 cm [Fernandez, 2012] masa de las hembras: 16mg a 42 mg [Fernandez, 2012] masa de los machos: 12 mg a 21 mg. longevidad de la hembra: entre 10 y 20 días. [Geier, 1963, García de Otazo, 1992, Casado et al., 2007] longevidad del macho: entre 8 y 15 días [García de Otazo, 1992, Casado et al., 2007].	

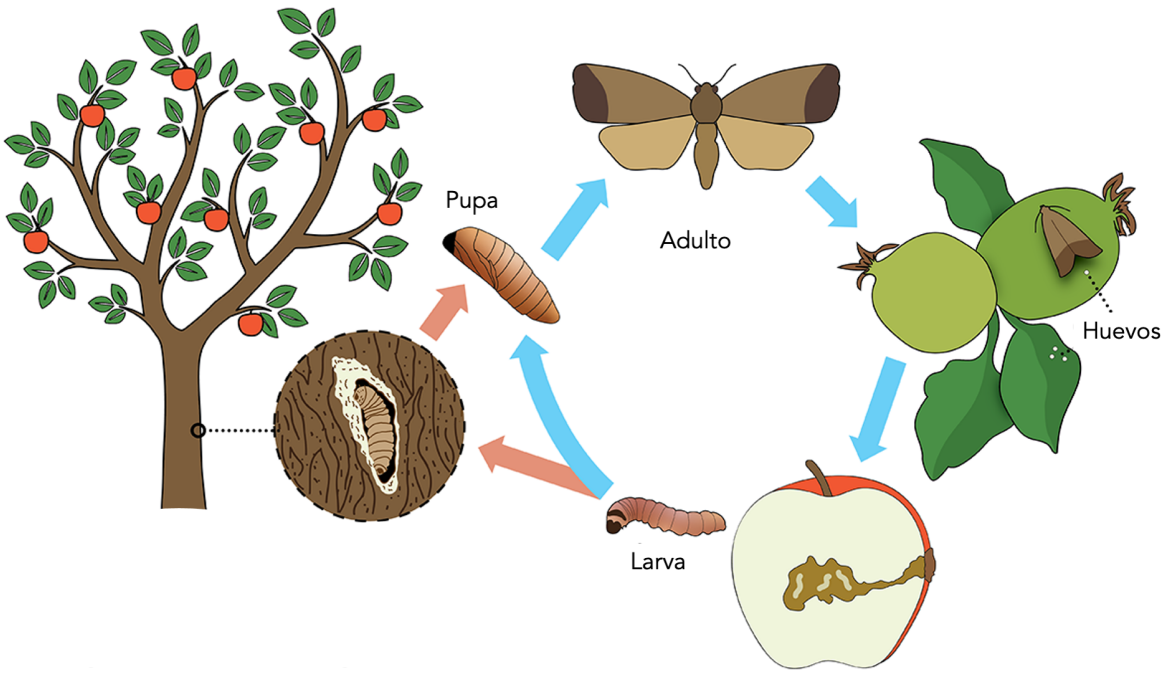
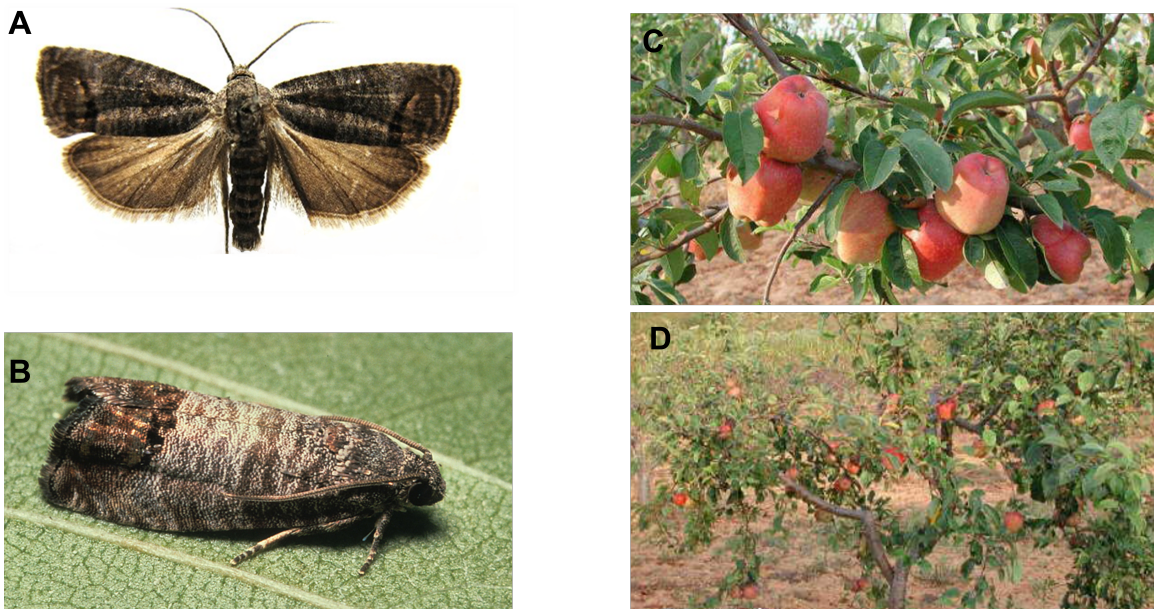


***Figura** 2.7: Ciclo de vida deC. pomonella. La larva en el capullo es el evento previo a la fase de pupa y comienza en el tallo de la planta hospedera M. domestica*[VIII]

[VIII] Richter, R (2018). Managing Codling Moth in Home Orchards. [Figura]. Recuperado de https://agresearch.montana.edu/warc/guides/apples/managing_codling_moth_in_the_home_orchard.html



(a) (*Cydia pomonella* (L.)

(b) *Malus domestica* (Borkh)

***Figura** 2.8: La polilla del manzano, C. pomonella(L.) (A,B) y su planta hospedera, M. domestica (Borkh) (C,D)* [IX]

La comunicación química sexual de la polilla del manzano

La comunicación que implica el flujo de sustancias químicas (feromonas, atrayentes, *cues*, señales y aleloquímicos) es indispensable durante el comportamiento precopulatorio de diversas especies de insectos. Los actos que integran parte del comportamiento y anteceden a la liberación del estímulo químico son elementos del patrón conocido como *llamado sexual* [Romero-López et al., 2005]. Al menos dos condiciones son necesarias para que los eventos previos a la reproducción se lleven a cabo: 1) la madurez sexual de hembras y machos maduros conespecíficos, y 2) la capacidad fisiológica y conductual de ambos para intercambiar señales químicas [Ringo, 1996].

En este contexto y en particular de la especie de interés, tales sustancias se consideran mensajes químicos sólo para determinar el proceso de comunicación de las interacciones insecto-insecto (Figura 2.4) y planta-insecto (Figura 6.1) en conjunto.

Etapas del comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano

Por tanto, las interacciones intraespecíficas mediadas por sustancias químicas, en conjunto integran los eventos que conforman el comportamiento precopulatorio (descrito en el Cuadro 2.4). En el momento en el que hembras y machos de la misma especie alcanzan la última etapa de su ciclo de vida, es decir, la fase adulta y con ello, la madurez sexual, la *comunicación química sexual*[X] (CQS) tiene lugar. Los mensajes químicos sexuales (MQS) son emitidos por aquellos individuos de un sexo para atraer a miembros del sexo opuesto [Romero-López, 2012]. Una vez que el mensaje es captado por el organismo receptor, comienza la búsqueda del emisor para dar inicio al apareamiento [Ward et al., 2002].

Son cuatro etapas las que se distinguen en el comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano.

1. El *llamado sexual* es el evento que inicia la comunicación química sexual, la hembra evierte el abdomen para la liberación de feromonas, enseguida los COV de la planta del manzano sinergizan las feromonas para atraer a una mayor cantidad de machos. El mensaje *sinergizado* que recibe el macho evoca en él un cambio de comportamiento, estimula el emprendimiento del vuelo (etapa 1, Cuadro 2.4).

[IX] (A) Boldsystems (2010). Taxonomy browser: Cydia pomonella. [Figura]. Recuperado de http://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=18876. (B) Detto, P. (2021). Codling Moth. [Figura]. Recuperado de http://treefruit.wsu.edu/crop-protection/opm/codling-moth/?print-view=true, (C, D) Martínez, V. (2022). Malus Domestica. [Figura]. Recuperado de https://www.botanical-online.com/fotografia/macrofotografia-malus-domestica

[X] Término recientemente integrado, que delimita al comportamiento precopulatorio en el que intervienen sustancias químicas [Romero-López et al., 2010]

2. *La búsqueda de la hembra* es la fase de localización de pareja, es el suceso previo a la reproducción [Kaissling et al., 1978, Cardé & Baker, 1984, Ayasse et al., 2001, Romero-López et al., 2005] que lleva a cabo el macho después de recibir el estímulo químico sexual de la hembra. Una vez que el macho ubica a la hembra y está cerca de ella, realiza movimientos zigzagueantes anemotácticos[XI] hasta posarse cerca de la hembra (etapa 2, Cuadro 2.4).

3. *El Cortejo* es un complejo de actos, movimientos y posturas que realiza el macho para seducir a la hembra. Este ritual puede ser largo y complejo, además podría estar acompañado de otras señales[XII] en todas las modalidades sensoriales [Ringo, 1996] (etapa 3, Cuadro 2.4).

4. *La cópula* es la etapa en la que finaliza la comunicación química sexual de la PM (etapa 4, Cuadro 2.4).

***Cuadro** 2.4: Descripción del comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano C. pomonella [Castrovillo & Cardé, 1980]. Las imágenes son de elaboración propia*

Comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano *C. pomonella*(L.)		
Etapas	Descripción	Imagen
1. Llamado sexual	La hembra eleva sus alas, enseguida evierte la estructura ovipositora para la liberación de la feromona sexual.	
2. Búsqueda del macho hacia la hembra	El macho vuela realizando movimientos anemotácticos en contra de la dirección del viento, hacia la hembra.	
3. Cortejo	Después que la hembra es localizada por el macho, este aterriza cerca de ella, camina hacia ella y abanica sus alas a 3 cm de ella, luego hace un intento de cópula. Posteriormente, el macho hace contacto con la cabeza de la hembra en algunas ocasiones mientras eleva sus alas. Durante el contacto, el macho curva su abdomen y se mueve a lo largo del cuerpo de la hembra para explorar su abdomen con su ala que simultáneamente vibra a 45°.	
Cópula	Intento de acoplamiento por parte del macho, lo que implica una ubicación paralela al cuerpo de la hembra mientras curva el extremo posterior del abdomen los pelos abdominales se ubican en forma perpendicular al eje de su cuerpo y expone parte de su genitalia	

[XI] La anemotaxis o movimientos anemotácticos son aquellos que realizan algunos insectos en contra del viento hasta encontrar la fuente del estímulo químico [Dijkgraaf, S., 2018].
[XII] Visuales en este caso [Castrovillo & Cardé, 1980]

La información química del comportamiento precopulatorio

El término feromona se deriva del griego *pherein*, "transportar" y *hormón* "estímular". Las feromonas son compuestos químicos que utiliza un organismo para transmitir información a otro u otros de la misma especie [Karlson & Butenandt, 1959]. Tales sustancias se sintetizan dentro del organismo, y se liberan por los conductos externos de las glándulas productoras [Regnier & Law, 1968], luego son transportadas por el viento hasta que un organismo la percibe mediante el *olfato* para evocar en los organismos participantes (emisor y/o receptor) una respuesta ya sea fisiológica o conductual después de la recepción [Romero-López, 2012]. Los mensajes químicos son diversos, pueden generar comportamientos de defensa, alarma, agregación, atracción, elección de sitios de oviposición, apareamiento, reclutamiento, repulsión a los depredadores y parásitos, e incluso de defensa contra microorganismos [Chapman, 1998].

Las feromonas se componen de mezclas únicas de compuestos químicos, y aún cuando dos especies pueden usar los mismos componentes de una misma feromona, la diferencia de las proporciones y propiedades físico-químicas de sus componentes principales y secundario hacen de ellas mensajes únicos, les confiere especificidad [Chapman, 1998, Curkovic & Brunner, 2007], por lo tanto es uno de los mecanismos que evita cualquier posibilidad de atracción cruzada [Chapman, 1998]. Mientras las feromonas son a menudo persistente y rara vez utilizadas por los depredadores [Boake et al., 1996], hay una mejora en las probabilidades de sobrevivencia de la población que las utiliza para comunicarse, de modo que contribuyen al éxito de apareamiento.

Los insectos poseen sistemas quimiosensoriales que les confiere la capacidad de detectar y discriminar diversos productos químicos, así como de responder a estos compuestos mediante receptores de olfato y gusto que puede encontrarse en las antenas [Hallem et al., 2006] (Figura 2.9). A través de estos órganos, distinguen sustancias a cortas y/o largas distancias según la especie. Algunos lepidópteros de hábitos nocturnos *huelen* sustancias químicas a grandes distancias [Greenfield, 1981].

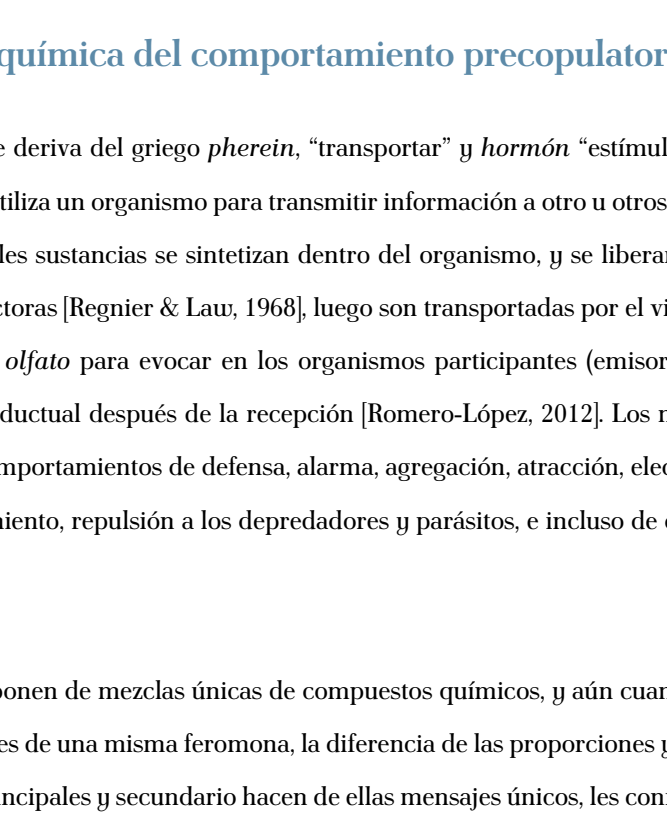


***Figura** 2.9: Órgano olfativo de la polilla de la seda Bombyx mori. (A) antena derecha de una polilla adulta macho. (B) Micrografía electrónica de barrido de la morfología de la antena* [XIII]

[XIII] Sakurai, T., Namiki, S., Kanzaki, R. (2014). Molecular and neural mechanisms of sex pheromone reception and processing in the silkmoth Bombyx mori. [Figura]. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/261764615_Molecular_and_neural_mechanisms_of_sex_pheromone_reception_and_processing_in_the_silkmoth_Bombyx_mori

El rol de *M. domestica* en la comunicación química sexual de *C. pomonella*

La mayoría de las relaciones intra e interespecíficas de los insectos son mediadas por flujos de información química que además de feromonas, pueden incluir otros compuestos volátiles que provienen de otros organismos. Las feromonas se constituyen de mezclas de compuestos químicos, la *codlemona* o **8,10-Dodecadien-1-ol** es el atrayente con la actividad biológica sexual [Roelofs et al., 1971] de la polilla del manzano. Después que la hembra libera la feromona, esta es sinergizada con compuestos volátiles orgánicos (COV) del manzano. El **(E,E)-α-farneseno** y el **(E)-β-farneseno** son los COV del manzano que en conjunto atraen a los machos, mientras que de manera individual no lo hacen [Coracini et al., 2004, Ansebo et al., 2004]. Así, el MQ encargado de "la transmisión de información en diversas formas, como la que señala la ubicación del individuo emisor, su sexo, la especie y su estado fisiológico" [Chapman, 1998] es una mezcla de feromonas y aleloquímicos, es decir, de diversas fuentes que pueden o no ser de la misma especie. En consecuencia, la dinámica en conjunto de estas sustancias asisten las interacciones insecto-insecto y planta-insecto durante la actividad precopulatoria de las polillas adultas del manzano.

Las plantas son elementos activos en el sistema de comunicación de los insectos, no sólo son parte su ambiente, las reconocen como hospederas, sitios de oviposición y además, son utilizadas por estos para regular o mediar la comunicación durante el comportamiento sexual a través de los COV [Landolt & Phillips, 1997]. De los 400 compuestos identificados en el manzano [Forney et al., 2009], el farneseno tiene una actividad importante durante la interacción planta-insecto con su huésped. Las hembras de algunas especies pueden utilizar las señales químicas de las plantas para elegir aquella que sea adecuada para la oviposición y para regular las funciones reproductivas. Es común en la gran mayoría de insectos que las hembras sincronicen sus actividades reproductivas a través de las plantas hospederas, los estímulos químicos vegetales actúan sobre la dinámica de las feromonas sexuales. Las hembras se encuentran en constante interacción con su planta hospedera, incluso pueden posponer la atracción sexual, el cortejo y el apareamiento hasta que los anfitriones adecuados estén disponibles.

En síntesis, la planta hospedera provee alimento [Pszczolkowski et al., 2002] y refugio [Witzgall et al., 2008], mientras que los COV les permiten el reconocimiento de la planta hospedera y el aumento de la capacidad de atracción de las feromonas durante el llamado sexual mediante un proceso de sinergia [Yang et al., 2004]. Por lo tanto, en la dinámica del MQS no sólo participa la hembra, la actividad constante de los COV es necesaria para el establecimiento de la interacción planta-insecto que se realiza a la par de la interacción insecto-insecto del comportamiento precopulatorio de los adultos de la PM. En el transcurso de la dinámica del comportamiento precopulatorio se generan paisajes aromáticos que involucran las interacciones intra e interespecíficas, de manera que el alrededor del sistema de comunicación química, "el hábitat proporciona un fondo de olor y un contexto sensorial que modula las respuestas de los insectos a las feromonas[...], los insectos no responden de manera inflexible a elementos individuales en su paisaje oloroso, sino que integran varios componentes de su entorno" [Conchou et al., 2019].

3 Justificación

La polilla del manzano ha sido notablemente estudiada debido a los estragos que provoca en los cultivos de manzana, pera y membrillo, entre otros [Johnson, 2013]. El aumento de la demanda de alimentación de esta especie, tiene lugar durante la fase larvaria, en gran parte, a causa de el éxito de sus hábitos precopulatorios y reproductivos durante la etapa adulta, tales comportamientos son de particular interés debido al impacto que tienen en la disminución de la producción en los cultivos, la reducción del valor [Falconí, 2013] y la calidad de la cosecha [Nikolic et al., 2018]. El árbol del manzano (*Malus domestica* (Borkh)) es una de sus plantas hospederas, de la cual se considera plaga principal. Se han registrado pérdidas que van de los $510 millones y $557 millones de dólares en Washington, Estados Unidos [Galinato et al., 2018] hasta los $606 millones de dólares en China [Zhu, 2010] debido al comportamiento de plaga de este insecto.

A partir de estas consideraciones, la intención de este proyecto es visualizar la integración de los aspectos biológicos y las interacciones ecológicas implicadas en la comunicación química sexual de la polilla del manzano, desde una perspectiva sistémica, para hacer patente la importancia del estudio de dichas interacciones del sistema, con base en los principios de los sistemas complejos, para plantear desde éste enfoque la posibilidad de arribar en nuevos conocimientos en torno al monitoreo y conservación de las especies involucradas.

Ahora bien, es necesario tener en cuenta que tanto la biología como la ecología se han desarrollado significativamente en sus múltiples áreas, sin embargo, se han visto limitadas ante procesos que deben ser tratados como sistemas integrados. Así surge la necesidad de prestar atención, desde múltiples perspectivas metodológicas a través de la interdisciplina, un objeto o problema de estudio de manera integral, en lugar de descomponerlo en los elementos que lo constituyen bajo la influencia de ópticas especializadas. Este principio es un requisito indispensable para un primer acercamiento a un nuevo esquema de investigación científica que tiene su origen en las primeras ideas del biólogo vienés L. V. Bertalanffy, quien sugirió el enfoque sistémico de los seres vivos. Su teoría conocida como la Teoría General de Sistemas subraya la concepción de que los seres vivos se configuran en entidades sistémicas que deben ser comprendidas a partir de sus interacciones, en lugar de solo recurrir a la especialización disciplinaria. De esta manera, la ciencia se complementa al dejar al reduccionismo la caracterización, descripción y análisis de los elementos del sistema por un lado y, por otro, el estudio de las interacciones entre los elementos a los sistemas complejos. “La ambición del [enfoque de sistemas] consiste en atender a la globalidad, a las interacciones entre los elementos más que a las causalidades, en comprender la complejidad de los sistemas como conjuntos dinámicos con relaciones múltiples y cambiantes.” [Mattelart & Mattelart, 1997].

Si la premisa central de las ciencias de la complejidad es anteponer el estudio de las interacciones de un sistema complejo, es necesario precisar al sistema de interés, así como utilizar y obtener el máximo aprovechamiento de las herramientas propias de la complejidad para facilitar los estudios inter y multidisciplinarios de la dinámica del sistema.

Investigaciones recientes en la física, la química y principalmente la biología han implementado el uso de estas herramientas [García et al., 2016] al igual que en la ecología [Grimm et al., 2005]. Aunque estas dos últimas disciplinas se han diversificado y expandido a un ritmo acelerado, el modelo científico de la complejidad, de reciente creación, no ha conseguido ser adoptado en otras áreas relacionadas con las ciencias de la vida, en particular, la ecología química.

Es necesario recordar que el enfoque reduccionista estableció las bases de la ciencia en general, sin embargo, ha dejado fuera interrogantes que involucran a los conjuntos organizados, que más tarde serían retomadas desde la perspectiva de los sistemas complejos con la intención de reconocer sus cualidades emergentes. Tales propiedades, en particular, las que se relacionan con el ecosistema, como "la estructura de las redes tróficas, las relaciones diversidad-productividad y los patrones de flujo de nutrientes [que] emergen de interacciones entre componentes" [Levin, 1998]. Otros procesos fundamentales, relacionados a la reproducción de algunos organismos, es la comunicación química en el caso de los insectos [Romero-López, 2016], que implica el flujo de materia-energía e información química en los eventos que preceden a la reproducción, es decir, durante el comportamiento precopulatorio de algunos insectos que interactúan entre sí y con otras especies. Si bien estos eventos son relevantes en el ciclo de vida tanto de los insectos como de sus plantas hospederas, estos eventos podrían integrarse a este conjunto de propiedades emergentes.

4 Pregunta de investigación

¿Cuáles son las propiedades que emergen de las interacciones interespecíficas e intraespecíficas mediadas por mensajes químicos durante el comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.)?

Hipótesis

La agregación durante diversas actividades colectivas en insectos sociales implica el proceso de comunicación mediante el intercambio de mensajes químicos, el conjunto de estas actividades se asocia a la emergencia de diversas propiedades complejas como la auto-organización. Desde esta premisa, aun cuando la polilla del manzano *C. pomonella* (L.) es un insecto solitario, posee la capacidad de formar agregados [Leonhardt et al., 2016], por lo tanto, las interacciones mediadas por mensajes químicos en las que esta especie se encuentra involucrada, podrían propiciar la emergencia de patrones complejos durante actividades gregarias como el comportamiento precopulatorio.

Objetivos

Objetivo general

Identificar las propiedades emergentes del sistema de interacciones interespecíficas e intraespecíficas durante la comunicación química sexual de los adultos de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.) en una fase exploratoria.

Objetivos particulares

a) Delimitar al sistema de interacciones conespecíficas e interespecíficas mediadas por sustancias químicas durante el comportamiento sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.).

b) Explorar la dinámica espacio-temporal del sistema de interacciones conespecíficas e interespecíficas mediadas por sustancias químicas durante el comportamiento sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.).

c) Determinar las propiedades emergentes del sistema de interacciones conespecíficas e interespecíficas mediadas por sustancias químicas durante el comportamiento sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.).

5 Materiales y Métodos

Para responder a la pregunta principal, se utilizaron los principios básico de los sistemas complejos que se encuentran en la sección 2.1 y el esquema general de comunicación que implica las relaciones entre *emisor-mensaje-receptor* para crear el contexto sistémico de los aspectos biológicos y ecológicos de las interacciones intraespecíficas (insecto-insecto) e interespecíficas (planta-insecto) durante la comunicación química sexual de la PM. Enseguida se elaboró un modelo computacional basado en agentes y se realizaron experimentos *in silico* que consistieron en el barrido del parámetro de densidad de PDM para explorar y determinar las propiedades emergentes del sistema de interés.

Para el objetivo a) se hizo la revisión exhaustiva de la literatura para la creación del contexto del sistema de la comunicación química sexual de *Cydia pomonella* (L.), la propuesta se encuentra en la sección 5.1. Se identificaron los elementos que interactúan en el esquema general de comunicación *emisor-mensaje-receptor* que se ilustra en la Figura 6.1), así como las sustancias químicas que participan, denominadas *mensajes químicos sexuales* (descritas en las secciones 2.9 y 2.10), de acuerdo con el esquema general de comunicación, en el que se representa el flujo de este tipo de información que se ilustra en la Figura 6.2. Posterior a la delimitación del sistema se establecieron las reglas de interacción a partir de: 1) la construcción del etograma, 2) la definición de los movimientos de las polillas adultas, 3) los supuestos del modelo (Cuadro 5.1), 4) del etograma descrito en el Cuadro 2.4) y 5) de la identificación de las relaciones internas del sistema. Las reglas que se utilizaron para definir los modos de interacción insecto-insecto y planta-insecto se encuentran en la sección 6.1.

Para el objetivo b), se utilizó el modelo computacional basado en agentes del sistema de interacciones insecto-insecto y planta-insecto que intervienen en la comunicación química sexual de la PM. El diseño del modelo se realizó a partir de la revisión exhaustiva de la literatura (Cuadro 2.3) y el software NetLogo versión 6.3.0.

La construcción del modelo se detalla en el anexo B y los parámetros utilizados se pueden consultar en el Cuadro B.4. La interfase del modelo se muestra en la Figura 5.1, a la izquierda se encuentran los parámetros utilizados para el diseño del modelo y a la derecha el mundo virtual en el que se lleva a cabo la dinámica espacio-temporal del sistema de interés.

Para la exploración de la dinámica espacio-temporal del sistema se establecieron las condiciones iniciales que se observan en el Cuadro B.4 y se hizo el barrido del parámetro de densidad de PDM, el cual consistió en la selección de 33 valores para la definición de escenarios, que comprenden el rango entre [0,001 - 0,95] ($n = 33$) de ind/u^2. Por cada punto del parámetro de DPM, se hicieron 30 repeticiones para la obtención de valores promedio. Por cada escenario o densidad de PDM, se realizaron las descripciones estadísticas del conjunto de parámetros poblacionales del sistema: la densidad de hembras, la densidad de machos, la densidad de huevos, la densidad de migraciones de hembras y la cantidad de frutos del manzano, que se encuentran en los Cuadros de la sección 6.5 de los resultados.

Para la determinación de las propiedades emergentes (objetivo c), se utilizó la versión 4.3.0 de Rstudio y se elaboró el análisis de varianza (ANOVA) para llevar a cabo la comparación de las medias de las densidad de cada conjunto de parámetros y se utilizaron las imágenes del mundo de la interfase del modelo para la descripción de la dinámica espacial.

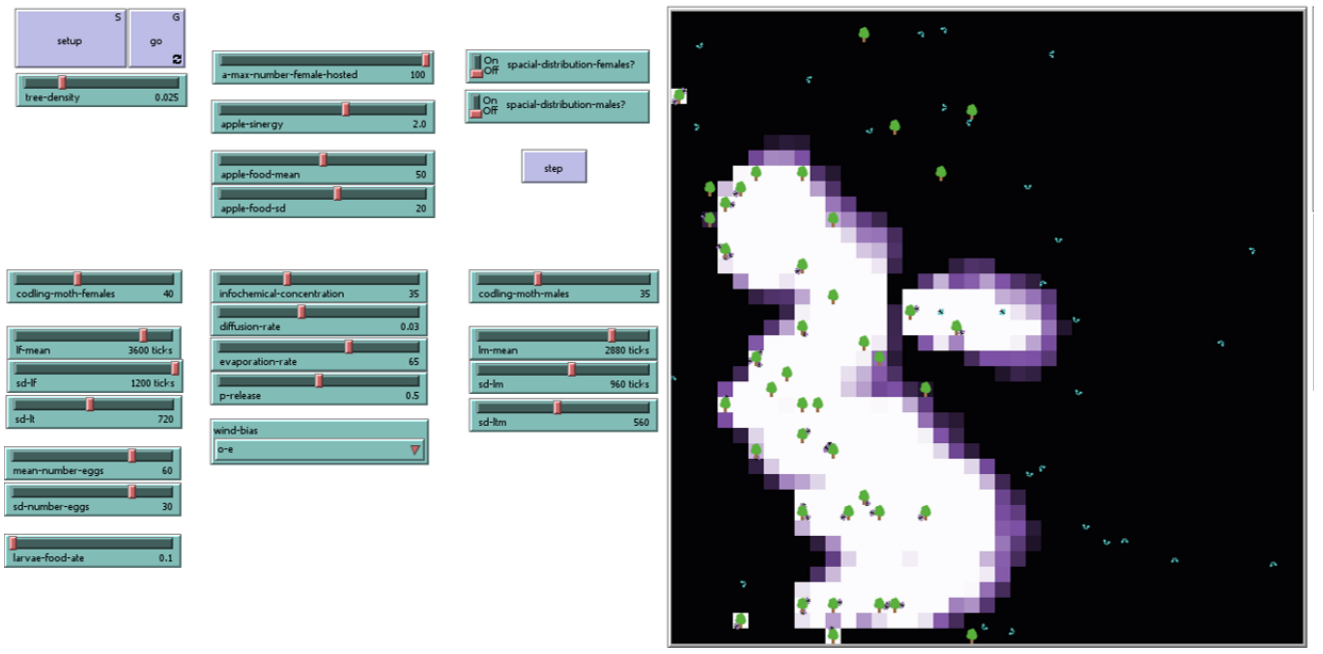


Figura *5.1: Representación virtual de las interacciones conespecíficas e interespecíficas de la PM*

Cuadro *5.1: Supuestos para la construcción del modelo basado en agentes del sistema de comunicación química sexual de la PM C. pomonella (L.)*

Supuestos

No.	Descripción
1	Todas las hembras poseen la capacidad de realizar el llamado sexual al inicio de la vida adulta.
2	Todas las hembras que culminan en la fase de la cópula pasan del estado de *hembras vírgenes* al estado de *hembras apareadas y grávidas*, por lo tanto, todas las hembras grávidas ovipositan en la planta hospedera.
3	Todos los huevos son fértiles, por lo tanto, todos dan origen a una polilla adulta.
4	Todas las plantas del manzano tienen alimento disponible limitado de acuerdo con las condiciones iniciales del modelo (Cuadro B.4).
5	Todas las plantas del manzano emiten COV de manera constante.

Reglas de interacción del sistema

De acuerdo con la sugerencia de [Abdou et al., 2012], las reglas de comportamiento para el modelo de la comunicación química de la PM son:

- Regla 1. **SI** una polilla adulta es hembra y libera feromonas sexuales, ENTONCES el llamado sexual inicia.
- Regla 2. **SI** hay plantas hospederas cerca de la hembra durante el llamado sexual, se sinergiza la feromona sexual, ENTONCES se crea el MQS.
- Regla 3. **SI** hay MQS en el ambiente de la PM, ENTONCES los machos son atraídos por las hembras.
- Regla 4. **SI** el macho es atraído por el MQS, ENTONCES la hembra llevará a cabo la selección sexual.
- Regla 5. **SI** los machos son elegidos por las hembras durante el cortejo, ENTONCES las hembras copularán con los machos.
- Regla 6. **SI** las hembras copularon con los machos, ENTONCES las hembras grávidas ovipositarán en la planta hospedera.

***Cuadro** 5.2: Condiciones iniciales del modelo basado en agentes del sistema de CQS de la polilla del manzano C. pomonella.*

Ajuste de los parámetros del Modelo Basado en Agentes del sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano *C. pomonella*

Parámetro	condiciones iniciales	Unidades y equivalencias	Estadísticos
Polillas			
machos	35 individuos	35 individuos	N
hembras	35 individuos	35 individuos	N
vida media de los machos	2880 ut	12 días	μ
vida media de las hembras	3600 ut	15 días	μ
desviación estandar de la vida media de los machos	960 ut	$\pm$4 días	σ
desviación estandar de la vida media de las hembras	1200 ut	$\pm$5 días	σ
cantidad promedio de huevos	60 u	cantidad de huevos/hembra	μ
desviación estandar del promedio de huevos	$\pm$ 30 u	cantidad de huevos/hembra	σ
Mensaje químico sexual			
concentración de la feromona sexual	35 u / 240 ut	35 u /4 horas	-
tasa de difusión	0.03 / 240 ut	0.30 u /4 horas	-
tasa de evaporación	65 u	65 u / 4 horas	-
probabilidad de liberación del mensaje químico sexual	0.5	0.5	-
sinergia	2	Número de veces que aumenta la concentración de la feromona sexual por cada hembra	-
Plantas del manzano			
densidad de plantas del manzano	baja	0.001, 0.0015, 0.005, 0.007, 0.009, 0.01, 0.013, 0.015, 0.016, 0.019	-
	media	0.02, 0.022, 0.025, 0.027, 0.028, 0.03, 0.031, 0.033, 0.034, 0.035, 0.037, 0.039	N/S
	alta	0.04, 0.045, 0.05, 0.055, 0.06, 0.065, 0.07, 0.08, 0.085, 0.09, 0.095	-
cantidad máxima de hembras que alberga una planta del manzano	100 u	hembras/planta	-
cantidad media de alimento (manzanas)	50 u	manzanas / planta	-
Larvas			
cantidad promedio de alimento que consumen las larvas	0.1 u	manzanas / larva	-

6 Resultados y Discusión

De acuerdo con el primer objetivo, el esquema que delimita al sistema de interacciones conespecíficas e interespecíficas mediadas por sustancias químicas durante el comportamiento sexual de la PM se muestra a en las secciones 6.2 y 6.3.

La propuesta del modelo de la dinámica de la comunicación química sexual de *C. pomonella*

La regla de interacción del sistema

La comunicación es un proceso que se define como "las interacciones mediadas por signos y gobernadas por reglas, es decir, interacciones que dependen de un repertorio compartido de signos y reglas". En este sistema, las relaciones entre los adultos de la PM y de los mismos con la planta del manzano se llevan a cabo si y solo si hay flujo de información química entre organismos emisores y/o receptores con el fin de identificar la relación de costo-beneficio [Dicke & Sabelis, 1988] en los organismos involucrados. Por consiguiente, la dinámica del flujo de información durante la comunicación química sexual del comportamiento precopulatorio de la PM se traslada al esquema básico de comunicación *emisor-mensaje-receptor*.

Modelo de comunicación química

El comportamiento precopulatorio de la PM tiene lugar si hay un proceso de comunicación en el que se identifican tres elementos: el organismo que se encarga de transmitir o emitir información, el organismo que recibe la información y la información misma. En la Figura 6.1 los organismos emisores (sección A) son la hembra de la PM y la planta del manzano, cada una emite un compuesto químico diferente, la PM produce la feromona sexual durante el comportamiento precopulatorio, mientras que la planta del manzano libera COV. El mensaje está conformado por los dos compuestos químicos que liberan la PM y la planta del manzano en conjunto, sin embargo, cabe señalar que tanto la feromona sexual de la PM como los COV de la planta del manzano son variados y se componen de otras sustancias químicas, en la sección B se han representado la codlemona de la feromona sexual de la PM y el β-farneseno como el COV de la planta del manzano debido a que son las sustancias con la actividad biológica que configuran el MQS, y es de esta manera que se representa la interacción planta-insecto durante el comportamiento sexual de la PM. En cuanto a la recepción de mensajes químicos, la hembra y el macho de la PM figuran en el rol de receptores, por un lado, la hembra recibe el COV de la planta del manzano que sinergiza la feromona sexual, por el otro, el macho recibe el MQS (sección C).

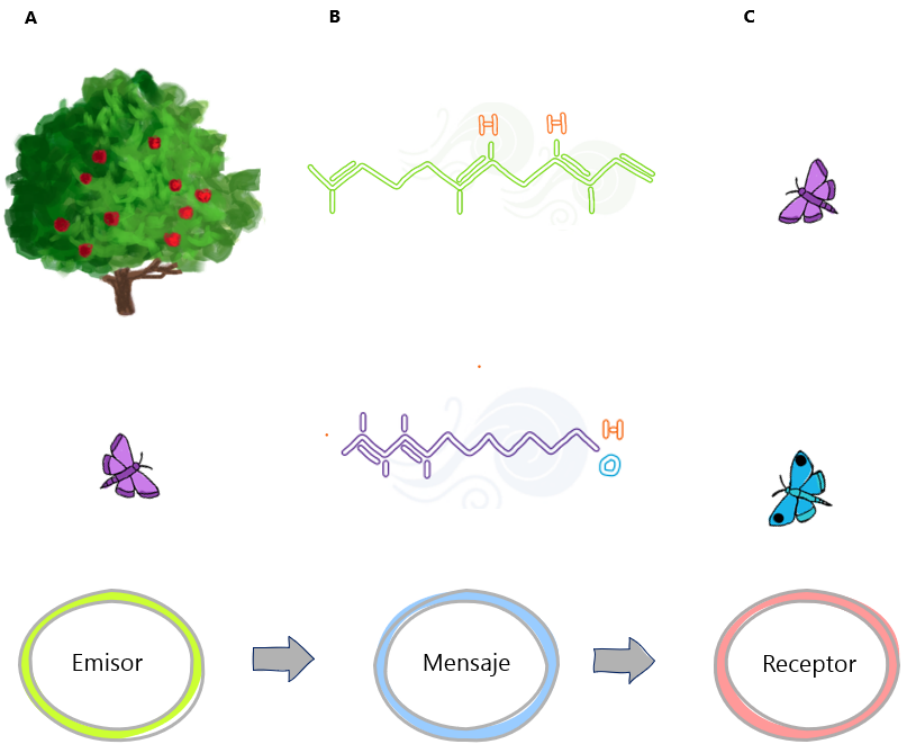


***Figura** 6.1: Modelo propuesto de la comunicación química sexual (CQS) del comportamiento precopulatorio (CP) de C. pomonella, (A) Organismos emisores (Planta del manzano y la hembra de la polilla del manzano). (B) Mensajes químicos: COV (compuesto orgánico volátil sinergizante) y la feromona sexual que en conjunto conforman el mensaje químico sexual (MQS).(C) Organismos receptores (hembra y macho de la polilla del manzano).*

Bucles de retroalimentación en el sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano

Dos bucles de retroalimentación se distinguen en este proceso: A) El bucle de retroalimentación positiva generado por la amplificación de la feromona dada por el COV del manzano y b) El bucle de retroalimentación negativa posterior a la recepción del MQS (Figura 6.2). Después que el macho localiza a la hembra, se genera un intercambio en los roles de emisión-recepción, el macho evoca una respuesta conductual en la hembra a través del cortejo, en este último, las hembras pueden ser inicialmente reacias a aparearse cuando los machos se acercan [Ringo, 1996], esto indica que la hembra receptora "evalúa" la calidad del macho que la corteja, en esta misma fase la hembra realiza un proceso de selección sexual, y si las condiciones son "óptimas", culmina en la cópula.

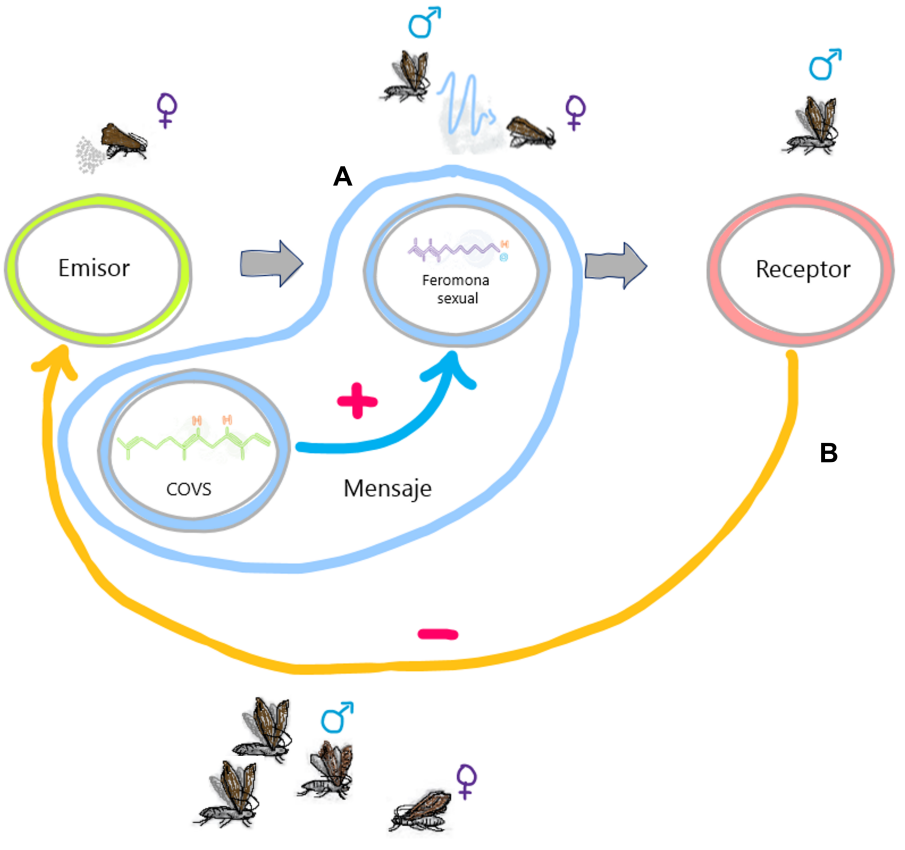


***Figura** 6.2: Esquema de la comunicación química sexual (emisor-mensaje-receptor) del comportamiento precopulatorio de C. pomonella, A) Retroalimentación positiva, B) Retroalimentación negativa*

El sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano

El sistema en contexto se resume en la Figura 6.3, cuya representación corresponden a la comunicación química sexual de (*C. pomonella*) y la numeración corresponde a: 1) la planta hospedera (*M. domestica*) que emite COV de manera constante, 2) en el momento en el que la hembra realiza el llamado sexual los COV de la planta del manzano interaccionan con la feromona sexual de la hembra. A la interacción de estas sustancias se le denomina mensaje químico sexual (MQS) 3) el MQS que atrae al macho hacia la fuente emisora (hembra) y 4) el comienzo de la búsqueda del macho hacia la hembra. Es importante mencionar que tal y como lo sugirió [Camazine et al., 2001]: "los componentes del sistema no necesariamente tienen que interactuar directamente, los individuos pueden interactuar indirectamente si el comportamiento de un individuo modifica el entorno y, por lo tanto, afecta el comportamiento de otros individuos". En este sistema, la hembra adulta modifica su ambiente durante el llamado sexual, al compartir el entorno con sus congéneres machos, asimismo, los machos, modifican su comportamiento ante estas nuevas condiciones ambientales, durante la búsqueda de la fuente emisora del MQS.

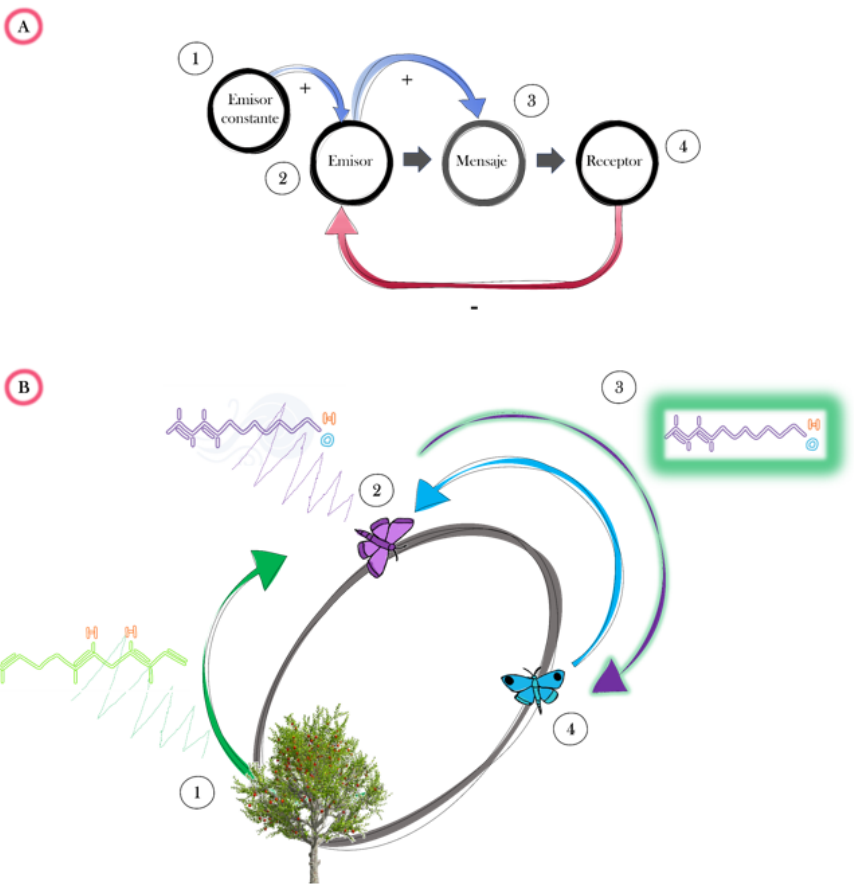


***Figura** 6.3: A. Esquema básico de comunicación y B. Sistema de la comunicación química sexual (CQS) de la polilla del manzano C. pomonella*

La representación del ambiente en el que habita la polilla del manzano

La simulación de las condiciones ambientales en las que se lleva a cabo la comunicación química sexual de la PM se determinó a partir de la representación de las PDM que se encuentran en los monocultivos (Figura 6.4). El resultado de la representación virtual se muestra en el parámetro de densidad de plantas del manzano, del cual se eligieron 33 valores, que corresponden a las diferentes densidades de PDM (Figura 6.5).



***Figura** 6.4: Monocultivos de plantas del manzano*

Las reglas de interacción

La identificación de las reglas de comportamiento que rigen las interacciones y la comunicación entre los individuos es un enfoque prometedor para comprender el surgimiento de patrones espacio-temporales en grupos de animales [Jeanson et al., 2005]. Respecto a los trabajos anteriores, en los cuales se implementaron modelos basados en agentes para simular el comportamiento de insectos [Solé et al., 1993b, Miramontes, 2000, Wilensky & Rand, 2015, Rebaudo & Dangles, 2013, Lustig et al., 2019, Sullivan et al., 2018, Rebaudo et al., 2011], han demostrado su utilidad para la descripción de las propiedades emergentes a partir del comportamiento y las actividades que desempeñan los insectos, sin embargo, no se aclara ni la delimitación del sistema de estudio, ni las reglas de interacción entre sus elementos. Este trabajo es el primero en el que: 1) se considera el contexto de los sistemas complejos para delimitar al sistema de interés (Figura 6.1), 2) se hacen explícitos los supuestos del modelo computacional que representa al sistema en cuestión (Cuadro 5.1) y 3) las reglas que definen las interacciones (sección 5.1) intra e interespecíficas.

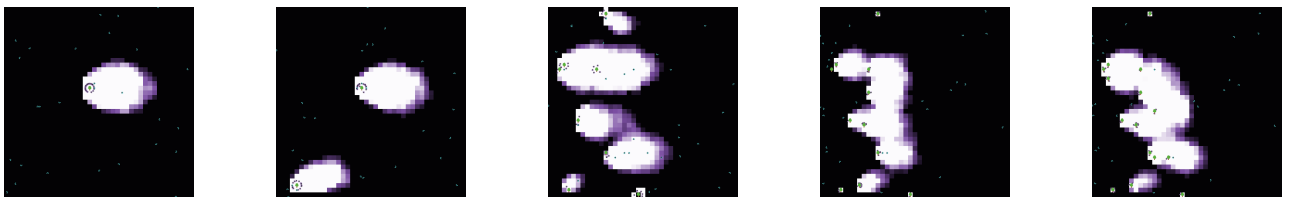
Exploración de la dinámica espacio-temporal del sistema

Los resultados del barrido del parámetro de la densidad de PDM se expresaron en el efecto que esta tiene en los parámetros que corresponden a la polilla del manzano: hembras (Cuadro 6.1), machos (Cuadro 6.2), huevos (Cuadro 6.3) y hembras migratorias (Cuadro 6.4).

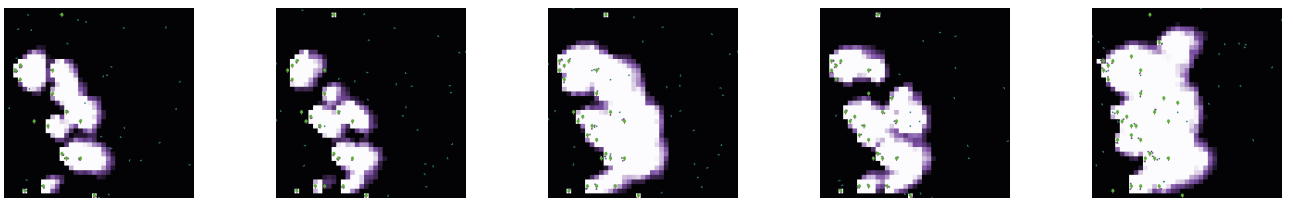
El valor mínimo de la densidad media de hembras es de $0{,}0680 \pm 0{,}0872$ a una densidad de $0{,}01$ de PDM, mientras que la densidad media máxima de hembras es de $0{,}3214 \pm 0{,}5071$ a una densidad de $0{,}065$ de PDM.

El valor mínimo de la densidad media de machos es de $0{,}07489 \pm 0{,}0942$ a una densidad de $0{,}01$ de PDM, mientras que la densidad media máxima de machos es de $0{,}3398 \pm 0{,}5340$ a una densidad de $0{,}065$ de PDM.

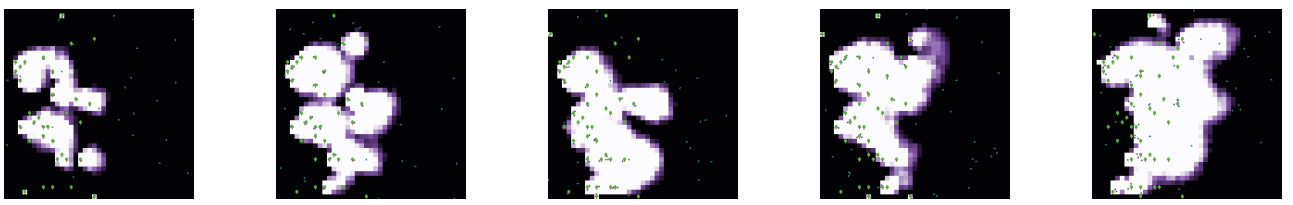
El valor mínimo de la densidad media de huevos es de $7{,}9533 \pm 24{,}3445$ a una densidad de $0{,}005$ de PDM, mientras que la densidad media máxima de huevos es de $492{,}5995 \pm 793{,}9872$ a una densidad de $0{,}055$ de PDM.



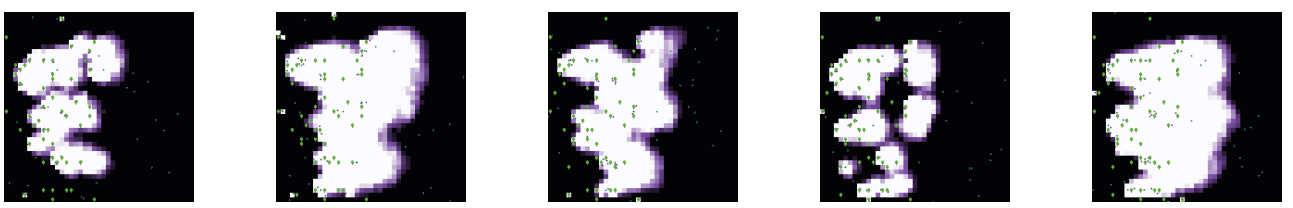
(a) 0.001 (b) 0.0015 (c) 0.005 (d) 0.007 (e) 0.009



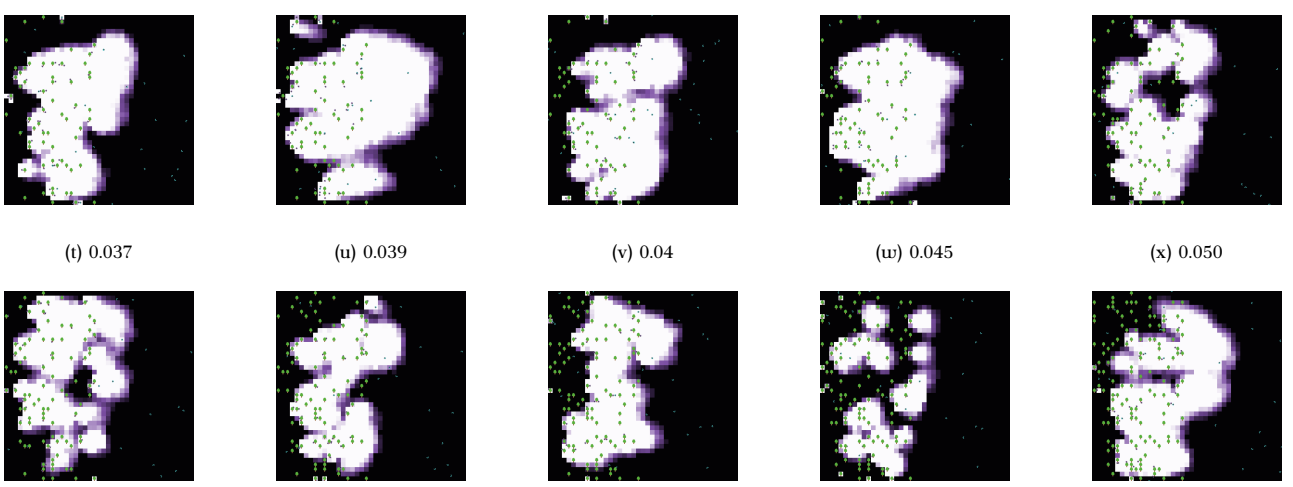
(f) 0.01 (g) 0.013 (h) 0.015 (i) 0.016 (j) 0.019



(k) 0.02 (l) 0.022 (m) 0.025 (n) 0.027 (ñ) 0.028

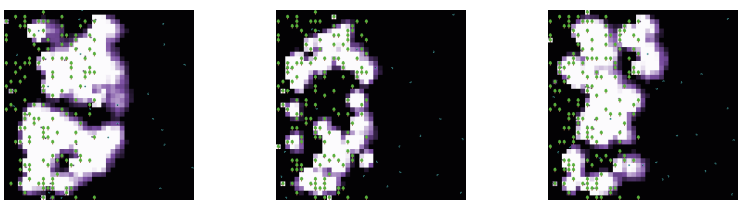


(o) 0.03 (p) 0.031 (q) 0.033 (r) 0.034 (s) 0.035



(t) 0.037 (u) 0.039 (v) 0.04 (w) 0.045 (x) 0.050

(y) 0.055 (z) 0.06 () 0.065 () 0.07 () 0.08



() 0.085 () 0.09 () 0.095

***Figura** 6.5: Arreglo espacial de las distintas densidades de plantas del manzano (ind/u^2)*

Cuadro 6.1: Parámetros poblacionales de las hembras C. pomonella.

Densidad de plantas del manzano (ind/u^2)	Media μ	Desviación estándar $\pm$	Varianza σ
0,001	0,1815	0,2178	0,0474
0,0015	0,1812	0,257	0,0661
0,005	0,1004	0,1467	0,0215
0,007	0,1027	0,1413	0,02
0,009	0,23	0,3274	0,1072
0,01	0,068	0,0873	0,0076
0,013	0,1699	0,2436	0,0593
0,015	0,1409	0,202	0,0408
0,016	0,1662	0,2431	0,0591
0,019	0,1597	0,2473	0,0611
0,02	0,1139	0,1617	0,0261
0,022	0,1641	0,2552	0,0651
0,025	0,1804	0,2467	0,0609
0,27	0,2096	0,2924	0,0855
0,28	0,171	0,273	0,0746
0,03	0,2336	0,3174	0,1007
0,031	0,1576	0,2492	0,0621
0,033	0,1563	0,2952	0,0872
0,34	0,2138	0,2598	0,0675
0,035	0,1306	0,2289	0,0524
0,037	0,2394	0,3047	0,0928
0,039	0,2134	0,3112	0,0968
0,04	0,1785	0,2772	0,0768
0,045	0,1863	0,2586	0,0669
0,05	0,2782	0,3929	0,073
0,055	0,2856	0,4267	0,182
0,06	0,2542	0,3683	0,1356
0,065	0,3214	0,5071	0,2572
0,07	0,201	0,294	0,0865
0,08	0,2912	0,4389	0,1926
0,085	0,2489	0,3723	0,1386
0,09	0,224	0,3392	0,1151
0,095	0,2243	0,3383	0,1145

***Cuadro** 6.2: Parámetros poblacionales de los machos C. pomonella.*

Densidad de plantas del manzano (ind/u^2)	Media μ	Desviación estándar $\pm$	Varianza σ
0,001	0,1861	0,2185	0,0477
0,0015	0,1825	0,2512	0,0631
0,005	0,0999	0,1462	0,0214
0,007	0,1198	0,1666	0,0277
0,009	0,2369	0,3321	0,1103
0,01	0,0749	0,0942	0,0089
0,013	0,1767	0,2495	0,0623
0,015	0,1428	0,2052	0,0421
0,016	0,1687	0,244	0,0595
0,019	0,1619	0,2481	0,0615
0,02	0,1232	0,1724	0,0297
0,022	0,1675	0,2553	0,0652
0,025	0,1913	0,2567	0,0659
0,27	0,2078	0,2903	0,0843
0,28	0,1724	0,2726	0,0743
0,03	0,2411	0,3234	0,1046
0,031	0,1581	0,2477	0,0614
0,033	0,1578	0,295	0,087
0,34	0,2179	0,2592	0,0672
0,035	0,1353	0,229	0,0524
0,037	0,2422	0,3062	0,0938
0,039	0,2192	0,3188	0,1016
0,04	0,1969	0,2869	0,0823
0,045	0,1916	0,2768	0,0766
0,05	0,277	0,3786	0,077
0,055	0,2984	0,4397	0,1933
0,06	0,2696	0,3877	0,1503
0,065	0,3399	0,534	0,2852
0,07	0,2158	0,3024	0,0915
0,08	0,3228	0,4836	0,2339
0,085	0,244	0,3689	0,1361
0,09	0,263	0,3566	0,1271
0,095	0,2589	0,3534	0,1249

***Cuadro** 6.3: Parámetros poblacionales de los huevos de C. pomonella.*

Densidad de plantas del manzano (ind/u^2)	Media μ	Desviación estándar $\pm$	Varianza σ
0,001	122,0591	239,5252	57372,3084
0,0015	130,4974	249,0381	62019,9647
0,005	7,9534	24,3446	592,658
0,007	34,4107	71,6041	5127,1455
0,009	187,0642	333,5093	111228,437
0,01	39,7034	56,0629	3143,0494
0,013	93,9909	164,9861	27220,4037
0,015	73,9605	111,8241	12504,6258
0,016	95,7972	172,7529	29843,5652
0,019	121,0639	233,1098	54340,1955
0,02	145,9091	218,9332	47931,7369
0,022	125,8976	241,3918	58270,0024
0,025	201,4805	295,8033	87499,6128
0,27	172,6283	327,7319	107408,182
0,28	133,462	277,0102	76734,6643
0,03	284,8651	428,2963	183437,687
0,031	127,5793	260,1288	67666,9767
0,033	117,6531	302,2896	91378,9742
0,34	166,0085	265,3645	70418,3395
0,035	144,045	320,4471	102686,3383
0,037	157,3929	284,7204	81065,7292
0,039	173,045	316,5672	100214,7765
0,04	202,6017	388,8131	151175,6099
0,045	206,6786	361,5212	130697,5573
0,05	401,5348	744,115	1,6625
0,055	492,5995	793,9872	630415,6962
0,06	443,3698	713,8862	509633,5602
0,065	484,0181	868,8727	754939,8282
0,07	295,4904	562,187	316054,239
0,08	464,469	837,4308	701290,2783
0,085	431,9814	832,1653	692499,0812
0,09	300,343	580,4815	336958,7206
0,095	302,1911	581,5657	338218,6789

***Cuadro** 6.4: Parámetros poblacionales de las hembras migratorias de C. pomonella.*

Densidad de plantas del manzano (ind/u^2)	Media μ	Desviación estándar $\pm$	Varianza σ
0,001	0	0	0
0,0015	0	0	0
0,005	0,0712	0,0972	0,0094
0,007	0,0468	0,0773	0,006
0,009	0	0	0
0,01	0	0	0
0,013	0,0056	0,0189	0,0004
0,015	0	0	0
0,016	0	0	0
0,019	0	0	0
0,02	0	0	0
0,022	0,0028	0,0142	0,0002
0,025	0	0	0
0,27	0	0	0
0,28	0	0	0
0,03	0	0	0
0,031	0	0	0
0,033	0	0	0
0,34	0	0	0
0,035	0	0	0
0,037	0	0	0
0,039	0	0	0
0,04	0,0215	0,0253	0,0006
0,045	0	0	0
0,05	0	0	0
0,055	0	0	0
0,06	0	0	0
0,065	0	0	0
0,07	0	0	0
0,08	0	0	0
0,085	0	0	0
0,09	0,0505	0,0613	0,0038
0,095	0,0503	0,0613	0,0038

De las 33 densidades de PDM que se eligieron como el parámetro de exploración en este sistema, en casi la quinta

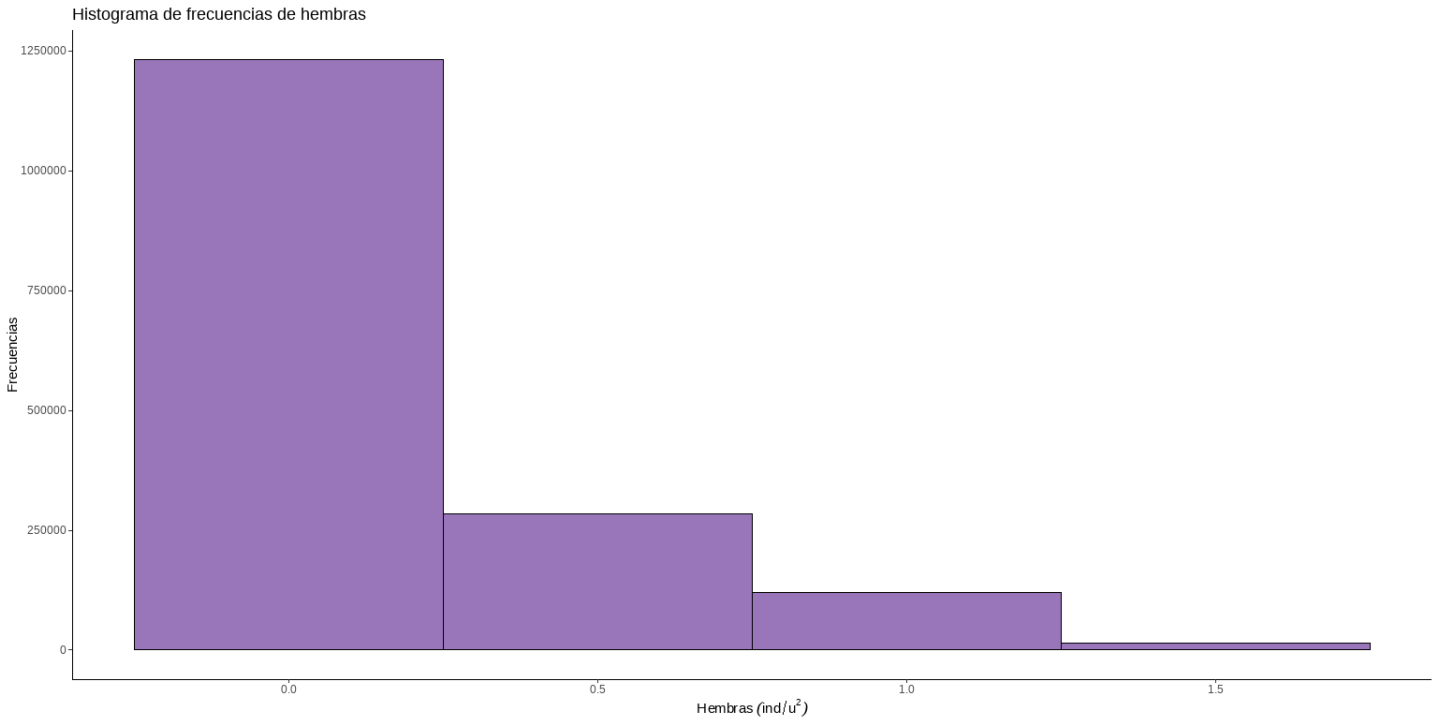
parte (21,21 %) las hembras migraron, sin mostrar un patrón claro en relación con las distintas densidad de PDM. El 21,21 % migraron en condiciones de bajas densidades de PDM (0,005, 0,007 y 0,013), en una de las densidades medias (0,022) y en el 27 % de las densidades altas (0,04, 0,09, y 0,095) de DPM, en el resto no se presentaron eventos de migración.

La densidad media máxima de hembras migratorias es de 0,0712 ±0,0971 y se presentó en una de las densidades más bajas de PDM (0,005), y la densidad media mínima 0,0027 ±0,0142 en una de las densidades medias (0,022) de PDM. De acuerdo con estos resultados, no hay tendencias en las migraciones de hembras, por lo que el modelo en este caso es contraintuitivo, es decir, las migraciones tienen un comportamiento no lineal en la dinámica temporal del modelo. Aunque las poblaciones de polillas son densodependientes del manzano, la distribución espacial tanto de hembras como de plantas hospederas en conjunto con el estado de gravidez de las polillas adultas hembras y/o que estas se encuentre a punto de completar su ciclo de vida, además de las condiciones de escasez de alimento y falta de sitios de oviposición, los cuales son proporcionados por la planta hospedera, son condiciones de los organismos en interacción que se deben considerar en la emergencia de las migraciones como una propiedad del sistema de interacciones conespecíficas e interespecíficas mediadas por mensajes químicos durante el comportamiento sexual de la PM. El vuelo corto se relaciona de manera general con la búsqueda de sitios de oviposición y/o diapausa como es el caso de la PM en este modelo. Por otro lado, las distancias largas conducen a la exploración de nuevos hábitats con condiciones similares tal y como ocurrió en la dinámica espaciotemporal de este sistema. La migración es un evento peculiar que involucra el desplazamiento de los insectos voladores, solo una parte de la población residente migra, y esa proporción puede cambiar con diferentes señales ambientales, o durante períodos largos, con diferentes presiones de selección. En efecto, la capacidad de migrar puede ser conveniente para la especie cuando se trata de evitar condiciones ambientales adversas [Rankin & Burchsted, 1992], en este estudio, las polillas se enfrentaron a la escases de alimento y la falta de sitios de oviposición que además, fueron situaciones determinantes de la capacidad de alojamiento de la planta hospedera. Las migraciones también permiten la exploración de otros parches de condiciones similares, incluso, aquellos individuos que migran pueden dar origen a varias generaciones [Rankin & Burchsted, 1992]. Durante la exploración de este sistema se observó la colonización de nuevas parcelas con condiciones similares a las que habían habitado las polillas adultas, como se muestra en la Figura 6.11. Si bien, estos resultados son consistentes con investigaciones previas referentes a la migración de insectos en general, y aunque entre los resultados de la exploración del modelo computacional de este sistema se identifica la migración por parte de las hembras como una propiedad emergente, se requiere de una revisión crítica de otros estudios para ahondar en los procesos y condiciones que propician las migraciones en la PM.

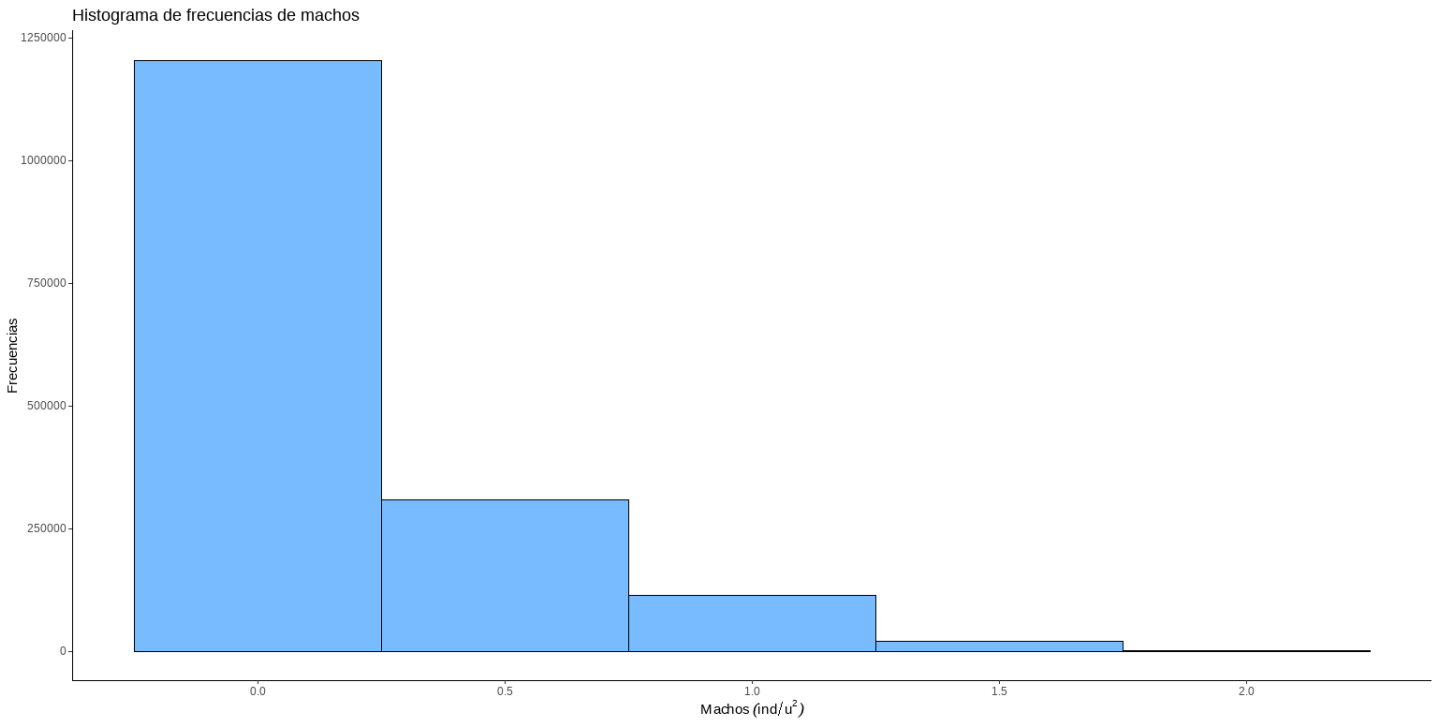
Estructura de la población de la polilla del manzano

Las distribuciones de las poblaciones de hembras, machos y huevos se muestran en la Figura 6.6, todos los datos son de distribución con asimetría positiva, en todos los casos las densidades de poblaciones más bajas son las más frecuentes, mientras que las densidades más altas se mantuvieron en las frecuencias más bajas.

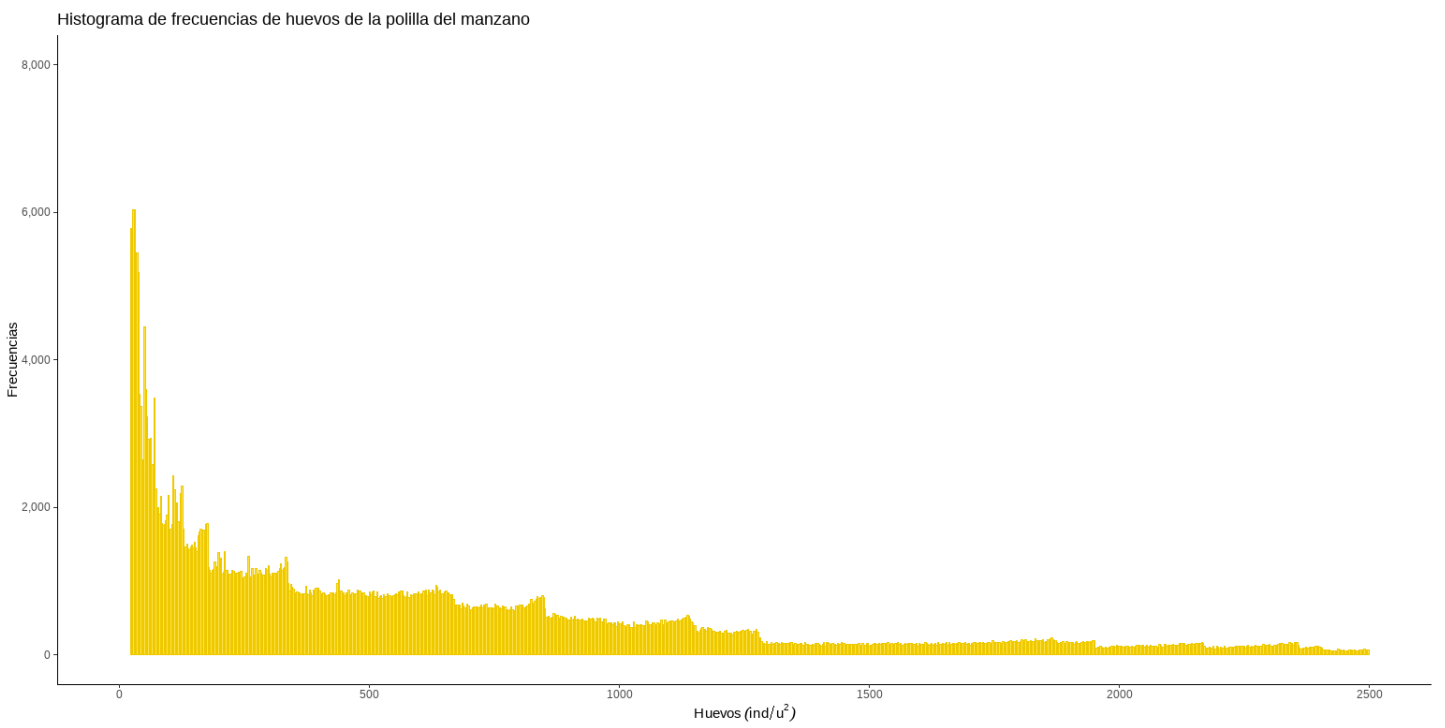
En todos los experimentos (n = 33) las poblaciones de hembras, machos y huevos crecen de manera exponencial, tal y como se ilustra en la Figura 6.7.



(a) Hembras

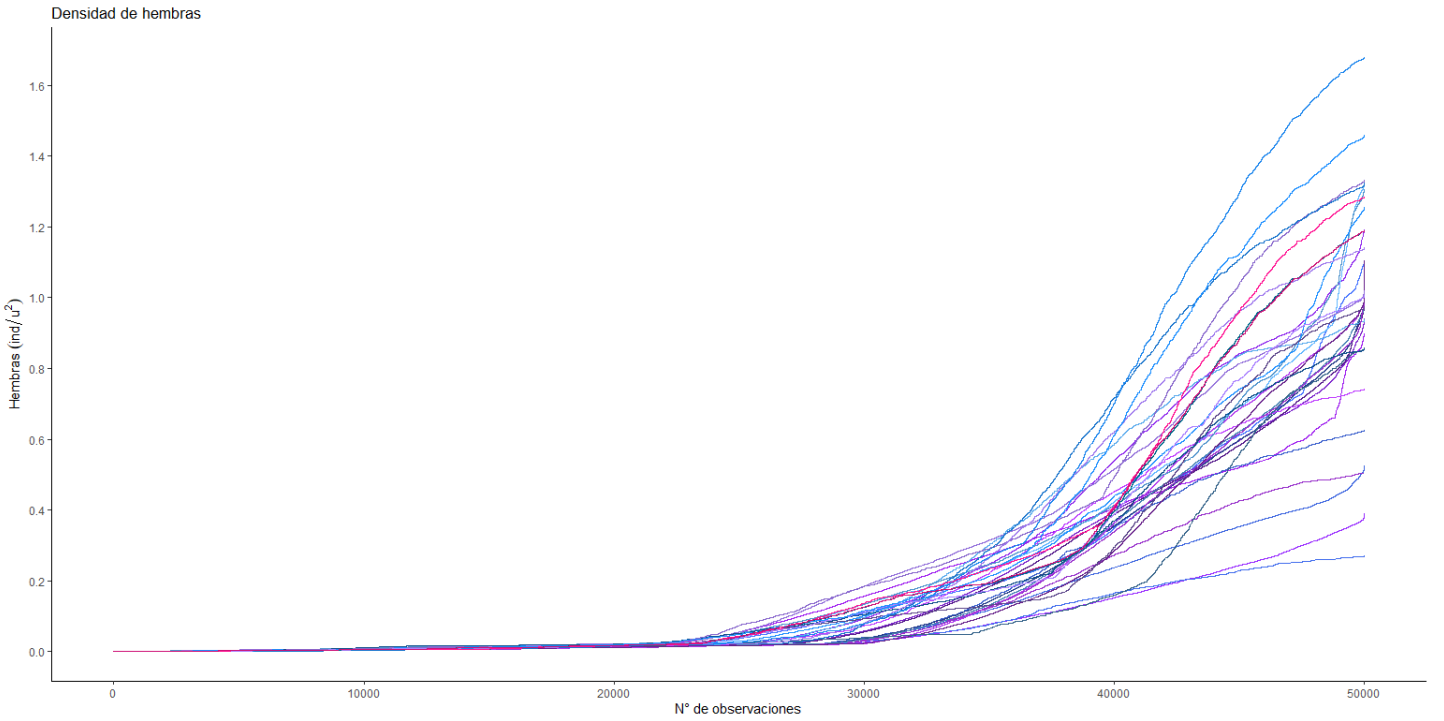


(b) Machos

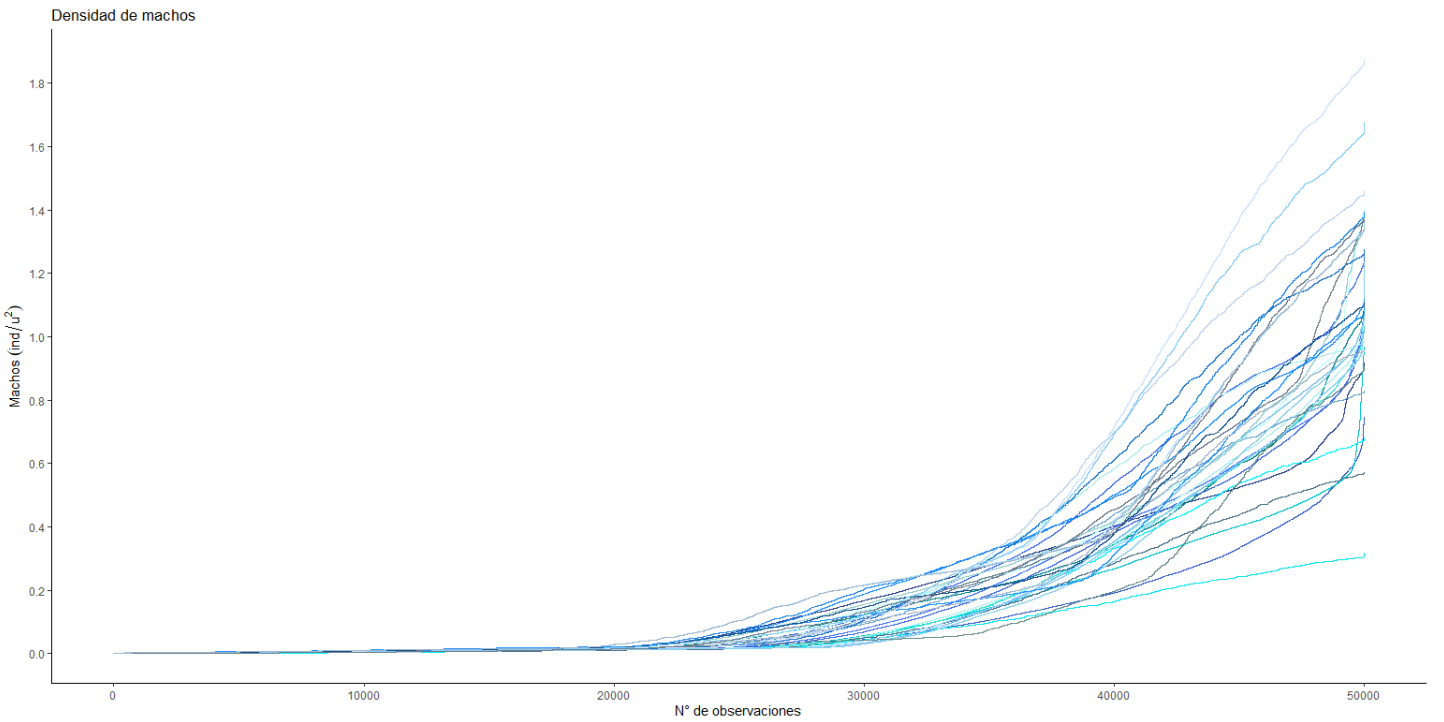


(c) Huevos

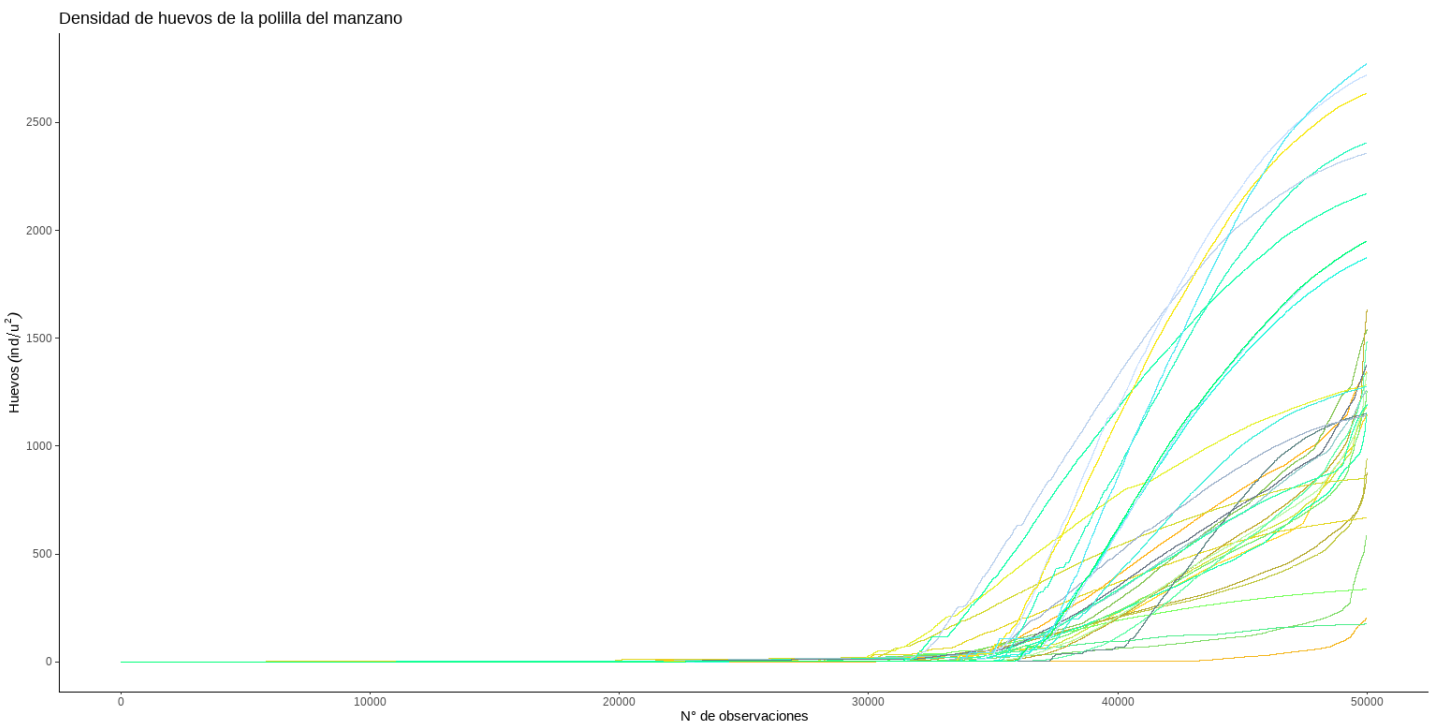
***Figura** 6.6: Distribución de las poblaciones de hembras, machos y huevos de la polilla del manzano*



(a) Hembras



(b) Machos



(c) Huevos

***Figura** 6.7: Comportamiento de las densidades de hembras, machos y huevos de la polilla del manzano*

La estructura de las poblaciones de polillas adultas, huevos y hembras migratorias fue significativamente distinta ($p < 0{,}001$), tal y como se muestra en el Cuadro 6.5. Estas diferencias indican que a través del barrido del parámetro de densidad de PDM es posible representar escenarios distintos que se reflejan no sólo por el cambio en las densidades de PDM, tales escenarios incluyen diversas estructuras de las poblaciones de las polillas del manzano, y por tanto las poblaciones de *C. pomonella* son emergentes bajo las condiciones ya mencionadas. Los sistemas autoorganizados o autopoiésicos también están sujetos a cambios continuos, así se menciona en "La Teoría de Santiago" planteada por H. Maturana y F. Varela en los años 70, la cual propone que los sistemas autopoiésicos están sujetos a cambios continuos dentro de su propia estructura y a la par no deja de conservarse el patrón organizativo del sistema [Capra, 2002].

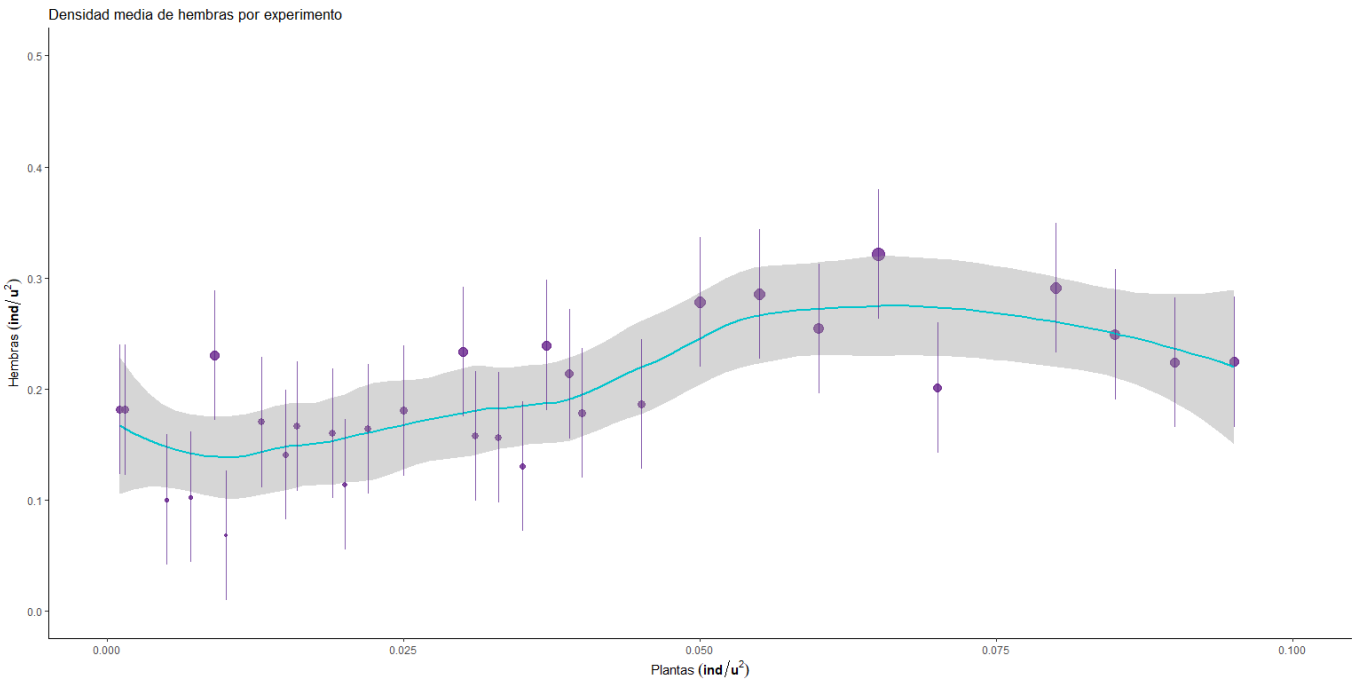
***Cuadro** 6.5: El efecto de la densidad de las plantas del manzano en la estructura poblacional de C. pomonella*

Densidad media (ind/$u\hat{}2$)	Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media cuadrática	F value	F
Hembras	Tratamientos	5830	32	182.19	2093.77	$< 0{,}001$
-	Error	143570	1649967	0.09	-	-
Machos	Tratamientos	6207	32	193.97	2104.16	$< 0{,}001$
-	Error	152102	1649967	0.09	-	-
Huevos	Tratamientos	2.94	32	920001855	4651.46	$< 0{,}001$
-	Error	3.26	1649967	197788	-	-
Hembras migratorias	Tratamientos	551.1	32	17.222	23547.97	$< 0{,}001$
-	Error	1203.8	1649967	0.001	-	-

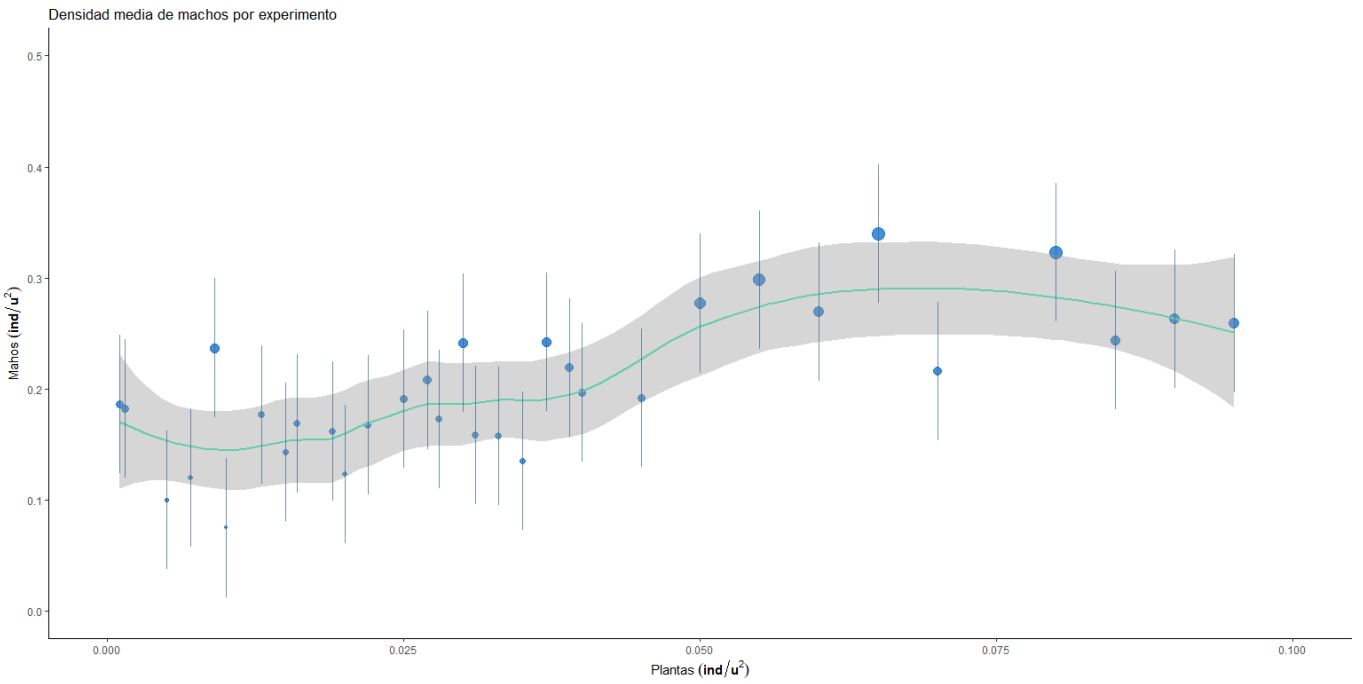
Las densidades medias mínimas tanto de hembras como de machos fueron similares: $0{,}0680 \pm 0{,}0872$ y $0{,}07489 \pm 0{,}0942$ respectivamente para la densidad de $0{,}01$ de PDM, asimismo las densidades medias máximas fueron de $0{,}3214 \pm 0{,}5071$ y $0{,}3398 \pm 0{,}5340$ respectivamente a una densidad de $0{,}065$ de PDM. La proporción de sexos durante todos los experimentos se mantuvo en $1:1$ de hembras y machos, muy cercano a los datos reportados por [Jumean et al., 2009], la media de proporción de sexos en un huerto de manzano en promedio fue de $1{,}06:1$.

En el caso de los huevos, la densidad media mínima es ≈ 100 veces mayor que hembras y machos juntos en promedio, $7{,}9533 \pm 24{,}3445$ en distintas densidades de PDM $0{,}005$ y $0{,}01$ respectivamente. Mientras que el punto de saturación (imagen c de la Figura 6.8), es decir, la densidad media máxima es ≈ 1000 veces mayor $492{,}5995 \pm 793{,}9872$ a diferencia de los puntos máximos de saturación de hembras y machos, $0{,}3214 \pm 0{,}5071$ y $0{,}3398 \pm 0{,}5340$ respectivamente, los cuales se presentan a distintas densidades de PDM, $0{,}055$ para los huevos y $0{,}065$ en el caso de las polillas adultas.

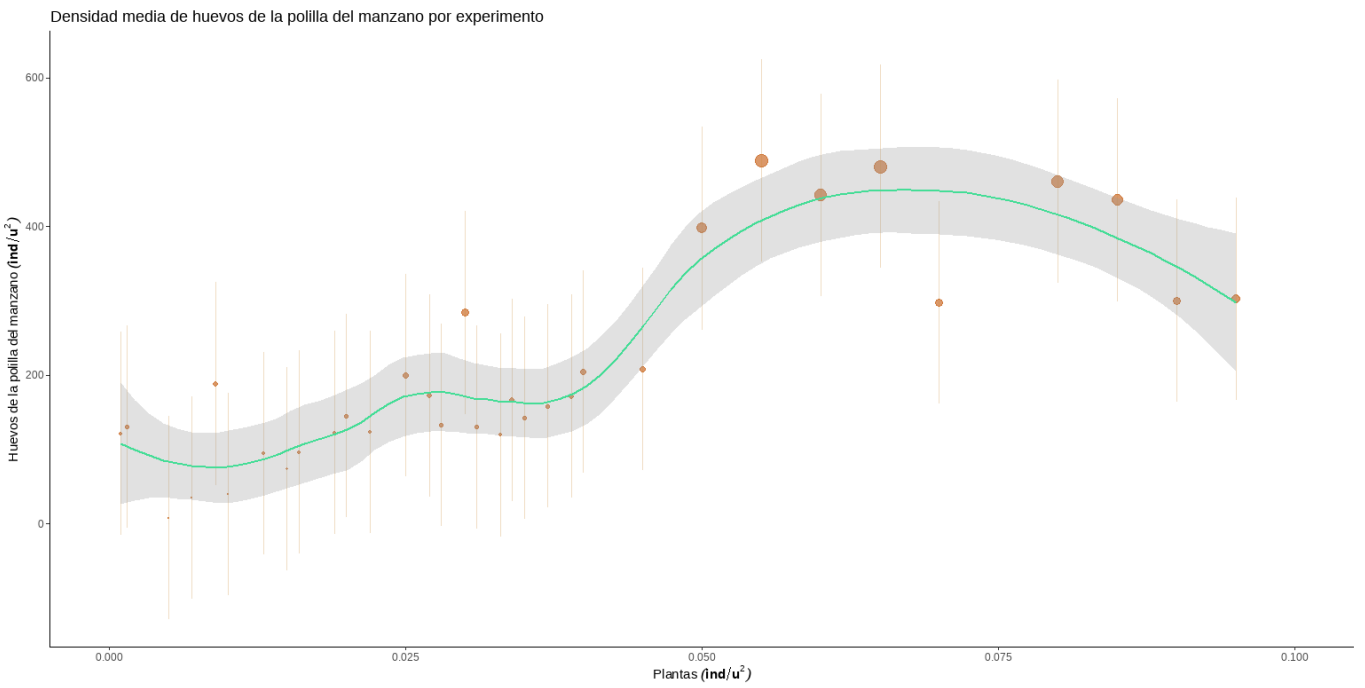
En las siguiente (Figura 6.8) se ilustra el comportamiento de las densidades medias de hembras, machos y huevos de la PM para cada valor elegido de densidad de PDM.



(a) Hembras



(b) Machos



(c) Huevos

***Figura** 6.8: Densidad media de hembras, machos y huevos (ind/u^2) en distintas densidades de plantas del manzano (ind/u^2)*

En general, las poblaciones alcanzan el crecimiento máximo debido a las condiciones ambientales [Odum, 1959],

este tipo de crecimiento ya ha sido representada en el modelo matemático conocido como modelo logístico, así como se ilustra en la ecuación 6.1, publicada por Pierre Verhulst en 1845. En el modelo (K) es el elemento que representa la capacidad de carga de los hábitats y/o ecosistemas, P es el tamaño de la población al tiempo (t), dP/dt es la velocidad de crecimiento de la población en el tiempo (t), y r la tasa de crecimiento instantánea. Entre las variables que se pueden utilizar para el estudio de la capacidad de carga de una población, es la disponibilidad de alimento [Morales Aymerich, 2011], así como se determinó en el sistema de este estudio.

La capacidad de carga equivalente a la que se propone en el modelo logístico, es representada en el modelo basado en agentes por las cualidades de la PDM: a) la cantidad de alimento o fruto (manzanas) disponibles según las condiciones iniciales del modelo, b) la capacidad de alojamiento de las PDM y c) la disponibilidad del sitio de oviposición de la PDM. Se demostró que la descripción de K y en general de la dinámica poblacional puede obtenerse de manera alternativa a partir de un modelo basado en agentes (Figura 6.8).

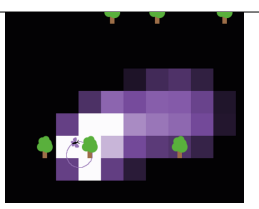
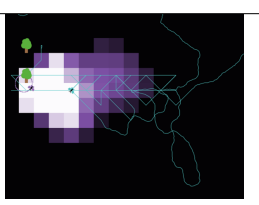
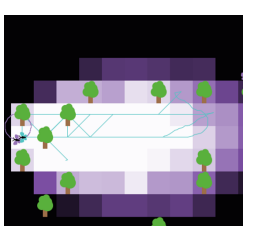
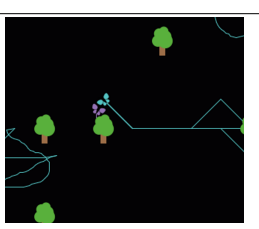
$$\frac{\partial P}{\partial t} = rP(1 - \frac{P}{K}) \tag{6.1}$$

En los casos en los que la capacidad de carga representada en la planta hospedera había sido menor que la cantidad de polillas, sólo las hembras migraron o permanecían en estado de diapausa después de la oviposición. Las hembras migratorias se presentaron en todos los tipos de densidades (baja, media y alta) aunque no en todos los casos (Figura 6.9). En las densidades bajas ($0{,}005$ y $0{,}007$), medias ($0{,}013$, $0{,}022$ y $0{,}04$) y altas ($0{,}09$ y $0{,}095$) las densidades medias fueron distintas ($p < 0{,}05$). La relevancia de este parámetro indica que la capacidad máxima de alojamiento, la disponibilidad de sitios de oviposición y la cantidad de alimento de las PDM disminuyen con el tiempo a medida que la población de polillas crece. Bajo estas condiciones, las hembras que no tienen acceso a un hospedero cercano, la escases de alimento y que pueden o no estar preñadas *deciden* migrar. Adicional a las migraciones por parte de las hembras, se presentaron extinciones locales debido a la falta de alimento, sitios de alojamiento y la edad de los individuos.

El movimiento en el comportamiento sexual de la polilla del manzano

Los movimientos que realiza la PM durante la comunicación química sexual ya se ha documentado [Cardé & Baker, 1984], sin embargo, la dinámica espacial y temporal de estos movimientos es un aporte de este trabajo. En el Cuadro 6.6, se compara el comportamiento sexual de la PM proveniente de tres fuentes: aquel reportado en la literatura (a), el etograma (b) y el modelo basado en agentes (c). Los detalles del movimiento de las polillas se encuentran en el anexo II, sección B.8.1.

***Cuadro** 6.6: Descripción y representación de las distintas fases del comportamiento sexual de C. pomonella*

Cuadro comparativ del comportamiento sexual de la polilla del manzano *C. pomonella*			
Fases del comportamiento sexual	(a) Etograma según Castrovillo y Cardé (1980)	(b) Etograma de elaboración propia	(c) Modelo basado en agentes
Llamado sexual	La hembra eleva sus alas, enseguida evierte la estructura ovipositora para la liberación de la feromona sexual		
Búsqueda del macho hacia la hembra	El macho vuela realizando movimientos anemotácticos hacia la hembra		
Cortejo	Después que la hembra es localizada por el macho, este aterriza cerca de ella, camina hacia ella y abanica sus alas a 3 cm de ella, luego hace un intento de cópula. Posteriormente, el macho hace contacto con la cabeza de la hembra en algunas ocasiones mientras eleva sus alas. Durante el contacto, el macho curva el abdomen y se mueve a lo largo del cuerpo de la hembra para explorar su abdomen con su ala que simultáneamente vibra a 45°		
Cópula	Intento de acoplamiento por parte del macho, lo cual implica que su ubicación se encuentra paralela al cuerpo de la hembra mientras curva el extremo posterior del abdomen, los pelos abdominales se ubican en forma perpendicular al eje de su cuerpo y expone parte de su genitalia		

De acuerdo con los datos del Cuadro 6.6, el comportamiento de los insectos, en general, se suele reportar como lo hacen Cardé y colaboradores (1980), en otros estudios se complementa la descripción con ilustraciones provenientes de observaciones directas en campo y/o en laboratorio. Mientras que en el caso de los modelos basados en agentes, este es el primer trabajo en el que se propone un etograma con información complementaria a las observaciones previas de *C. pomonella*. Las ventajas de utilizar un modelo basado en agentes a diferencia de los bioensayos y observaciones en campo son: 1) la observación de la trayectoria del movimiento de las hembras alrededor de la planta hospedera, 2) la representación y observación del movimiento errante de los machos, 3) la alteración del desplazamiento del macho después de que este recibe el MQS enviado por la hembra, este movimiento característico *anemotaxis*, en el que los machos vuelan en contra de la dirección del viento mientras realizan movimientos zigzagueantes en búsqueda de la hembra y 4) la dinámica espaciotemporal del MQS, desde que se emite hasta que el organismo receptor modifica su comportamiento después de haberlo recibido. Los detalles del modelo del MQS se encuentran en el anexo C. La dinámica espacio-temporal de estos movimientos se puede apreciar en el modelo computacional de este trabajo.

¿Caos en las poblaciones de polillas del manzano?

En otros aspectos, se ha argumentado que la estabilidad es una cualidad deseable en los sistemas ecológicos y que las asociaciones ecológicas existentes se basan en la suposición de que el caos conduciría a la extinción de la población [Berryman & Millstein, 1989]. En efecto, el caos es omnipresente en los modelos ecológicos generalmente aceptados, sin embargo, existen situaciones en las que el caos relacionado con las extinciones locales, podría

mejorar la persistencia de la comunidad, lo cual involucra aspectos de complejidad espacial [Logan & Allen, 1992]. Los objetivos de este estudio no incluyeron los aspectos caóticos, sin embargo, las extinciones locales señaladas en los patrones espaciales de la Figura 6.11 podrían tenerse en cuenta en investigaciones futuras relativas al caos en este sistema.

En algunos modelos matemáticos como el sistema de ecuaciones de depredador-presa, los patrones espacialmente complejos generados por extinciones locales podrían ser una ventaja selectiva para las presas, ya que estos patrones hacen que los depredadores tengan dificultades para localizar a su presa [Logan & Hilbert, 1983, Logan & Allen, 1992], por lo que estas consideraciones podrían ser significativas en los sistemas dinámicos de insectos solitarios con actividad de plaga. Si bien, en este sistema no se tuvo en cuenta al/los depredador/es de las polillas del manzano, las colonizaciones de algunos parches permitieron identificar la divergencia acelerada de las subpoblaciones de polillas, que se debe en gran medida, a la ausencia de depredadores y al cumplimiento de dos condiciones: a) el comportamiento precopulatorio de la especie y b) la presencia de polillas grávidas que dieron origen a nuevos individuos. En un sistema caótico de insectos, se argumenta que las densidades de las subpoblaciones proliferan de forma acelerada y evitan subpoblaciones bajas y vulnerables, por lo que el caos podría tener un rol importante en la prevención de la extinción de las poblaciones [Logan & Allen, 1992]. Las extinciones locales en la dinámica de este sistema, en principio señalaron una situación de riesgo para la polilla del manzano, sin embargo, las extinciones locales en todos los casos y las recolonizaciones en al menos las $DPM = 0{,}045$ y $0{,}055$ ($n = 40$) son hallazgos de este estudio exploratorio que respaldan a este último argumento.

Entre otros elementos relacionados con el caos, está la densodependencia de las poblaciones [Berryman & Millstein, 1989]. En este caso particular, las polillas son densodependientes incluso en el aspecto espacial. No obstante, se requieren de estudios que permitan explorar los parámetros propios de densodependencia (natalidad, mortalidad y fecundidad), así como aquellos que involucran al sistema en un régimen caótico desde la retroalimentación positiva (reproducción y crecimiento de la población de las polillas) para ahondar en los aspectos caóticos de este sistema.

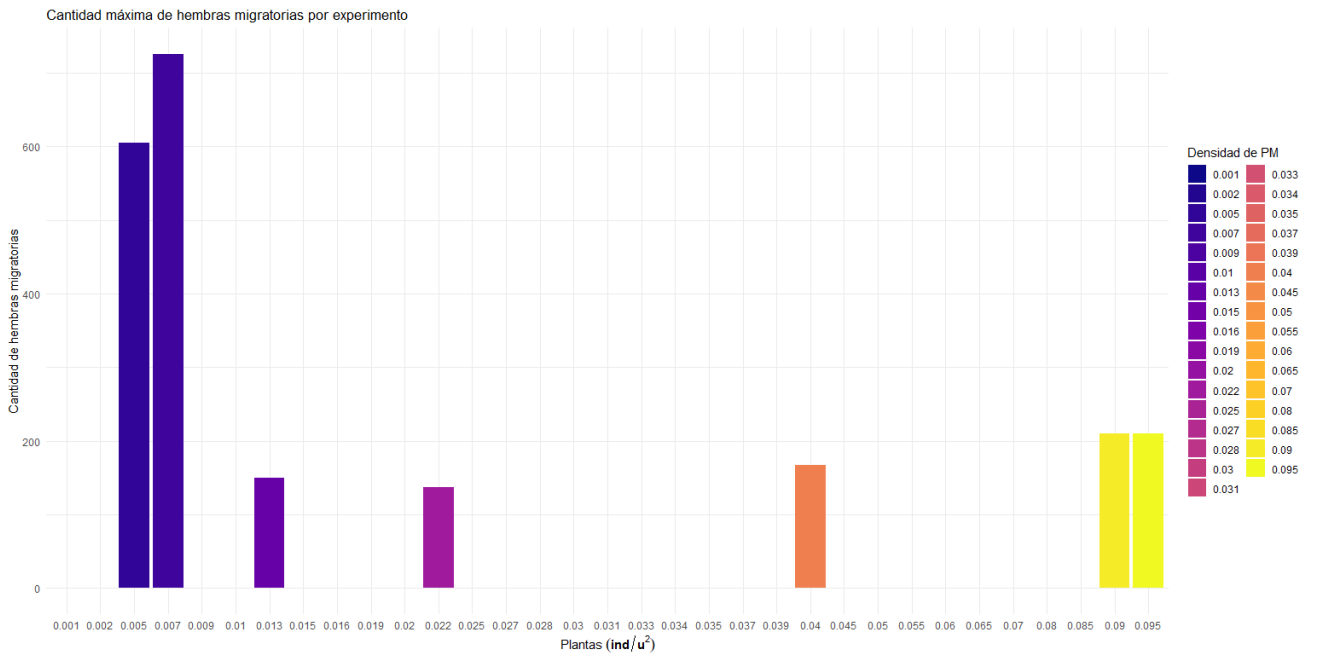


***Figura** 6.9: Número de hembras que migraron en las distintas densidades de plantas del manzano*

Aun cuando se conocen las condiciones iniciales de este sistema, los resultados del modelo pueden o no ser replicados con precisión ya que no dependen únicamente de los parámetros y sus valores correspondientes, sino a que las interacciones entre los agentes (hembras, machos, huevos y plantas del manzano) son aleatorias. No existe un plan previo en el que se determine la distribución de los insectos en el huerto, tal y como sucede en los insectos sociales, en el caso de las abejas no existe un plan al que las recolectoras puedan referirse para saber qué distribución espacial deben crear [Camazine et al., 2001]. En los sistemas complejos puede presentarse la sensibilidad a las condiciones iniciales o caos (Gleick, 1987), no obstante, en este sistema, se presenta sensibilidad durante las

interacciones debido a la disposición espacial aleatoria de los agentes aunque los supuestos y reglas de interacción sean las mismas para este modelo.

En los experimentos de algunas densidades de PDM emergieron patrones como las migraciones de las hembras (Figura 6.9). En un estudio previo sobre migraciones y metapoblaciones se definieron las extinciones y fundaciones de una población en veintiocho especies de mariposas en Gran Bretaña [Pollard & Yates, 1992]. Los criterios utilizados que se enumeran a continuación son indicadores relativos a las metapoblaciones y parecen adaptarse a uno de los resultados de este estudio exploratorio sin mayor detalle.

a) Una población se encuentra en permanencia y crecimiento si aumenta el número de individuos en las temporadas sucesivas de reproducción; son ausentes si no hay presencia de individuos.

b) Se considera la extinción en un sitio si la "presencia" fue seguida por la "ausencia" en algún momento posterior.

c) Se infiere un proceso de colonización en caso de ausencia de individuos en un parche y presencia si hay un parche cercano con las mismas características en el cual ocurrió la extinción.

De manera similar al primero criterio, en el modelo del sistema de este estudio, fue posible obtener datos de hasta tres generaciones consecutivas de polillas (Figura 6.10), la línea rosa muestra las generaciones de hembras y la azul de machos en el tiempo (t), en todos los casos se presentó crecimiento poblacional.

Con relación al segundo criterio de las metapoblaciones, de igual manera, según las condiciones de este modelo, la dinámica del sistema en cuestión termina cuando no hay más alimento disponible y las polillas mueren, la población tiene un crecimiento negativo hasta que no hay más hembras adultas o machos adultos o bien, si las hembras migran, los machos no pueden aparearse y mueren.

En el modelo del sistema de interés se encontraron los elementos que se describen en el tercer criterio. En las cualidades de este modelo, cada huerto es representado por un parche que comparte cualidades con otros cercanos en los que las PM y PDM interactúan. Durante los experimentos *in silico*, se presentaron microextinciones de PM en alguno parches, las migraciones son el primer paso a la colonización de otras áreas similares. Asimismo, se hallaron microextinciones en algunas áreas de densidad media de PDM ($0{,}065$), ($n = 50000$), mientras que otras que no habían sido pobladas fuero colonizadas por las polillas adultas, tal y como se observa en la Figura 6.11. Desde este contexto, a nivel global, las colonias de PDM son parches que bajo estas condiciones adquieren dos estados: ocupados por individuos de la PM o vacíos en el sentido de que no hay interacción planta-insecto. De izquierda a derecha, en la primer imagen, se señala en amarillo la ausencia de polillas en un parche, mientras que en la siguiente Figura se muestra la colonización del parche que no había sido colonizado, así como extinciones locales en aquellos parches que habían polillas.

De acuerdo con las observaciones espaciales de este modelo computacional, las microextinciones locales y colonizaciones en otras parcelas con las mismas condiciones se sugieren como procesos de autoorganización en la dispersión y estructura de las poblaciones de la PM. Las similitudes de los hallazgos de este trabajo con los criterios de [Pollard & Yates, 1992], sugieren la implementación de MBA para estudios de metapoblaciones de insectos. Estos resultados exploratorios no son contundentes, no obstante, son compatibles en al menos la dimensión espacial que reportó [Pollard & Yates, 1992], sin embargo, se sugiere profundizar en la exploración de otras variables como

la tasa de colonización y la tasa de extinción [Hastings, 1994].

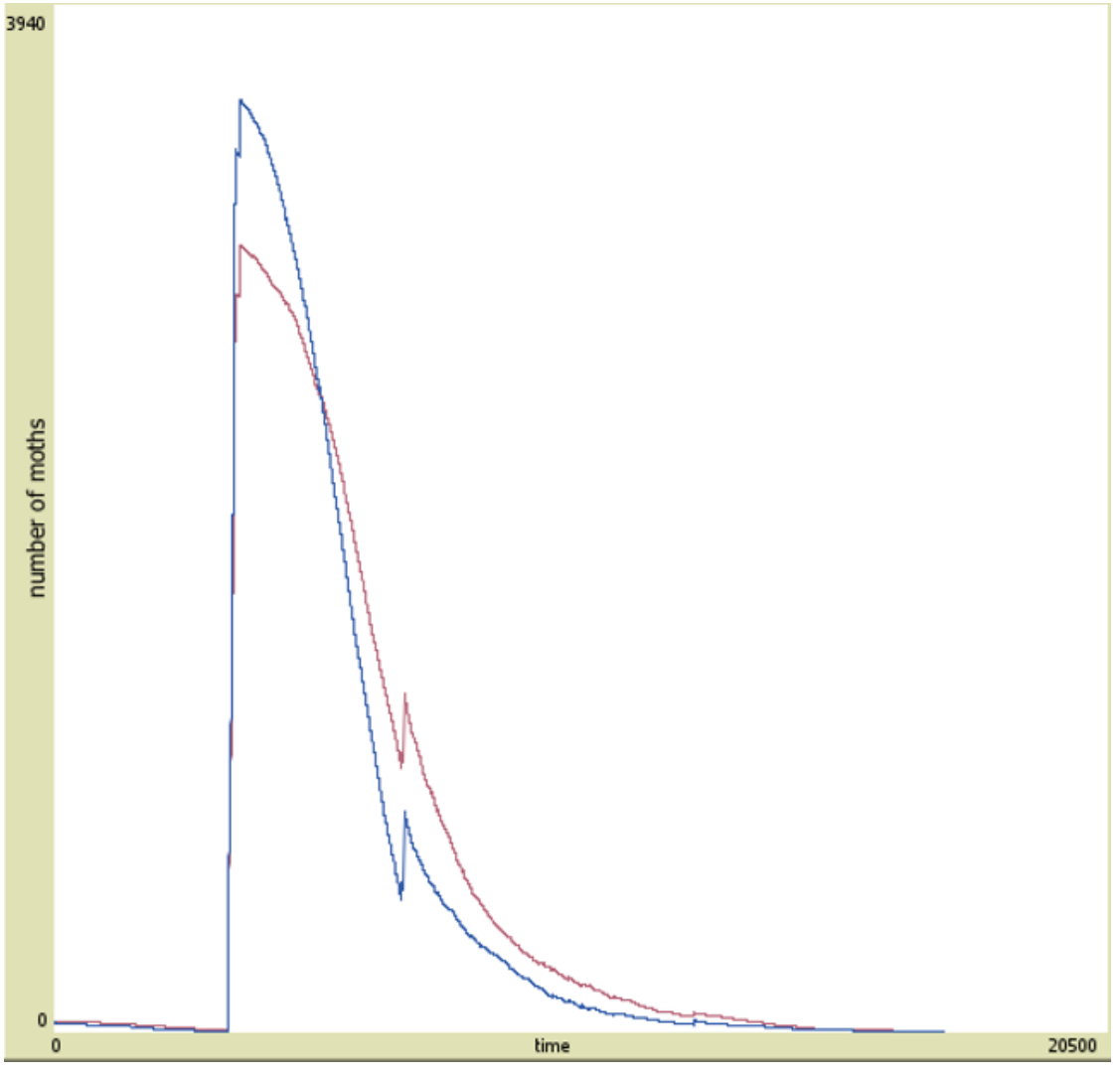


***Figura** 6.10: Serie de tiempo en la que se representan las tres generaciones de polillas del manzano*

Autoorganización

Los componentes químicos interactúan de manera suficiente y necesaria para generar procesos autocatalíticos que dan origen a estructuras emergentes. “Esto es nada menos que lo que llamamos un metabolismo vivo, en el que la maraña de reacciones químicas[...] son una propiedad colectiva de los sistemas de moléculas que interactúan. El sistema colectivo posee una propiedad sorprendente que ninguna de sus partes posee.” [Kauffman, 1995]. Los resultados de las simulaciones de este modelo mostraron la importancia de las interacciones químicas que tienen lugar en la relación planta-insecto para dar origen a nuevas estructuras emergentes como la actividad de plaga y las estructuras poblacionales en las distintas DPM, así como la relevancia de la definición de las reglas que subyacen en estas propiedades. Así como lo comenta Kaufman en su obra “At home in the universe: The search for laws of self-organization and complexity”, es un orden que por *dafault* otorga la autoorganización en las grandes redes de los componentes de los sistemas. Sugiere Kaufman más adelante que se requiere de repensar la teoría de la evolución biológica, debido a que esta forma de *orden espontáneo* que emana del sistema podría repartirse tanto en las bases de la selección natural como la autoorganización. De esta manera se sugieren los modelos computacionales basados en agentes para estudios que involucran las cuestiones evolutivas de los procesos de comunicación química involucrados en las interacciones insecto-insecto y planta-insecto.

Entre las propiedades espontáneas halladas durante la fase exploratoria de la dinámica espacio-temporal de este sistema, están las extinciones locales y migraciones de *C. pomonella*, por lo tanto son cualidades globales del sistema. Asimismo se cumplen los supuestos mencionados por [Pollard & Yates, 1992], es decir, son consistentes con la literatura al menos en el aspecto espacial de este sistema. Por lo tanto, los resultados de la exploración de la dinámica espaciotemporal del sistema de interacciones insecto-insecto y planta-insecto mediadas por mensajes químicos sexuales de C. pomonella son compatibles con la formación de metapoblaciones según los criterios

de [Pollard & Yates, 1992].

Desde la óptica integradora, los sistemas complejos son abiertos debido el flujo constante de materia, energía [Camazine et al., 2001] y de información como se muestra en la dinámica espaciotemporal del sistema de interacciones insecto-insecto y planta-insecto mediadas por mensajes químicos durante el comportamiento sexual de la PM, tanto materia, energía como información van hacia otros sitios que no habían sido habitados por la PM, por tanto, la dispersión de la población y las extinciones locales son estructuras emergentes.

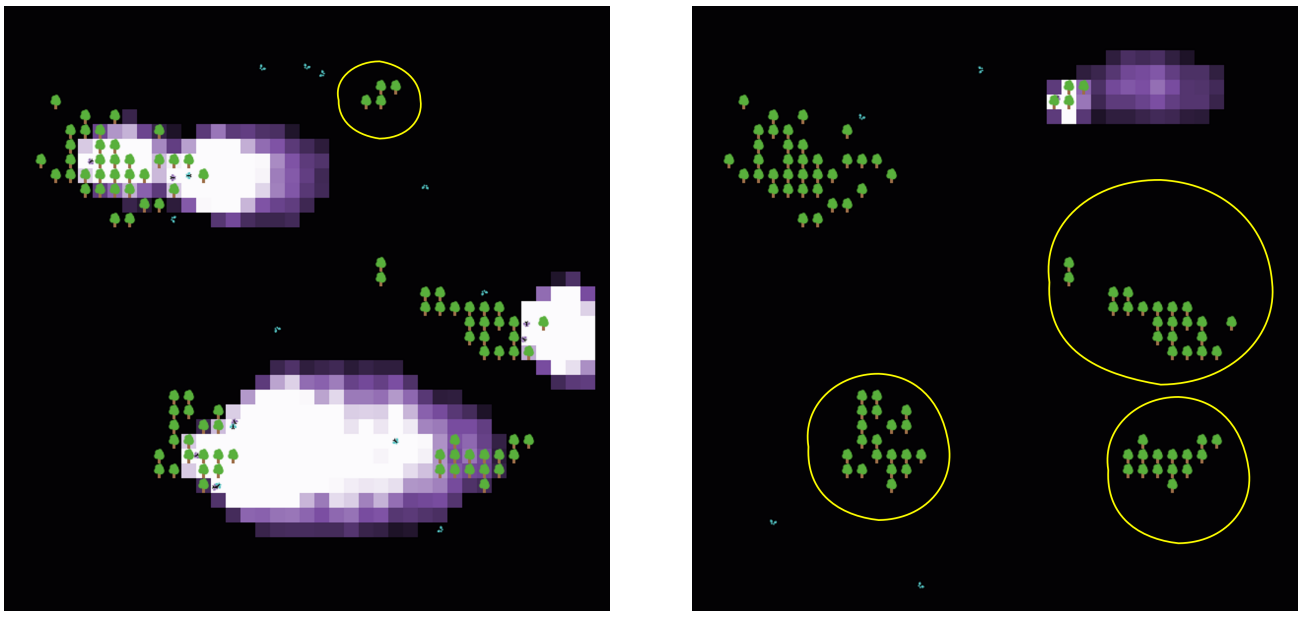


***Figura** 6.11: Microextinciones y colonización de la polilla del manzano C. pomonella*

Los resultados del enfoque integrativo de este sistema son consistentes con las cualidades principales de la auto-organización que describe [Bonabeau et al., 1997]:

a) la creación de estructuras espacio-temporales en un medio homogéneo, las cuales se aprecian en la emergencia de microextinciones locales, la presencia de hembras migratorias y el cambio en la distribución espacial de los machos después del llamado sexual.

b) la probable coexistencia de diversos estados estables según las condiciones iniciales. En el sistema de interacciones insecto-insecto y planta-insecto mediadas por mensajes químicos durante el comportamiento sexual de la PM, se aprecia en el crecimiento poblacional constante mientras hay alimento disponible y sitios de oviposición.

c) La presencia de bifurcaciones tiene lugar en las variaciones de los parámetros. En el caso de este sistema, la presencia de hembras migratorias no ocurrió en todos los casos de las densidades señaladas (0,005, 0,007, 0,013, 0,022, 0,04, 0,09 y 0,95), lo cual se debe a la disposición espacial de los agentes y a las relaciones internas del sistema.

En la revisión de [Bonabeau et al., 1997] se menciona que aun en los insectos eusociales no todas sus actividades se relacionan con procesos auto-organizados, tal es el caso de la construcción de la cámara real de la termita reina de la especie *Macrotermes subhyalinus*, la cual no requiere de una participación masiva de obreras, por el contrario, es la feromona de la reina la que controla la actividad constructora de las obreras, esto indica que la feromona funciona como un agente controlador de este proceso. Sin embargo, desde la perspectiva sistémica de este proyecto se propone que la autoorganización emerge de la relación insecto-insecto, la cual se establece mediante la comunicación de tipo química entre reina y obreras para realizar un trabajo colectivo, para la formación de estructuras organizadas como la cámara real y, por otra parte, el mantenimiento de estructuras no tangibles como las

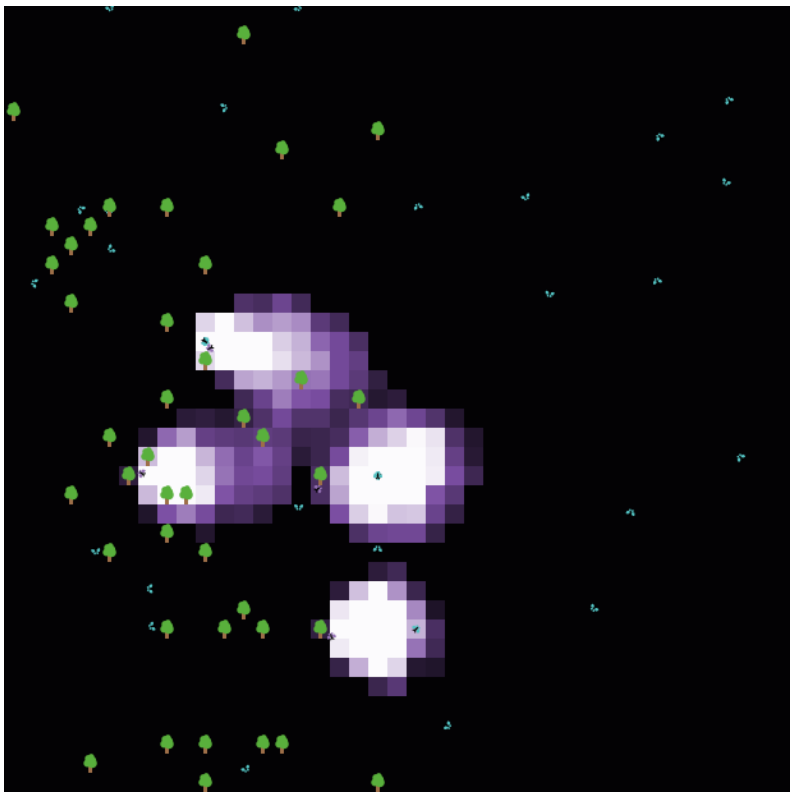
de una sociedad. De la misma manera, las relaciones insecto-insecto y planta-insecto son mediadas por el proceso de comunicación en el que hay flujo de MQ inter e intraespecíficos que intervienen en el comportamiento precopulatorio de *C. pomonella*. Asimismo, los MQ son elementales en la organización espacial de los individuos de esta especie, pese a que la PM no es un insecto social, muestra actividades colectivas que involucran agregaciones momentáneas en su estructura espacial durante el comportamiento precopulatorio y la cópula. En al menos dos de las fases de desarrollo de la PM, las actividades colectivas inciden en tres cosas: 1) la dinámica que se genera a partir del proceso de comunicación química sexual; 2)los cambio en la estructura de la población de las polillas y 3) la emergencia de la actividad de plaga como resultado de los patrones poblacionales tanto de hembras, machos, huevos y migraciones por parte de las hembras.

Competencia y cooperación local

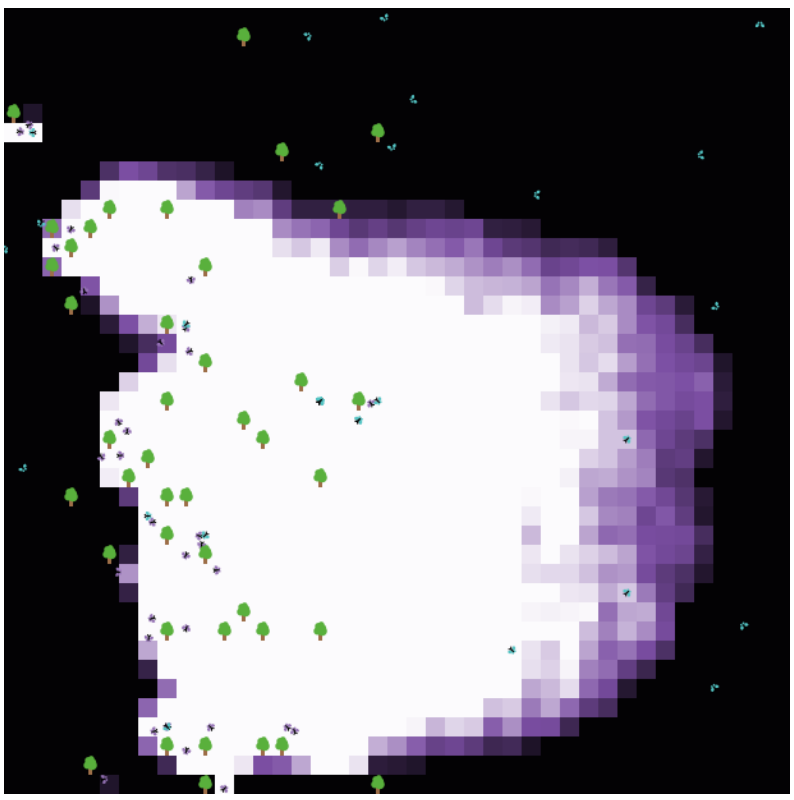
La cooperación y competencia se han reportado como aquellas formas de colaboración y niveles de competencia [Garnica & Rivero, 2004] en el sector empresarial [Bouncken et al., 2015], sin embargo, en el contexto de los sistemas complejos, es un fenómeno emergente en las formas de comunicación de los insectos [Rodríguez & Alatriste, 2023], asimismo se ha encontrado en el sistema de comunicación sexual de la polilla del manzano. El llamado sexual es la fase inicial del comportamiento precopulatorio que lleva a cabo cada hembra para atraer al macho, en el MBA de este sistema, en todas las densidades de PDM diversas hembras realizaron el llamado sexual al mismo tiempo, lo cual implica una mayor cobertura de la pluma de olor de la feromona sexual, que además es sinergizada por más de una planta del manzano. En este sentido, las hembras y las PDM cooperan en beneficio de las hembras de las polillas del manzano para atraer a una mayor cantidad de machos y asegurar de alguna manera la siguiente fase del comportamiento precoulatorio. A la par, un gran número de machos es atraído al mismo tiempo debido a la cantidad de MQS disponibles en el entorno, de esta manera, entre ellos surge la competencia por las hembras. A estos eventos de cooperación y competencia en un mismo sistema se le denominan en conjunto coopetencia, y tiene lugar durante el comportamiento sexual de la PM, por tanto, es una propeidad emergente de este sistema. De las definiciones que reporta [Gómez-Diaz et al., 2019], la más apropiada en este contexto es la de [Brandenburger & Nalebuff, 2011], en la que explica que la coopetencia se define como la combinación de cooperación y competencia basada en la teoría de juegos, en el que los elementos de un sistema interactúan para obtener un beneficio aun cuando hay competencia. En efecto, la cooperación entre organismos de la misma especie puede traer beneficios a la especie, como la acumulación y reserva de alimento [Crane, 1991, West et al., 2002]. En las colonias de insectos sociales ocurren eventos de cooperación y competencia, las peleas internas son eventos de competencia entre los miembros de la colonia que al final provee un beneficio a aquellos individuos reproductivos de la colonia (a menudo una reina o reinas) quienes se ven favorecidas debido a la defensa agresiva de la colonia o de la adquisición de recursos adicionales para impulsar la producción de crías [West et al., 2002].

En este modelo una de las condiciones iniciales es la probabilidad de cópula (Cuadro B.4), la mitad de las veces que la hembra realiza el llamado sexual ($p = 0{,}5$) hay éxito en el cortejo y pr lo tanto en la cópula. La coopetencia es un beneficio para la especie en general, las hembras cooperan mientras hacen el llamado sexual para atraer a los machos, mientras estos compiten por ellas para aparearse con las hembras. En cuanto a las interacciones insecto-insecto y planta-insecto de este sistema sólo la que involucra a las polillas es beneficiada, no sucede así con el hospedero, la planta del manzano no resulta beneficiada por aumento de población de polillas ni de ser el sitio de oviposición ni de alimento para las polillas, por el contrario, la población de manzanos se encuentra vulnerable y en riesgo mientras coexistan con las polillas.

En la Figura 6.12 se muestra la cooperación y competencia durante el comportamiento sexual mediado por sustancias químicas de la PM. Si bien, la coopetencia es una propiedad emergente de este sistema, los estudios de este fenómeno son poco comunes en la ecología, por lo que se sugiere un estudio más profundo de este hallazgo.



(a) DPM = 0.025



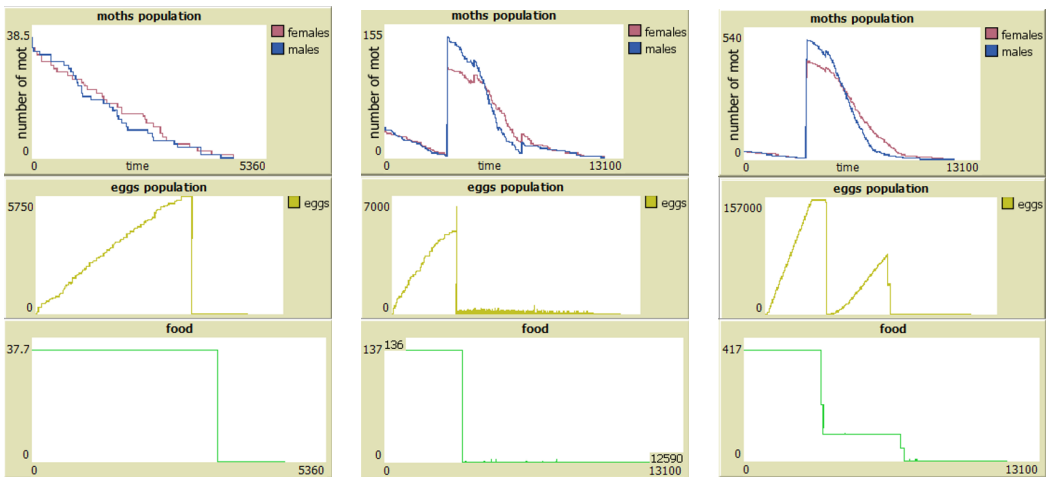
(b) DPM = 0.025

***Figura** 6.12: Cooperación y competencia durante el comportamiento sexual de la polilla del manzano*

Coopetencia

La actividad de plaga

Debido al aumento de las poblaciones de huevos [7,9533 ± 24,3445 a 492,5995 ± 793,9872] y por tanto, el aumento de la cantidad de hembras [0,0680 ± 0,0872 a 0,3214 ± 0,5071] y de machos [0,07489 ± 0,0942 a 0,3398 ± 0,5340] en el tiempo, en conjunto con la disminución de alimento que implica un daño en los aspectos económicos de la planta del manzano, son elementos que permiten determinar la actividad de plaga como una propiedad emergente del sistema de interacciones insecto-insecto y planta-insecto mediadas por mensajes químicos durante el comportamiento sexual de la PM. En todas las densidades de PDM se presentó esta propiedad emergente (Figuras 6.13, 6.14 y 6.15).



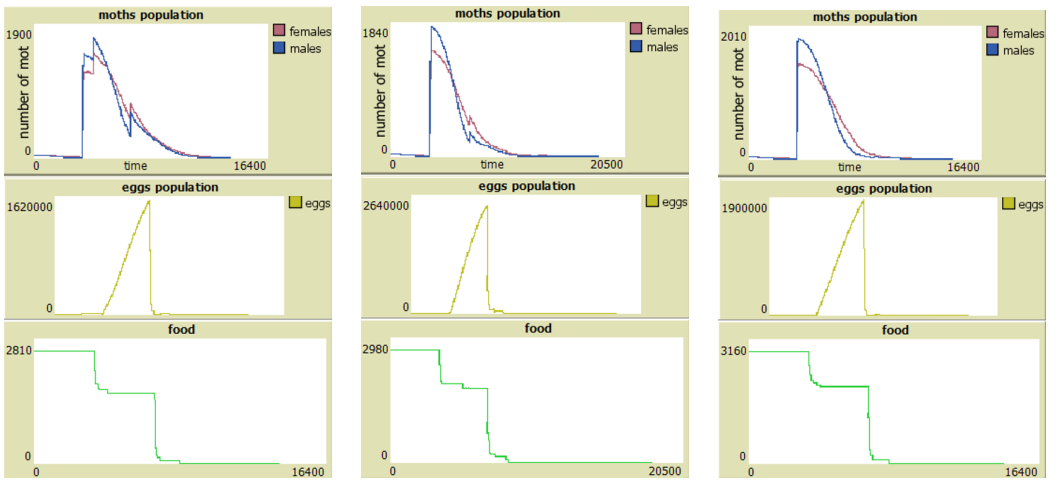
(a) DPM = 0.001 (b) DPM = 0.0015 (c) DPM = 0.005

(d) DPM = 0.007 (e) DPM = 0.009 (f) DPM = 0.02

(g) DPM = 0.022 (h) DPM = 0.025 (i) DPM = 0.027

Figura *6.13: Serie temporal de la dinámica del número de polillas, la cantidad de huevos y la cantidad de alimento en las distintas densidades de PDM (ind/u^2), de* 0,001 *a* 0,027 *en el tiempo (ticks), DPM = densidad de plantas del manzano.*

La actividad de plaga como propiedad emergente de la dinámica espaciotemporal del sistema de interacciones intra e interespecíficas mediadas por MQ durante el comportamiento sexual de *C. pomonella*.



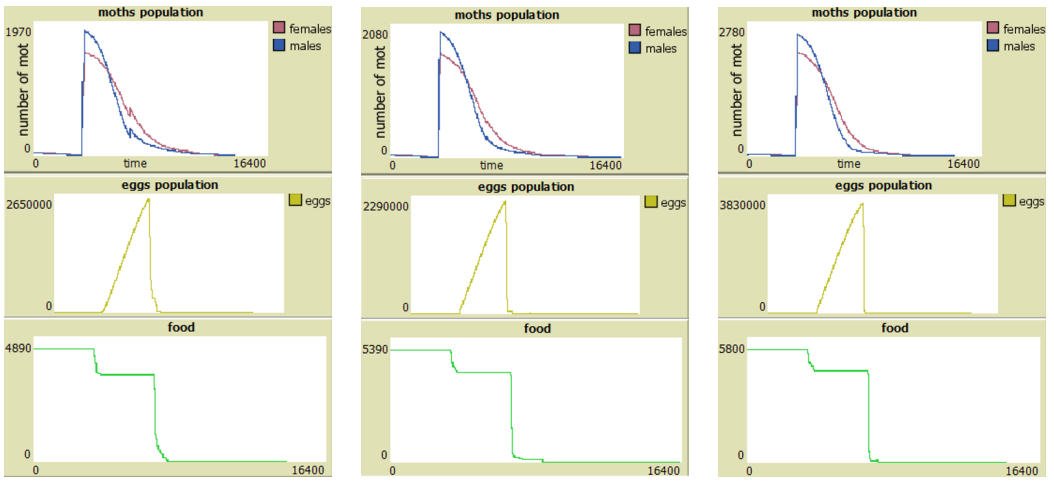
(a) DPM = 0.028 (b) DPM = 0.03 (c) DPM = 0.031

(d) DPM = 0.033 (e) DPM = 0.035 (f) DPM = 0.037

(g) DPM = 0.039 (h) DPM = 0.04 (i) DPM = 0.045

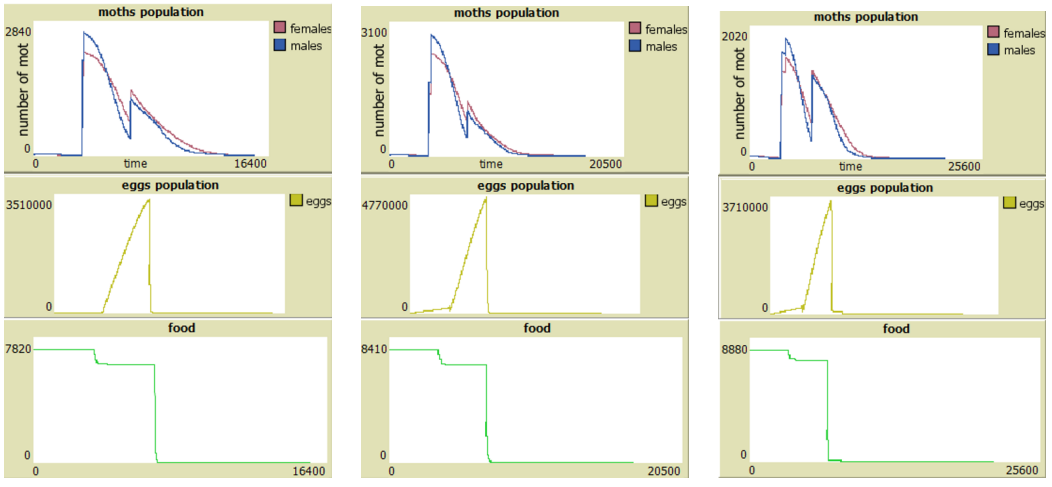
***Figura** 6.14: Serie temporal de la dinámica del número de polillas, la cantidad de huevos y la cantidad de alimento en las distintas densidades de PDM (ind/u^2), de 0,028 a 0,045 en el tiempo (ticks), DPM = densidad de plantas del manzano.*

La actividad de plaga como propiedad emergente de la dinámica espaciotemporal del sistema de interacciones intra e interespecíficas mediadas por MQ durante el comportamiento sexual de *C. pomonella*.



(a) DPM = 0.05 (b) DPM = 0.055 (c) DPM = 0.06

(d) DPM = 0.065 (e) DPM = 0.07 (f) DPM = 0.08



(g) DPM = 0.085 (h) DPM = 0.09 (i) DPM = 0.095

***Figura** 6.15: Serie temporal de la dinámica del número de polillas, la cantidad de huevos y la cantidad de alimento en las distintas densidades de PDM (ind/u^2), de 0,05 a 0,095 en el tiempo (ticks), DPM = densidad de plantas del manzano.*

La actividad de plaga como propiedad emergente de la dinámica espaciotemporal del sistema de interacciones intra e interespecíficas mediadas por MQ durante el comportamiento sexual de *C. pomonella*.

Uno de los aspectos importantes en los estudios de plagas son las migraciones, no obstante, son cuestiones poco atendidas en el monitoreo y manejo de este tipo de organismos. Aunque se ha profundizado en la comunicación química sexual de los insectos con actividad de plaga para el manejo y control a través de la imitación del llamado sexual mediante el uso de feromonas sintéticas, no se ofrecen ninguna protección contra la inmigración de hembras apareadas desde fuera del área tratada con este tipo de trampas [Cardé & Minks, 1995], por lo que se requiere de estudios que tengan en cuenta las migraciones de insectos con esta actividad que aporten a la ecología de poblaciones de insectos en general [Cardé & Minks, 1995].

El conjunto de estos resultados permiten confirmar en esta fase exploratoria que el sistema de interacciones insecto-insecto y planta-insecto en un contexto de comunicación química durante el comportamiento sexual de la PM es

un sistema complejo que cumple con las características esenciales de complejidad (sección 2.1) por lo siguiente:

a) El cambio de estructura en la población de las polillas sucede a partir de numerosas interacciones inter e intraespecíficas mediadas por sustancias químicas.

b) No hay un control central que dirija la emergencia de los patrones poblacionales, de movimiento o de la actividad de plaga de la PM, surgen a partir de las interacciones inter e intraespecíficas en conjunto con el estado interno de los organismos.

c) Las interacciones entre los elementos del sistema de comunicación química sexual de la PM se han definido a partir de reglas simples que implican el intercambio local de mensajes químicos en el proceso básico de comunicación *emisor-mensaje-receptor* con la participación de la planta hospedera y la PM durante el comportamiento sexual de las polillas adultas.

d) El cambio en las estructuras de las poblaciones de la PM y la actividad de plaga ocurre por las interacciones inter e intraespecíficas, por lo tanto surgen de las relaciones colectivas inter e intraespecíficas de este sistema.

e) El sistema de comunicación química sexual de la PM es abierto, el flujo de información química puede originar la colonización de otros parches con potenciales plantas hospederas que brinden las condiciones para el ciclo de vida de las polillas.

f) La actividad de plaga y el cambio en la estructura poblacional de las polillas son emergentes y forman parte de la perpetuación de la PM, por lo tanto, son procesos autoorganizados propios de la especie.

g) Los patrones sistémicos como los cambios en las densidades de polillas, las diferencias en la distribución espacial de hembras y machos, la competencia local entre machos por las hembras, la cooperación local entre hembras para atraer a una mayor cantidad de machos, la actividad de plaga, las migraciones de hembras, la falta de sitios de oviposición, la escases de alimento, las microextinciones y las recolonizaciones son propiedades globales espontáneas en el modelo computacional de este sistema y provienen de las relaciones locales entre sus elementos en conjunto con el estado interno de los organismos.

Propiedades emergentes

A continuación se enlistan las propiedades globales halladas en la fase exploratoria del sistema de interés:

a) Las interacciones intra e interespecíficas implicadas en la comunicación química sexual de *C. pomonella* (L.) son densodependientes de individuos de *M. domestica* (Borkh).

b) Las densidades de las poblaciones de hembras y machos fueron significativamente distintas en todas las densidades de PDM, por lo tanto las estructuras de las poblaciones de las polillas adultas son sensibles a los cambios en el parámetro de densidad de PDM.

c) A diferencia de las hembras, la distribución espacial de los machos fue aleatoria en ausencia del llamado sexual en todas las densidades de PDM, mientras que el llamado sexual se relaciona con el fenómeno de agregación de los machos en todas las densidades de PDM. Por lo tanto, bajo las condiciones del modelo y las reglas de interacción para la simulación del llamado sexual mediado por los mensajes químicos, el

llamado sexual es un proceso que contribuye a la emergencia de patrones autoorganizados de distribución espacial de los machos.

d) Competencia local entre machos después de la localización de la hembra.

e) Cooperación local entre las hembras para atraer a los machos durante el llamado sexual.

f) El crecimiento poblacional de la PM tuvo un impacto en la disminución de frutos del manzano en condiciones de cultivo y por lo tanto pérdidas económicas, por lo que, se determina la emergencia de la actividad de plaga de la PM como una propiedad global del sistema.

g) Las migraciones de hembras se manifiestan en condiciones de sobrepoblación de la PM, por la la falta de disponibilidad tanto de sitios de oviposición como de suministro de alimento por parte de las plantas hospederas.

h) Adicional a las migraciones de hembras, las microextinciones locales-temporales de hembras son elementos relacionados a la diapausa y/o metapoblaciones. Estos resultados fueron consistentes con la literatura.

Estas propiedades globales indican que a partir del proceso de comunicación *emisor-mensaje-receptor* mediado por mensajes químicos, es posible establecer reglas simples de interacciones ecológicas inter e intraespecíficas (sección A.1.2) para delimitar el sistema complejo de la comunicación química sexual de la polilla del manzano.

El modelo virtual del comportamiento y la etología moderna

De manera general, los conceptos de la complejidad y el uso de los modelos basados en agentes proporcionan un enfoque integrador de las interacciones ecológicas de los insectos. Incluso, en la etología se ha generado una alternativa al abordaje del comportamiento de estos. Si bien, ya se ha descrito el comportamiento reproductivo de algunos insectos parasitoides mediante modelos matemáticos, no consideran las interacciones entre organismos [Houston et al., 1988] desde una visión integral. Por otra parte, al igual que los modelos matemáticos, los MBA requieren de simplificaciones y supuestos que dan pauta a la mejora de los mismos con los datos experimentales. En particular, el MBA del sistema de este estudio, es similar a algunas técnicas de modelos dinámicos de la eto-ecología contemporánea. Para ambos, el comportamiento de los organismos es crucial y se acercan más a las contribuciones de tipo conceptual y explicativas que las predictivas [Carranza et al., 2010].

El diseño y las aplicaciones de los MBA son utilizados en mayor medida para tratar las interrogantes de los patrones complejos. Los MBA son innovadores en el abordaje de las interacciones ecológicas en general, posibilitan la reinvención de las técnicas y métodos de otras disciplinas como la ecología y en especial de la etología. Para el modelado del sistema de este trabajo, los MBA son significativos por la obtención de matrices de datos de la dinámica espaciotemporal a partir de simulaciones, además, la interfaz gráfica del software NetLogo ha sido útil en facilitar la experiencia virtual de *observar* el comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano en un monocultivo de manzano, y es en este sentido que reinventa el conocimiento empírico de las ciencias de la vida, ya que los modelos describen las actividades de los agentes [Bonabeau, 2002]. Por tanto, la incorporación de lo que el observador reporta desde la interfaz gráfica en cuanto al desplazamiento, los movimientos y de manera general el comportamiento de las polillas durante el comportamiento precopulatorio, sugieren un método integral para la etología. Con el ejemplo de esta investigación, se abre la posibilidad de considerar como una alternativa, la integración de los modelos basados en agentes a las técnicas y métodos de investigación del comportamiento

de los insectos (Cuadro 6.6).

Desde la visión sistémica, el modelo basado en agentes del sistema de interés se diseñó y construyó con un propósito, el de identificar las propiedades emergentes a partir de la definición y los datos obtenidos *in silico* del sistema de las relaciones ecológicas insecto-insecto y planta-insecto de la polilla del manzano y su hospedero principal, la planta del manzano, que interactúan a partir del proceso de comunicación mediado por el flujo de mensajes químicos a través de reglas simples. Sin embargo, las propiedades emergentes no esperadas, indican que el sistema es creativo y por tanto no pueden ser pronosticadas. Las cualidades globales de este sistema dan pie a la sugerencia de los MBA para complementar estudios de otros procesos que pueden ser abordados desde otras líneas de investigación, tal es el caso de las estructuras poblacionales, las migraciones, microextinciones, el comportamiento sexual y la actividad de plaga de la polilla del manzano.

7 Conclusiones

- Mediante un enfoque integrador, fue posible construir el marco teórico-conceptual del modelo conceptual del sistema de interacciones ecológicas que intervienen en el comportamiento sexual de *C. pomonella* en un contexto de comunicación química y explorar su dinámica en el espacio-tiempo en un modelo basado en agentes. Bajo las condiciones y supuestos establecidos, se demostró que cumple con los principios elementales que caracterizan a un sistema complejo.

- Respecto al objetivo (a), la delimitación del sistema de interés se estableció a través del planteamiento de las condiciones iniciales, los supuestos y las reglas de interacciones entre los elementos que lo componen.

- En cuanto al objetivo (b), la exploración de la dinámica espacio-temporal de este sistema permitió dar cuenta de la pertinencia de elaborar y proponer un método en el que se incluye a) la delimitación de un sistema, b) la identificación y selección de los componentes con capacidad de relacionarse, y c) las reglas de interacción entre estos. Este nuevo objeto, al que se nombra sistema, se ha explorado mediante las herramientas de la complejidad, y permitan identificar sus dinámicas espaciotemporales, en este caso, a través de un modelo computacional basado en agentes, cuyo propósito es el de priorizar las interacciones e identificar las propiedades emergentes.

- Con relación al objetivo (c), la determinación de las propiedades emergentes es factible mediante la exploración de la dinámica espaciotemporal *in silico* de este sistema, a través de los modelos basados en agentes. Sin embargo, es necesario complementar estos resultados exploratorios con estudios enfocados en cada una de estas propiedades, lo cual abre la posibilidad de proponer nuevas líneas de investigación.

- Los modelos basados en agentes son adecuados para explorar las cualidades emergentes de sistemas que involucran las interacciones ecológicas en general, incluso aquellas de importancia económica de insectos con actividad de plaga que utilizan sustancias químicas para comunicarse. El uso de esta herramienta facilitó la descripción de la dinámica espaciotemporal del comportamiento de la polilla del manzano, y los posibles escenarios bajo el efecto de distintas densidades de PDM. Los resultados sugieren el uso de estos modelos para complementar estrategias de monitoreo de insectos con actividad de plaga.

- Las herramientas computacionales son apropiadas para reproducir, explorar y describir la dinámica de las interacciones de un sistema en el espacio-tiempo, son de menor costo que cualquier trabajo experimental o de campo para cualquier tipo de investigación. No obstante, se debe tener presente que los MBA se encuentran en constante retroalimentación, por lo que el MBA de este sistema en particular está sujeto a mejoras, modificaciones y/o propuestas de nuevas variables y parámetros que complementen las estrategias de monitoreo de los insectos con actividad de plaga.

- Por último, en este estudio se integraron los postulados y principios de las disciplinas involucradas: física, química, biología, matemáticas y ecología a través de los principios de la complejidad, para obtener un enfoque nuevo de un problema que ya ha sido abordado desde otras áreas. La evaluación de sistemas complejos exige el acercamiento interdisciplinario para obtener ópticas integradas de un mismo problema y con ello, la búsqueda de nuevas soluciones.

Referencias

- Abdou, M., Hamill, L., & Gilbert, N. (2012). Designing and building an agent-based model. *Agent-based models of geographical systems*, 141–165. Springer.
- Agroasemex, S.A. (2019). *Las plagas producen pérdidas de hasta un 40 por ciento en la producción agrícola, revela estudio de la fao*. https://www.gob.mx/agroasemex/. https://t.ly/sbWe. Last checked on Oct 13, 2021
- Alston, D. G. & Reding, M. E. (2011). *Codling moth cydia pomonella*.
- Anaya-Lang, A. L. (1989). Papel de los aleloquímicos en el manejo de los recursos naturales. *Botanical Sciences*, 1(49), 85–98.
- Anderson, P., Hansson, B., & Löfqvist, J. (1995). Plant-odour-specific receptor neurones on the antennae of female and male spodoptera littoralis. *Physiological entomology*, 20(3), 189–198.
- Ansebo, L., Coracini, M., Bengtsson, M., Liblikas, I., Ramirez, M., Borg-Karlson, A.-K., Tasin, M., & Witzgall, P. (2004). Antennal and behavioural response of codling moth cydia pomonella to plant volatiles. *Journal of applied entomology*, 128(7), 488–493.
- Ayasse, M., Paxton, R. J., & Tengö, J. (2001). Mating behavior and chemical communication in the order hymenoptera. *Annual review of entomology*, 46(1), 31–78.
- Bäckman, A.-C., Anderson, P., Bengtsson, M., Löfqvist, J., Unelius, C. R., & Witzgall, P. (2000). Antennal response of codling moth males, cydia pomonella l.(lepidoptera: Tortricidae), to the geometric isomers of codlemone and codlemone acetate. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(6), 513–519.
- Batiste, W. C., Olson, W. H., & Berlowitz, A. (1973). Codling moth: influence of temperature and daylight intensity on periodicity of daily flight in the field. *Journal of Economic Entomology*, 66(4), 883–892.
- Berryman, A. & Millstein, J. (1989). Are ecological systems chaotic—and if not, why not? *Trends in Ecology & Evolution*, 4(1), 26–28.
- Bertalanffy, L. v. (1969). *General system theory: Foundations, development, applications* (1 ed.). Penguin University Books. George Braziller Inc.
- Boake, C. R., Shelly, T. E., & Kaneshiro, K. Y. (1996). Sexual selection in relation to pest-management strategies. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 211–229.
- Bonabeau, E. (2002). Agent-based modeling: Methods and techniques for simulating human systems. *Proceedings of the national academy of sciences*, 99(suppl_3), 7280–7287.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., Aron, S., & Camazine, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends in ecology & evolution*, 12(5), 188–193.
- Bouncken, R. B., Gast, J., Kraus, S., & Bogers, M. (2015). Coopetition: a systematic review, synthesis, and future research directions. *Review of managerial science*, 9, 577–601.
- Bourke (1999). Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. *Journal of evolutionary Biology*, 12(2), 245–257.
- Box, G. E. P. (1976). Science and statistics. *Journal of the American Statistical Association*, 71(356), 791–799.
- Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L., et al. (1998). *Principles of animal communication* (2 ed.). Sinauer Associates, Inc.
- Brandenburger, A. M. & Nalebuff, B. J. (2011). *Co-opetition*. Currency.
- Bruce, H. M. (1970). Pheromones. *British Medical Bulletin*, 26(1), 10–13.
- Brunner, J. (1993). *WSU Tree Fruit*. http://http://treefruit.wsu.edu/crop-protection/opm/codling-moth/. [Online; accessed 23-diciembre-2021].
- Camazine, S., Deneubourg, J., Franks, N., Sneyd, J., Theraulaz, G., & Bonabeau, E. (2001). *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press.
- Camazine, S., Sneyd, J., Jenkins, M. J., & Murray, J. (1990). A mathematical model of self-organized pattern formation on the combs of honeybee colonies. *Journal of Theoretical Biology*, 147(4), 553–571.
- Cantúa Ayala, J. A., Flores Olivas, A., & Valenzuela Soto, J. H. (2019). Compuestos orgánicos volátiles de plantas inducidos por insectos: situación actual en méxico. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 10(3), 729–742.
- Capra, F. (2002). *Las conexiones ocultas: Implicaciones sociales, medioambientales, económicas y biológicas de una nueva visión del mundo*. Editorial Anagrama,.
- Cardoso, C., Bert, F., & Podestá, G. (2011). Modelos basados en agentes (mba): definición, alcances y limitaciones. *Instituto Interamericano para la investigación del cambio global*.
- Cardé, R. T. & Baker, T. C. (1984). Sexual communication with pheromones. *Chemical ecology of insects*, 355–383. Springer.

- Cardé, R. T. & Minks, A. K. (1995). Control of moth pests by mating disruption: successes and constraints. *Annual review of entomology*, 40(1), 559–585.
- Carranza, A. J., Álvarez, G. F., de Reyna, A., Luis, M., Bernstein, C., Cassini, M., Colmenares Gil, F., Gomendio, M., Gómez Crespo, J. C., Hermitte, G., et al. (2010). *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Servicio de Publicaciones.
- Casado, D. et al. (2007). *Cydia pomonella (L.) behavior and responses to host volatiles*. Universitat de Lleida.
- Castrovillo, P. & Cardé, R. (1980). Male codling moth (laspeyresia pomonella) orientation to visual cues in the presence of pheromone and sequences of courtship behaviors. *Annals of the Entomological Society of America*, 73(1), 100–105.
- Chapman, R. F. (1998). *The insects: structure and function*. Cambridge university press.
- Cichón, L. I. (2004). *Control de poblaciones de Cydia pomonella L.(Lepidoptera: Tortricidae) mediante la técnica de la confusión sexual en el Alto Valle del Río Negro y Neuquén*. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Cocho, G. (2017). *Ciencia Humanismo Sociedad: De los sistemas complejos a la imaginación heterodoxa*. CopIt ArXives.
- Conchou, L., Lucas, P., Meslin, C., Proffit, M., Staudt, M., & Renou, M. (2019). Insect odorscapes: from plant volatiles to natural olfactory scenes. *Frontiers in physiology*, 10, 972.
- Coracini, M., Bengtsson, M., Liblikas, I., & Witzgall, P. (2004). Attraction of codling moth males to apple volatiles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110(1), 1–10.
- Corning, P. A. (1998). Synergy: Another idea whose time has come? *Journal of Social and Evolutionary Systems*, 21(1), 1–6.
- Crane, E. (1991). Honey from honeybees and other insects. *Ethology Ecology & Evolution*, 3(sup1), 100–105.
- Crozier, R. H., Pamilo, P., et al. (1996). *Evolution of social insect colonies*. Oxford University.
- Curkovic, T. & Brunner, J. (2007). Pheromone inhibitors for pandemis pyrusana males (lepidoptera: Tortricidae). *Spanish Journal of Agricultural Research*, 5(3), 385–388.
- Curtis, H. & Schnek, A. (2008). *Curtis. biologia*. Ed. Médica Panamericana.
- DeAngelis, D. L. & Mooij, W. M. (2005). Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 147–168.
- Deneubourg, J. L., Aron, S., Goss, S., Pasteels, J., & Duerinck, G. (1986). Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica D: nonlinear phenomena*, 22(1-3), 176–186.
- Dent, D. & Binks, R. H. (2020). *Insect pest management*. Cabi.
- Di Ieva, A. et al. (2016). *The fractal geometry of the brain*, volume 22. Springer.
- Dicke, M. & Sabelis, M. W. (1988). Infochemical Terminology: Based on Cost-Benefit Analysis Rather than Origin of Compounds? *Functional Ecology*, 2(2), 131. https://doi.org/10.2307/2389687
- Dijkgraaf, S. (2018). *Mechanoreception*. https://www.britannica.com. https://www.britannica.com/science/mechanoreception/. Last checked on Nov 01, 2013
- Dorigo, M., Bonabeau, E., & Theraulaz, G. (2000). Ant algorithms and stigmergy. *Future generation computer systems*, 16(8), 851–871.
- Escudero, I. F. (1999). Evolución de la eusociabilidad en los insectos. *Boletín de la SEA (Sociedad Entomológica Aragonesa)*, 713–726.
- Falconí, J. (2013). Manejo integrado de plagas y enfermedades en el cultivo de kiwicha. *Guía técnica. Ancash, Perú*.
- Feinerman, O. & Korman, A. (2017). Individual versus collective cognition in social insects. *Journal of Experimental Biology*, 220(1), 73–82.
- Fernandez, D. E. (2012). *Cydia pomonella (L.)(Lepidoptera: Tortricidae). Aspectos de su taxonomía, comportamiento y monitoreo aplicados a programas de control en grandes áreas*. Departament de Producció Vegetal i Ciència Forestal, Universitat de Lleida.
- Ferro, D. N. & Akre, R. D. (1975). Reproductive morphology and mechanics of mating of the codling moth, laspeyresia pomonella. *Annals of the entomological Society of America*, 68(3), 417–424.
- Forney, C. F., Mattheis, J. P., & Baldwin, E. A. (2009). Effects on flavor. *Modified and controlled atmospheres for the storage, transportation, and packaging of horticultural commodities*, 137–176. CRC Press.
- Galinato, S. P., Gallardo, R. K., Granatstein, D. M., & Willett, M. (2018). Economic impact of a potential expansion of pest infestation: Apple maggot in washington state. *HortTechnology*, 28(5), 651–659.
- García-Barros, E., Romo, H., i Monteys, V. S., Munguira, M. L., Baixeras, J., Moreno, A. V., & García, J. L. Y. (2015). Orden lepidoptera. *Revista IDE@-SEA*, 65, 1–21.
- García Villalobos, J. C., Mateos de Cabo, R., & Olmedo Fernández, E. (2005). De la linealidad a la complejidad: Hacia un nuevo paradigma. *Cuadernos de Estudios Empresariales*, 73–92.

- García, P. C., Rosano, F. L., & Alatriste, F. R. (2016). Cicic 2016 - modelacion basada en agentes como instrumento de analisis socioeconomico: el fenomeno del trueque para disminuir la pobreza alimentaria en mexico. *Memorias de la Sexta Conferencia Iberoamericana de Complejidad, Informatica y Cibernetica (CICIC 2016)*, 135–139. conference ; Conference date: 01-01-2016.
- García de Otazo, J. (1992). *La problemática de la replantación de frutales en las comarcas frutícolas de lleida*.
- García-Franco, J. & Aguirre Jaimes, A. (2021). *Biocomunicación: cómo se comunican los organismos en la naturaleza*. https://www.inecol.mx. https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/ct-menu-item-25/ct-menu-item-27/17-ciencia-hoy/1279-biocomunicacion-como-se-comunican-los-organismos-en-la-naturaleza. Last checked on Dic 12, 2021
- Garnica, A. G. & Rivero, A. A. L. (2004). Clúster y coo-petencia (cooperación y competencia) industrial: algunos elementos teóricos por considerar. *Problemas del desarrollo*, 141–161.
- Gatehouse, J. A. (2002). Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. *New phytologist*, 156(2), 145–169.
- Geier, P. (1963). The life history of codling moth, cydia pomonella (l)(lepidoptera: Tortricidae), in the australian capital territory. *Australian journal of zoology*, 11(3), 323–367.
- Gómez-Diaz, J., García-Garnica, A., & Curiel-Avilés, G. (2019). La coopetencia, interacción de dos relaciones antagónicas. *Dimensión Empresarial*, 17(1), 130–137.
- Goodwin, B. C. et al. (1963). Temporal organization in cells. a dynamic theory of cellular control processes. *Temporal organization in cells. A dynamic theory of cellular control processes.*
- Gould, S. J. (1987). Is a new and general theory of evolution emerging? *Self-organizing systems: The emergence of order*, 113–130.
- Greenfield, M. D. (1981). Moth sex pheromones: an evolutionary perspective. *The Florida Entomologist*, 64(1), 4–17.
- Grimm, V., Railsback, S. F., Vincenot, C. E., Berger, U., Gallagher, C., DeAngelis, D. L., Edmonds, B., Ge, J., Giske, J., Groeneveld, J., Johnston, A. S., Milles, A., Nabe-Nielsen, J., Polhill, G., Radchuk, V., Rohwäder, M.-S., Stillman, R. A., Thiele, J. C., & Ayllón, D. (2020). The odd protocol for describing agent-based and other simulation models: A second update to improve clarity, replication, and structural realism. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 23(2), 7. https://doi.org/10.18564/jasss.4259
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W. M., Railsback, S. F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., & DeAngelis, D. L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *science*, 310(5750), 987–991.
- Hahn, J. (2019). *Codling moths in home orchards*. http://https://extension.umn.edu/yard-and-garden-insects/codling-moths/. [Online; accessed 23-diciembre-2021].
- Hallem, E. A., Dahanukar, A., & Carlson, J. R. (2006). Insect odor and taste receptors. *Annu. Rev. Entomol.*, 51, 113–135.
- Hastings, Alan y Harrison, S. (1994). Metapopulation dynamics and genetics. *Annual review of Ecology and Systematics*, 25(1), 167–188.
- Hernandez, D. (2014). Difusión anómala: fundamentos y aplicaciones. *Miscelánea Matemática*, 58, 37–51.
- Houston, A., Clark, C., McNamara, J., & Mangel, M. (1988). Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature*, 332(6159), 29–34.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J.-L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C., & Theraulaz, G. (2005). Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal behaviour*, 69(1), 169–180.
- Johansson, B. G. & Jones, T. M. (2007). The role of chemical communication in mate choice. *Biological Reviews*, 82(2), 265–289.
- Johnson, J. (2013). Pest control in postharvest nuts. *Improving the safety and quality of nuts*, 56–87. Elsevier.
- Jumean, Z., Wood, C., & Gries, G. (2009). Frequency distribution of larval codling moth, cydia pomonella l., aggregations on trees in unmanaged apple orchards of the pacific northwest. *Environmental entomology*, 38(5), 1395–1399.
- Kaissling, K.-E., Kasang, G., Bestmann, H., Stransky, W., & Vostrowsky, O. (1978). A new pheromone of the silkworm moth bombyx mori. *The Science of Nature*, 65(7), 382–384.
- Karlson, P. & Butenandt, A. (1959). Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual review of entomology*, 4(1), 39–58.
- Kauffman, S. A. (1995). *At home in the universe: The search for laws of self-organization and complexity*. Oxford University Press, USA.
- Kitano, H. (2002). Computational systems biology. *Nature*, 420(6912), 206–210.
- Lago, J., Fernandez, D. E., Cichon, L., & Garrido, S. A. (2015). *Frutales de pepita: Cydia pomonella Linnaeus (Gusano de la pera y la manzana)*, volume 1, (Chapter 4, 73–105). INTA, (1 ed.). An optional note.

- Landolt, P. J. & Phillips, T. W. (1997). Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. *Annual review of entomology*, 42(1), 371–391.
- Law, J. H. & Regnier, F. E. (1971). Pheromones. *Annual review of biochemistry*, 40(1), 533–548.
- Leonhardt, S. D., Menzel, F., Nehring, V., & Schmitt, T. (2016). Ecology and evolution of communication in social insects. *Cell*, 164(6), 1277–1287.
- Levin, S. A. (1998). Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1(5), 431–436.
- Li, L., Peng, H., Kurths, J., Yang, Y., & Schellnhuber, H. J. (2014). Chaos–order transition in foraging behavior of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(23), 8392–8397.
- Löfstedt, C. & Kozlov, M. (1997). A phylogenetic analysis of pheromone communication in primitive moths. *Insect pheromone research*, 473–489. Springer.
- Logan, J. & Allen, J. (1992). Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. *Annual Review of Entomology*, 37(1), 455–477.
- Logan, J. & Hilbert, D. (1983). Modeling the effects of temperature on arthropod population systems. *Developments in Environmental Modelling*, volume 5, 113–122. Elsevier.
- Lopez Herrera, M. S. (2010). Autómatas celulares bidimensionales. *Revista de Información, Tecnología y Sociedad*, 5.
- Lustig, A., James, A., Anderson, D., & Plank, M. (2019). Pest control at a regional scale: Identifying key criteria using a spatially explicit, agent-based model. *Journal of Applied Ecology*, 56(7), 1515–1527.
- MacMahon, J. A., Phillips, D. L., Robinson, J. V., & Schimpf, D. J. (1978). Levels of biological organization: an organism-centered approach. *BioScience*, 28(11), 700–704.
- Manson, S. M., Sun, S., & Bonsal, D. (2012). Agent-based modeling and complexity. *Agent-based models of geographical systems*, 125–139. Springer.
- Masson, C. & Mustaparta, H. (1990). Chemical information processing in the olfactory system of insects. *Physiological Reviews*, 70(1), 199–245.
- Mattelart, A. & Mattelart, M. (1997). *Historia de las teorías de la comunicación* (1 ed.), volume 4 of *10*. Paidós. An optional note.
- McLane, A. J., Semeniuk, C., McDermid, G. J., & Marceau, D. J. (2011). The role of agent-based models in wildlife ecology and management. *Ecological modelling*, 222(8), 1544–1556.
- Miramontes, O. (2000). Orden y caos en la organización social de las hormigas. *Ciencias*, 59, 32–55.
- Miramontes, O. & De Souza, O. (2008). Individual basis for collective behaviour in the termite, cornitermes cumulans. *Journal of Insect Science*, 8(1), 22.
- Miramontes, O., Sole, R. V., & Goodwin, B. C. (2001). Neural networks as sources of chaotic motor activity in ants and how complexity develops at the social scale. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 11(06), 1655–1664.
- Mitchell, M. (2009). *Complexity: A guided tour*. Oxford University Press.
- Mithöfer, A. & Boland, W. (2016). Do you speak chemistry? small chemical compounds represent the evolutionary oldest form of communication between organisms. *EMBO reports*, 17(5), 626–629.
- Morales Aymerich, J. P. (2011). La capacidad de carga: conceptos y usos. *Recursos Naturales y Ambiente Número 63 (Agosto 2011), páginas 47-53*.
- Nikolic, K., Selamovska, A., Nikolic, Z., & Djordjevic, M. B. (2018). The influence of the anthropogenic factor on the biodiversity of codling moth natural enemies. *Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences, JAFES*, 72(3), 52–58.
- Odell, J. J., Parunak, H. V. D., Fleischer, M., & Brueckner, S. (2002). Modeling agents and their environment. *International Workshop on Agent-Oriented Software Engineering*, 16–31.
- Odum, Eugene P y Smalley, A. E. (1959). Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 45(4), 617–622.
- Page, R. E. & Mitchell, S. D. (1990). Self organization and adaptation in insect societies. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, 1990, 289 – 298.
- Page Jr, R. E. & Mitchell, S. D. (1998). Self-organization and the evolution of division of labor. *Apidologie*, 29(1-2), 171–190.
- Pan, X. Y. & Zhang, F. (2020). Advances in biological control of the german cockroach, blattella germanica (l.). *Biological Control*, 142, 104104.
- Pasteels, J., Deneubourg, J.-L., & Goss, S. (1987). Self-organization mechanisms in ant societies (i): Trail recruitment to newly discovered food sources. *From individual to collective behavior in social insects*, 155–175.
- Pichersky, E. & Gershenzon, J. (2002). The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current opinion in plant biology*, 5(3), 237–243.

- Pollard, E. & Yates, T. (1992). The extinction and foundation of local butterfly populations in relation to population variability and other factors. *Ecological Entomology*, 17(3), 249–254.
- Pszczolkowski, M. A., Matos, L. F., Brown, R., & Brown, J. J. (2002). Feeding and development of cydia pomonella (lepidoptera: Tortricidae) larvae on apple leaves. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(5), 603–607.
- Rankin, M. & Burchsted, J. (1992). The cost of migration in insects. *Annual review of entomology*, 37(1), 533–559.
- Rebaudo, F., Crespo-Pérez, V., Silvain, J.-F., & Dangles, O. (2011). Agent-based modeling of human-induced spread of invasive species in agricultural landscapes: insights from the potato moth in ecuador. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 14(3), 7.
- Rebaudo, F. & Dangles, O. (2013). An agent-based modeling framework for integrated pest management dissemination programs. *Environmental modelling & software*, 45, 141–149.
- Reddy, G. V. & Guerrero, A. (2004). Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in plant science*, 9(5), 253–261.
- Regnier, F. E. & Law, J. H. (1968). Insect pheromones. *Journal of Lipid Research*, 9(5), 541–551.
- Ringo, J. (1996). Sexual receptivity in insects. *Annual review of entomology*, 41(1), 473–494.
- Rodríguez, S. S. & Alatriste, F. R. (2023). La coopetencia como un fenómeno emergente. un modelo basado en agentes. *Revista Universidad y Empresa*, 25(45), 1–31.
- Rodríguez, M. (2003). *Autómatas celulares. aspectos generales*. http://www.sgapeio.es/INFORMEST/VICongreso/taller/applets/biomates/ace/ace_intro/ace_intro.htm. [Internet; descargado 10-sep-2022]
- Roelofs, W., Comeau, A., Hill, A., & Milicevic, G. (1971). Sex attractant of the codling moth: characterization with electroantennogram technique. *Science*, 174(4006), 297–299.
- Rohani, P., Miramontes, O., & Hassell, M. P. (1994). Quasiperiodicity and chaos in population models. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 258(1351), 17–22.
- Rojas, J. C. & Malo, E. A. (2019). *Temas selectos en ecología química de insectos*. El Colegio de la Frontera Sur.
- Romanelli, L. (2006). Teoría del caos en los sistemas biológicos. *Rev Argent Cardiol*, 74(6), 478–482.
- Romero-López, A., Arzuffi, R., Morón, M., del suelo, P., Rodríguez del Bosque, L., & Morón, M. (2010). Comunicación química sexual. *LA Rodríguez del Bosque y MA Morón [eds.], Plagas del Suelo. Mundi-Prensa, México*, 83–96.
- Romero López, Á. A. (2003). *Ecología química del escarabajo Phyllophaga obsoleta (Coleoptera: Melolonthidae)*. Instituto Politécnico Nacional.
- Romero-López, A. A. (2012). Uso de feromonas sexuales para el conocimiento y manejo de los "ensambles gallina ciega" en méxico. *Interciencia*, 37(7).
- Romero-López, A. A. (2016). Comunicación química de coleópteros melolonthidae distribuidos en méxico: a una década de distancia. *Dugesiana*, 23(1), 59–73.
- Romero-López, A. A., Arzuffi, R., & Morón, M. Á. (2005). Feromonas y atrayentes sexuales de coleópteros melolonthidae de importancia agrícola. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(2), 233–245.
- Røstelien, T., Borg-Karlson, A.-K., Fäldt, J., Jacobsson, U., & Mustaparta, H. (2000). The plant sesquiterpene germacrene d specifically activates a major type of antennal receptor neuron of the tobacco budworm moth heliothis virescens. *Chemical Senses*, 25(2), 141–148.
- Salgado, M. & Gilbert, N. (2013). Agent based modelling. *Handbook of quantitative methods for educational research*, 247–265. Brill.
- Sánchez Garduño, F. & Gutiérrez Sánchez, J. L. (2020). La alometría, una ley de potencias ubicua en la estructura de los seres vivos. *Inter disciplina*, 8(20), 11–22.
- SIAP (2020). *Panorama agroalimentario 2020*. https://nube.siap.gob.mx/gobmx_publicaciones_siap/pag/2020/Atlas-Agroalimentario-2020.
- Solé, R., Miramontes, O., & Goodwin, B. (1993a). Emergent behavior in insect societies: Global oscillations, chaos and computation. *Interdisciplinary approaches to nonlinear complex systems*, 77–88. Springer.
- Solé, R. V., Miramontes, O., & Goodwin, B. C. (1993b). Oscillations and chaos in ant societies. *Journal of theoretical Biology*, 161(3), 343–357.
- Soria Baráibar, J. (2010). Manual del duraznero. manejo integrado de plagas y enfermedades. *INIA Boletín de Divulgación; 99*.
- Stephanopoulos, G., Alper, H., & Moxley, J. (2004). Exploiting biological complexity for strain improvement through systems biology. *Nature biotechnology*, 22(10), 1261–1267.
- Strogatz, S. H. (1994). *Nonlinear Dynamics and Chaos With Applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering*. Perseus Books.

- Sullivan, A., An, L., & York, A. (2018). Which perspective of institutional change best fits empirical data? an agent-based model comparison of rational choice and cultural diffusion in invasive plant management. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 21(1).
- Sumpter, D. J. & Beekman, M. (2003). From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Animal behaviour*, 66(2), 273–280.
- Sánchez-Hernández, A. (2016). *Caminatas aleatorias con memoria: un modelo simple para el forrajeo animal*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Tadic, M. (1957). Jabucni smota\'ac (carpocatjsa pornonella l.), biologija kao osnova za njegovo suzbijanje [the biology of the codling moth as the basis for its control). *Univerzitet Beogradu.[Translated by USDA, NSF, 1963, 97 p. OTS 60-2]*, 681.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J.-L. (1998). The origin of nest complexity in social insects. *Complexity*, 3(6), 15–25.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J.-L. (1999). The mechanisms and rules of coordinated building in social insects. *Information processing in social insects*, 309–330. Springer.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., Nicolis, S. C., Solé, R. V., Fourcassié, V., Blanco, S., Fournier, R., Joly, J.-L., Fernández, P., Grimal, A., et al. (2002). Spatial patterns in ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(15), 9645–9649.
- Theraulaz, G., Gautrais, J., Camazine, S., & Deneubourg, J.-L. (2003). The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 361(1807), 1263–1282.
- Thompson, D. W. (1942). *On growth and form*, volume 2. Cambridge university press Cambridge.
- Tinbergen, N. (1948). Social releasers and the experimental method required for their study. *The Wilson Bulletin*, 6–51.
- Toranzo, J. (2016). *Producción mundial de manzanas y peras*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Urretabizcaya, N., Vasicek, A., & Saini, E. D. (2010). Insectos perjudiciales de importancia agronómica: I. lepidópteros. Technical report, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (Argentina).
- Urretabizkaya, N., Vasicek, A., & Saini, E. (2010). Insectos perjudiciales de importancia agronómica. i. *Lepidópteros. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Universidad Nacional de Lomas de Zamora y Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina*.
- Visscher, P. K. (2003). How self-organization evolves. *Nature*, 421(6925), 799–800.
- Von Frisch, K. (1962). The dance language and orientation of bees. *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press.
- Ward, A., Moore, C., Anitha, V., Wightman, J., & Rogers, D. J. (2002). Identification of the sex pheromone of holotrichia reynaudi. *Journal of chemical ecology*, 28(3), 515–522.
- Weisstein, E. W. (2002). *Cellular automaton*.
- West, S. A., Pen, I., & Griffin, A. S. (2002). Cooperation and competition between relatives. *Science*, 296(5565), 72–75.
- Whittaker, R. H. (1970). The biochemical ecology of higher plants. *Chemical ecology*, 3, 43–70.
- Wikipedia (2022a). *Geometría del taxista*. https://www.wikiwand.com/es/Geometr%C3%ADa_del_taxista. [Internet; descargado 10-sep-2022]
- Wikipedia (2022b). *Vecindad de von neumann*. https://hmong.es/wiki/Von_Neumann_neighbourhood. [Internet; descargado 10-sep-2022]
- Wilensky, U. (1997). *NetLogo Ants model*. http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Ants. [Online; accessed 10-septiembre-2021].
- Wilensky, U. & Guo, Y. (2016). Small bugs, big ideas: teaching complex systems principles through agent-based models of social insects. *ALIFE 2016, the Fifteenth International Conference on the Synthesis and Simulation of Living Systems*, 664–665.
- Wilensky, U. & Rand, W. (2015). *An introduction to agent-based modeling: modeling natural, social, and engineered complex systems with NetLogo*. Mit Press.
- Wilson, E. O. (1965). Chemical communication in the social insects: Insect societies are organized principally by complex systems of chemical signals. *Science*, 149(3688), 1064–1071.
- Witzany, G. (2014). Why biocommunication of animals? *Biocommunication of Animals*, 1–6. Springer.
- Witzgall, P., Bäckman, A.-C., Svensson, M., Koch, U., Rama, F., El-Sayed, A., Brauchli, J., Arn, H., Bengtsson, M., & Löfqvist, J. (1999). Behavioral observations of codling moth, cydia pomonella, in orchards permeated with synthetic pheromone. *BioControl*, 44(2), 211–237.
- Witzgall, P., Stelinski, L., Gut, L., & Thomson, D. (2008). Codling moth management and chemical ecology. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 503–522.

- Yang, Z., Bengtsson, M., & Witzgall, P. (2004). Host plant volatiles synergize response to sex pheromone in codling moth, cydia pomonella. *Journal of chemical ecology*, 30(3), 619–629.
- Zhang, B. & DeAngelis, D. L. (2020). An overview of agent-based models in plant biology and ecology. *Annals of botany*, 126(4), 539–557.
- Zhang, X. (1957). Taxonomic notes on the codling moth, carpocapsa pomonella l. *Sinkiang. Acta Entomologica Sinica*, 7, 467–472.
- Zhu, H. (2010). *The distribution and threats of invasive codling moth in china. presentation at potential invasive pests workshop. miami, fl.*
- Zoya, L. G. R. & Roggero, P. (2015). Modelos basados en agentes: aportes epistemológicos y teóricos para la investigación social. *Revista Mexicana de Ciencias Políticas y Sociales*, 60(225), 233–266.

A Anexo 1: Desarrollo del modelo. Modelos basados en agentes en la biología y ecología de los organismos

Los modelos basados en agentes (MBA) pertenecen a la clase de modelos integrales, en ellos se representan y exploran los atributos de complejidad propios de los sistemas complejos entre los cuales destacan la autoorganización y la no linealidad [Manson et al., 2012] que emergen de las interacciones locales internas durante la dinámica espacio-temporal. Por estas razones, los MBA son herramientas ampliamente utilizadas para el modelado de interacciones sistémicas [Manson et al., 2012], entre las preguntas a las que se intenta responder a través de la implementación de los MBA que abarcan aspectos biológicos y ecológicos de los organismos, está la de *¿cómo es que múltiples especies interactúan entre sí?* [Wilensky & Rand, 2015]. Si bien, los MBA han revolucionado diversas áreas de la biología para el estudio de plantas [Zhang & DeAngelis, 2020], la manera en cómo los animales perciben, aprenden y se adaptan a su entorno [DeAngelis & Mooij, 2005] y en general de las relaciones entre especies [McLane et al., 2011], no se ha reportado la implementación de estos modelos en las interacciones interespecíficas e intraespecíficas involucradas en la comunicación química de los organismos, ni otras propiedades en estas interacciones como la sinergia, la cual es otra de las cualidades cooperativas entre los elementos de un sistema complejo [Corning, 1998] autoorganizado de los seres vivos.

Definición: Modelos Basados en Agentes

Para construir un modelo que representa un problema real es necesario partir de supuestos, lo cual implica que las variables y los parámetros que se tendrán en cuenta dependerán de la pregunta de investigación. De acuerdo con el principio de George Box, un modelo, incluso complejo, es la simplificación de la realidad [Box, 1976]. Así en un modelo computacional, para representar un problema es necesario simplificar a través de supuestos.

Los MBAs o sistemas multiagentes son modelos computacionales conformados de una colección de entidades autónomas llamadas agentes que interactúan mediante reglas establecidas en un espacio virtual o ambiente determinado [Cardoso et al., 2011]. Se ejecutan como programas informáticos y se exploran a través de simulaciones para reproducir, "describir predecir y comprender un problema de estudio" [Zoya & Roggero, 2015] relacionados a procesos y fenómenos complejos, en estos modelos se representa el comportamiento y las interacciones de los agentes del sistema.

A través de un MBA se modela y simula el comportamiento de los elementos que conforman al sistema y de sus interacciones; capturan fenómenos emergentes y proporcionan una descripción natural del mismo. Los MBA son flexibles, permiten agregar más agentes a un mismo modelo, ajustar el comportamiento y categorizar variables de acuerdo a los parámetros que se hayan definidos. Además, es posible crear agregados o subgrupos en un mismo modelo, esta ventaja permite modular los niveles de descripción y por lo tanto de agregación [Bonabeau, 2002].

Agentes

Son entidades computacionales independientes de actores específicos, se diseñan de acuerdo a reglas simples, intercambian mensajes unos a otros según las reglas establecidas de interacción del sistema. Pueden ser personas, animales, incluso pueden representar objetos como organizaciones o estados siempre y cuando sean capaces de interactuar [Salgado & Gilbert, 2013].

Cuatro atributos elementales se reconocen en los agentes de un MBA [Abdou et al., 2012].

- Percepción. Los agentes tienen la capacidad de percibir su entorno, incluidos otros agentes cercanos.
- Ejecución. Entre los comportamientos que son capaces de realizar están el movimiento, la comunicación con otros agentes y la interacción de estos con su entorno.
- Memoria. Registran sus estados y comportamientos anteriores.
- Estrategia. Para que los agentes sean entidades activas en un modelo, operan de acuerdo a un conjunto de reglas y estrategias que determina, lo que deben hacer a continuación según su estado anterior y el actual.

Reglas de interacción

Determinan las acciones de un agente en un ambiente virtual. Por lo general, "una regla consta de dos partes: una condición, que especifica cuándo se ejecutará la regla ("disparar"), y una parte de acción, que determina cuál será la consecuencia de la activación de la regla" [Abdou et al., 2012].

Las interacciones y el cambio de comportamiento en los agentes del sistema se pueden representar a través de la determinación de reglas simples. Se ha sugerido el establecimiento de reglas con el siguiente ejemplo [Abdou et al., 2012]:

- **SI** la edad supera la esperanza de vida, **ENTONCES** muere.

Aplicación de Modelos Basados en Agentes al estudio de insectos

Como ya se ha mencionado, las sustancias que intervienen en la comunicación química de los insectos se han caracterizado en aspectos moleculares, no ha sido el caso de las interacciones de las cuales son intermediaras ni de su dinámica espacio-temporal, entre otros factores, debido a la volatilidad e inestabilidad de los compuestos [Cantúa Ayala et al., 2019]. Los Modelos basados en agentes son las herramientas apropiadas de los sistemas complejos para estas cuestiones, ofrecen la oportunidad de combinar datos empíricos y teóricos [Manson et al., 2012], cuando no se dispone de la información necesaria para abordar el problema de interés del objeto de estudio.

Antecedentes. Aplicación de Modelos Basados en Agentes al estudio de insectos

Cuestiones relacionadas al comportamiento colectivo y la autoorganización como emergencia de este tipo comportamiento han sido abordadas a través de modelos basados en agentes [Miramontes & De Souza, 2008,Wilensky & Guo, 2016]. Estos modelos son herramientas poderosas porque incorporan reglas básicas de comportamiento individual que capturan la esencia del problema que se explora [Miramontes & De Souza, 2008].

De los primeros MBAs que se han explorado a través de simulaciones y experimentos *in silico*, es el de la búsqueda de alimento de las hormigas a través de sustancias químicas (feromonas) [Wilensky, 1997].

Los MBA facilitan el enfoque inter y multidisciplinario del problema. Investigaciones recientes de carácter multi y transdisciplinario reportan el desarrollo de estos modelos para incrementar las estrategias del manejo integral de insectos con actividad de plaga (MIP), factores sociales y ecológicos se han incluido para la toma de decisiones [Rebaudo & Dangles, 2013]; incluso han revelado información importante acerca de la evaluación del impacto de diferentes estrategias de manejo de plagas en el contexto espacio-temporal [Lustig et al., 2019]; los MBA han permitido encontrar algunos fenómenos emergentes a través de las interacciones colectivas para explorar la toma de decisiones y la difusión cultural del manejo de organismos invasores como las plantas [Sullivan et al., 2018]. Estas evidencias indican que el enfoque sistémico a través de los MBA facilitan la integración multidisciplinaria para explorar las interacciones de diversas especies y complementar los programas de monitoreo de insectos.

¿Por qué implementar un MBA en este estudio?

A pesar de los esfuerzos para incrementar el conocimiento del comportamiento de insectos sociales y las estrategias de manejo y monitoreo de insectos, cuyos hábitos repercuten en actividades humanas a través de MBA, no se han reportado estudios acerca del comportamiento ni las interacciones mediadas por mensajes químicos de los insectos solitarios desde esta perspectiva.

Aún, cuando la comunicación química es elemental para la mayoría de los insectos, tampoco se ha considerado en estos estudios el enfoque sistémico. Estos motivos permiten que esta investigación tenga como objetivo principal contextualizar el estudio de las interacciones de importancia económica de insectos solitarios que utilizan mensajes químicos en las interacciones interespecíficas (planta-insecto) e intraespecíficas (insecto-insecto) y la exploración de patrones emergentes en su dinámica a través de un MBA. Para este estudio se ha tomado como ejemplo la polilla del manzano en un huerto de PDM.

B Anexo II: Protocolo ODD

El protocolo ODD [1]Overview, Design concepts, Details, (ODD) por sus siglas en inglés, es un protocolo estandarizado que se utiliza para describir modelos basados en agentes [Grimm et al., 2020]., consta de siete secciones:

- Propósito
- Agentes, variables de estado y escalas
- Resumen y programación del proceso
- Principios básicos
- Inicialización
- Entrada
- Submodelos

Propósito

Este propósito es de exposición teórica. El modelo del sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.) se diseñó para explorar las propiedades emergentes a partir de las interacciones insecto-insecto y planta-insecto mediadas por mensajes químicos durante el comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.) y complementar el enfoque sistémico desde la ecología química, este modelo dinámico aborda de manera implícita el esquema básico de comunicación química (emisor-mensaje-receptor). La intención del uso de este modelo es para la generación de hipótesis a partir de distintos escenarios espaciotemporales de poblaciones de insectos.

Descripción de patrones

Se identifican cuatro patrones en este modelo.

a) La interacción insecto-insecto está dada por el patrón del comportamiento de la polilla del manzano, el cual está basado en el etograma del comportamiento sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.) que se muestra en el Cuadro 2.4.

b) La sinergia que se genera cuando la planta del manzano *Malus domestica* (Borkh) multiplica el efecto de la feromona sexual de la hembra, es la manera en que se genera la interacción planta-insecto.

c) La actividad sexual de la fase adulta de la polilla del manzano se modeló a partir de los datos obtenidos del comportamiento sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella* (L.).

d) La actividad alimentaria del estado larvario de las nuevas generaciones de la polilla del manzano *Cydia pomonella* en la planta hospedera: manzano *Malus domestica* (Borkh).

Agentes, variables de estado y escalas

Los agentes de este modelo se describen en el Cuadro B.1

*Cuadro B.1: Descripción de agentes del modelo de interacciones intra e interespecíficas mediadas por mensajes químicos de la polilla del manzano Cydia pomonella, *PDO: Parámetros definidos por el observador*

Entidades	**Parámetros**	**Escalas**	**Referencias**
(tipos)	(atributos)	(escalas)	
6*Hembras de *C. pomonella*	No. de hembras	cantidad de hembras / experimiento	no reportado
	vida media	12 días = 2880 ut	[Geier, 1963]
	DE vida media	± 4.67 días = 1120.8 ut	no reportado
	DE longevidad	± 2-19 días = 480 - 4560 ut	[Geier, 1963, García de Otazo, 1992, Casado et al., 2007]
	cantidad promedio de huevos que pone la hembra	± 60 u/hembra	[Geier, 1963, Cichón, 2004, Urretabizcaya et al., 2010]
4*Machos de *C. pomonella*	No. de machos	cantidad de machos / experimiento	no reportado
	vida media	11.5 días = 2760 ut	no [García de Otazo, 1992, Casado et al., 2007] *PDO
	DE vida media	± 6.47 días = 1552.8 ut	no reportado
	DE longevidad	± 8-15 días = 1920-3600 ut	[García de Otazo, 1992, Casado et al., 2007]
5plantas del manzano *M. domestica*	Densidad de árboles	individuos / ua	*PDO
	cantidad máxima de hembras refugiadas por planta	individuos/ua	no reportado, *PDO
	Cantidad promedio de alimento por planta	50 u	no reportado, *PDO
	DE del promedio de alimento por planta	10 u	no reportado, *PDO
	sinergia MQS	0-3 veces	[Yang et al., 2004], *PDO
1*larvas de c. *pomonella*	cantidad promedio de consumo de alimento por larva	0.1 frutos / larva	no reportado, definido por el observador

Los estados de los agentes se describen en el Cuadro B.2.

Cuadro B.2: Estados posibles de los agentes en el MBA

Estados

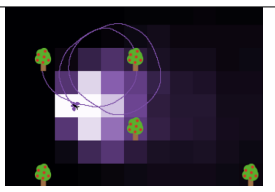
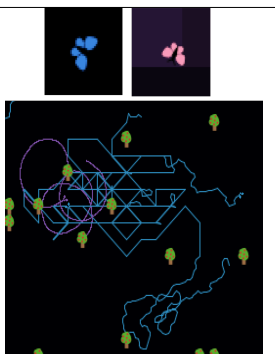
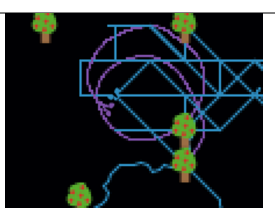
Netlogo	Agente	Estado
 4*	machos	E1 : virgen, vuela con movimiento browniano antes del llamado sexual E2 : movimiento anemotáctico en zigzag cuando el MQS es percibido E3 : apareado, sin movimiento durante la cópula
 3*	hembras	E1 : virgen, vuela con movimientos circulares alrededor de su planta hospedera mientras hace el llamado sexual de manera intermitente E2 : apareada y sin movimiento durante la cópula E3 : hembra grávida, sin movimiento, después de 5 días oviposita en la planta hospedera.
 2*	plantas del manzano	E1 : con frutos, la planta cuenta con recursos alimenticios E2 : sin fruto, las larvas se han terminado el alimento disponible.
2* 	mensaje químico sexual	E1 : se encuentra presente durante las fases 1) llamado sexual, 2) la búsqueda del macho hacia la hembra y 3) el cortejo E2 : ausente en la fase de la cópula

Para la representación de la dinámica del mensaje químico sexual durante la interacción insecto-insecto, se diseñó e implementó un modelo de autómatas celulares bidimensionales de acuerdo con el criterio de la vecindad de von Neumann (ir al anexo II C). Si la hembra se encuentra en cualquier parcela durante el llamado sexual, los cuatro próximos vecinos alrededor de ella (Norte, Sur, Este y Oeste) se tiñen de violeta (sección B.8.2).

Resumen y planificación de procesos

Procesos: Este modelo simula la secuencia del comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano *C. pomonella* a partir del esquema básico de comunicación (emsior-mensaje-receptor) en el que se identifican cuatro etapas descritas en el Cuadro 2.4 que se repiten cada 240 ticks (equivalente a cuatro horas) en distintas densidades de la planta del manzano. Los detalles del ciclo de vida se describen en el capítulo ??. La simulación del comportamiento precopulatorio en el MBA se muestra en el Cuadro B.3.

***Cuadro** B.3: Comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano C. pomonella en Netlogo*

Procesos	
Fases del comportamiento precopulatorio	mundo de Netlogo
Llamado sexual	
Búsqueda del macho hacia la hembra	
Cortejo	
Cópula	

El comportamiento precopulatorio comienza en la etapa (reproductiva) adulta de las polillas y se divide en cuatro fases. Durante 1) el **llamado sexual** la hembra modifica su estado, en el que mientras realiza el vuelo alrededor de la planta hospedera (manzano) emite feromonas que se mezclan con los compuestos volátiles del manzano, la mezcla de estas sustancias configuran el MQS. 2) **La búsqueda del macho hacia la hembra** es la siguiente fase en la que el macho se encuentra en constante vuelo modelado en movimientos brownianos, hasta que localiza a la hembra. Una vez que el macho encuentra a la hembra, el macho cambia su tipo de vuelo browniano a vuelo zigzagueante que sigue la pluma de olor generada por el MQS. 3) **El cortejo**, inicia con la persecución de la hembra por parte del macho. Finalmente, la hembra es capaz de tomar decisiones de apareamiento, la cual se modeló con una probabilidad en un rango de o a 100, la probabilidad de selección del macho es menor (< 100) o mayor (> 0) según el rango seleccionado. Si la hembra selecciona a un macho, 4) **La cópula** comienza cuando la hembra y el

macho se encuentran juntos para simular la monta, en este momento ya no se emiten MQS, la hembra pasa de estado virgen a apareada y grávida en todos los casos de apareamiento (Cuadro 5.1). Luego, la hembra oviposita en la planta hospedera, después de 15 días nuevos individuos adultos emergen de la planta hospedera en una proporción de sexos de $1:1$. Cada unidad de tiempo en ticks de Netlogo equivale a una hora en tiempo real, las escalas está definidas en el Cuadro B.1.

Principios básicos

Este modelo está basado en el modelo que simula "la búsqueda de alimento que hacen las hormigas" [Wilensky, 1997] en el que se utilizó el modelo de autómatas celulares para simular la feromona que se encarga de la segregación de las hormigas.

Los conceptos y principios básicos para el diseño y creación de este modelo son los siguientes:

a) Emergencia. La disminución del alimento en el huerto, El cambio en la estructura de las poblaciones de hembras, machos y huevos, las extinciones locales de machos y hembras, así como las migraciones de las hembras emergen de las interacciones locales insecto-insecto y planta-insecto.

b) Adecuación o "fitness". La selección sexual que realiza la hembra una vez que el macho actúa como emisor de un mensaje químico de corta distancia es un proceso de "decisión"que está determinado con una probabilidad, en el que si la probabilidad es $> 0{,}5$ la hembra se aparea con el macho, en caso contrario seguirá emitiendo mensajes químicos alrededor de la planta hospedera hasta que concluye su ciclo de vida (15 días ± 4.)

c) Objetivos. Generar una respuesta conductual en machos y hembras de *C. pomonella* después de la emisión de mensajes químicos. La conducta está descrita dentro del comportamiento precopulatorio de esta especie.

d) Predicciones. Las densidades de machos, hembras y huevos son diferentes para cada densidad de árboles. Si las poblaciones de hembra y machos rebasan la capacidad de carga del huerto (refugio) ocurrirán extinciones locales, si el alimento que son la capacidad de carga que condiciona la población de larvas es rebasada, la dinámica se detiene.

e) "Sensing". Las polillas tienen la información tanto de su planta hospedera como de sexo para que el comportamiento precopulatorio se lleve a cabo en el huerto.

f) Interacción. Hembras y machos de *C. pomonella* interactúan si y solo si hay mensajes químicos que permitan la relación intraespecífica insecto-insecto que tiene lugar durante el comportamiento precopulatorio; y la relación interespecífica planta-insecto si y solo si el manzano emite el COV para hacer sinergia con el mensaje químico sexual de la hembra, además de la brindar refugio a hembras y larvas y alimento exclusicamente a las larvas de *C. pomonella*

g) Incertidumbre. La interacción entre machos y hembras es un proceso estocástico debido a que el llamado sexual se hace al azar.

h) Colectivos. Las hembras forman agregaciones debido a que la planta hospedara es refugio de hembras y huevos (no mostrados como agentes en el modelo) La propiedad colectiva de la polilla del manzano está implícita en la disminución de la capacidad de carga tanto de alimento como de refugio que exhiben la actividad de plaga del insecto.

i) Observación. Los gráficos que muestran las densidades de poblaciones tanto de hembras como de machos de la polilla del manzano, así como la densidad de huevos que darán origen a las nuevas generaciones de polillas, el alimento en el huerto y las migraciones de las hembras son los datos que se generan durante la dinámica.

Inicialización

La simulación imita la secuencia del comportamiento precopulatorio de *C. pomonella* por cuatro horas (240 ticks) en el que se repiten las 4 fases. Se eligió una población inicial de 40 machos y 40 hembras. El proceso inicia con el vuelo aleatorio de los machos en el huerto e inmediatamente emergen las hembras de las plantas hospederas para comenzar el llamado sexual que inicia con la liberación del mensaje químico que se ilustra en un gradiente en color violeta en las parcelas con dirección hacia el este. Los machos reaccionan al mensaje, buscan la fuente de emisión (hembra) hasta encontrarla para iniciar el cortejo, si la hembra acepta al macho se aparea con él, la hembra hace la puesta de huevos y después de 15 días (3600 ticks) emergen los nuevos individuos como adultos para repetir el comportamiento precopulatorio a través de mensajes químicos. El único parámetro que se barrió para este experimento corresponde al de la densidad de árboles, el resto se mantuvo con valores fijos. Tal y como se muestra en el Cuadro B.4.

***Cuadro** B.4: Condiciones iniciales del modelo basado en agentes del sistema de CQS de la polilla del manzano C. pomonella.*

Ajuste de los parámetros del Modelo Basado en Agentes del sistema de comunicación química sexual de la polilla del manzano *C. pomonella*

Parámetro	condiciones iniciales	Unidades y equivalencias	Estadísticos
Polillas adultas			
machos	35 individuos	35 individuos	N
hembras	35 individuos	35 individuos	N
vida media de los machos	2880 ut	12 días	μ
vida media de las hembras	3600 ut	15 días	μ
desviación estándar de la vida media de los machos	960 ut	$\pm 4 das$	σ
desviación estándar de la vida media de las hembras	1200 ut	$\pm 5 das$	σ
cantidad promedio de huevos	60 u	cantidad de huevos/hembra	μ
desviación estándar del promedio de huevos	$\pm$ 30 u	cantidad de huevos/hembra	σ
Mensaje químico sexual			
concentración de la feromona sexual	35 u / 240 ut	35 u /4 horas	-
tasa de difusión	0.03 / 240 ut	0.30 u /4 horas	-
tasa de evaporación	65 u	65 u / 4 horas	-
probabilidad de liberación del mensaje químico sexual	0.5	0.5	-
sinergia	2	número de veces que el COV aumenta la concentración de la feromona sexual / hembra	-
Plantas del manzano			
densidad de plantas del manzano	baja	0.001, 0.0015, 0.005, 0.007, 0.009, 0.01, 0.013, 0.015, 0.016, 0.019	-
	media	0.02, 0.022, 0.025, 0.027, 0.028, 0.03, 0.031, 0.033, 0.034, 0.035, 0.037, 0.039	N/S
	alta	0.04, 0.045, 0.05, 0.055, 0.06, 0.065, 0.07, 0.08, 0.085, 0.09, 0.095	-
cantidad máxima de hembras que alberga una planta del manzano	100 u	hembras/planta	-
cantidad media de alimento (manzanas)	50 u	manzanas / planta	-
Larvas			
cantidad promedio de alimento que consumen las larvas	0.1 u	manzanas / larva	-

Entrada

El modelo no utiliza datos de entrada para representar procesos que varían en el tiempo, los datos se generan a partir de las interacciones entre los agentes, las cuales están mediadas por mesajes químicos.

Submodelos

1. Movimiento de las polillas

Para la simular del movimiento de los machos adultos se utilizaron caminantes aleatorios (Figura B.1). En el caso de las hembras, los movimientos son circulares y constantes alrededor de la planta hospedera, tal y como se muestra en la Figura B.2. En general, para el estudio del movimiento y forrajeo de se utiliza el concepto de difusión de la física [Sánchez-Hernández, 2016]. La difusión es un fenómeno común en la naturaleza, es un mecanismo que describe el transporte de la materia de un lugar a otro en un espacio determinado y se estudia a través de caminatas aleatorias. Un caminante aleatorio se puede describir como una partícula que realiza una serie de desplazamientos aleatorios en un espacio y en un tiempo determinados [Hernandez, 2014].

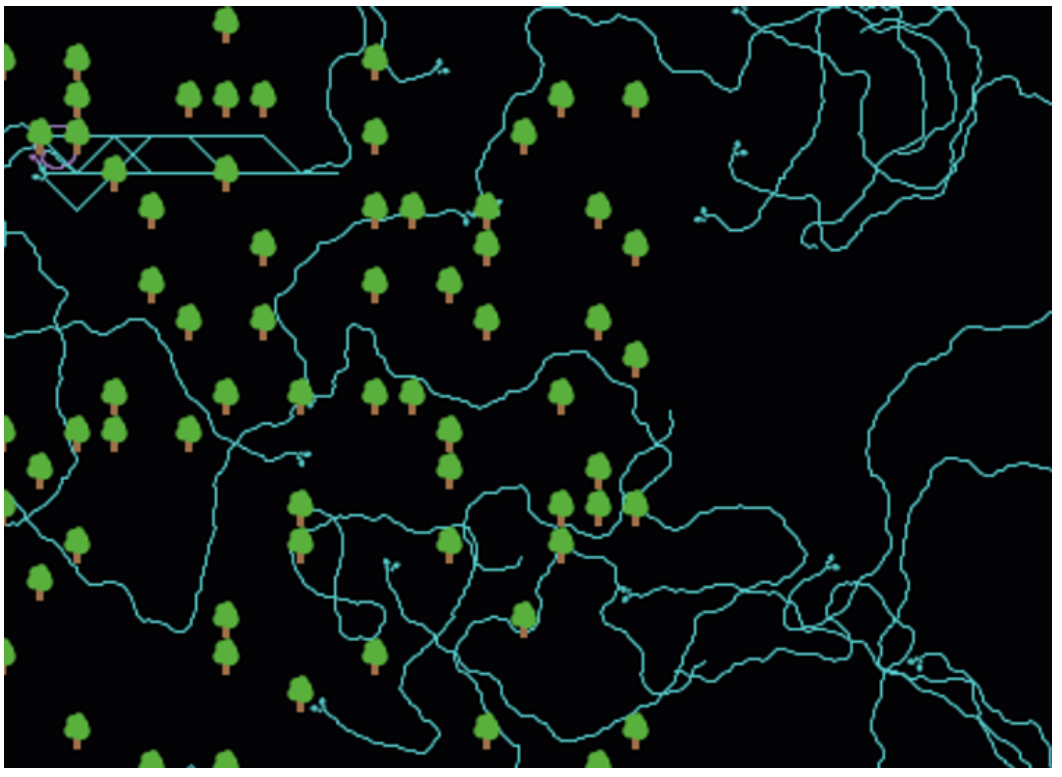


***Figura** B.1: Modelo de caminantes aleatorios para la simulación del movimiento de los machos adultos de la polilla del manzano*



***Figura** B.2: Movimiento de las hembras adultas de la polilla del manzano*

2. La difusión del mensaje químico

Se adecuó un modelo de autómatas celulares[II] y la vecindad de Neumann para representar la dinámica de los mensaje químicos a través de los parámetros: concentración del mensaje químico, la tasa de evaporación y la tasa de difusión, que a su vez definen los estados de las parcelas que se colorean en un gradiente púrpura (Ramírez-Alatriste, datos no publicados). La vecindad de Neumman se describe explícitamente en B.2 y en la Figura B.3. Los detalles del modelo del mensaje químico sexual se ilustran en el anexo III C.

$$S = xi, j + 1, xi1, j, xi, j, xi + 1, j, xi, j1 \tag{B.1}$$

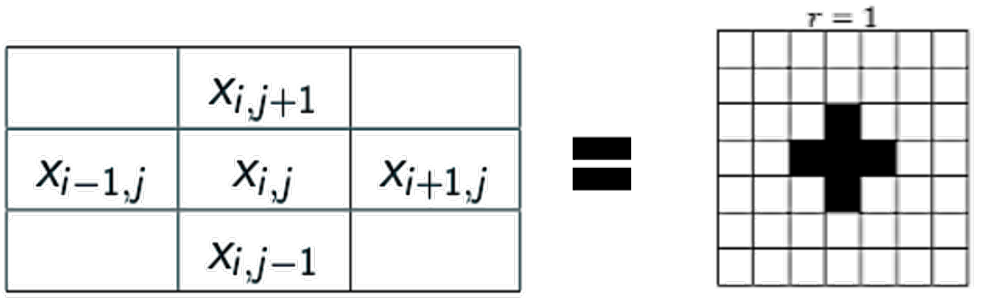


***Figura** B.3: Vecindad de Neumann en un modelo bidimensional*

Un vecindario tipo Neumann es representado por un conjunto de celdas que rodean una celda (x_0, y_0) con radio r y está definido por la ecuación B.2. Según la regla de evolución, el curso de la vecindad se transforma en el tiempo (t).

$$N^v_{x0y0} = (x, y) : |x - x_0| + |y - y_0| \preceq r \tag{B.2}$$

[II] son una çolección de celdas çoloreadas.[en] una cuadrícula de forma específica que evoluciona a través de una serie de pasos de tiempo discretos de acuerdo con un conjunto de reglas basadas en los estados de las celdas vecinas" [Weisstein, 2002].

C Anexo III: El mensaje químico sexual de la polilla del manzano *C. pomonella* en un modelo basado en agentes

Los autómatas celulares (AC) son modelos computacionales empleados en diversos sistemas biológicos. En este trabajo, se utlizaron los AC para modelar la información química implicada en el comportamiento sexual de la polilla del manzano *Cydia pomonella*. Las reglas de interacción local entre las celdas vecinas están configuradas de acuerdo con el etograma del comportamiento precopulatorio de la especie.

Autómatas celulares

Los autómatas celulares se definen como "sistemas dinámicos discretos que evolucionan en el tiempo" [Lopez Herrera, 2010]. Se representan en dos dimensiones como un conjunto de celdas "coloreadas" en una maya con un arreglo específico. La dinámica consiste en el cambio de estado de cada una de las celdas del conjunto de acuerdo a ciertas reglas locales de interacción en pasos de tiempo discretos. Las reglas se iteran de manera arbitraria [Weisstein, 2002].

La dinámica espacio-temporal de los autómatas celulares se define a partir de la selección del número de estados en cantidades enteras ($K \geq 2$) en un rango de posibilidades que puede tener un autómata celular, y especificar la vecindad, la cual puede elegirse según dos criterios: 1) von Neumann y 2) Moore (Figura C.1). El radio de vecindad o la distancia r es el parámetro que considera a las celdas vecinas de un conjunto de celdas. Por ejemplo, las células vecinas a la que ocupa la posición i, en un esquema de vecindad de radio $r = 1$, son las que ocupan las posiciones $i - 1$, i y $i + 1$ [Rodríguez, 2003]:

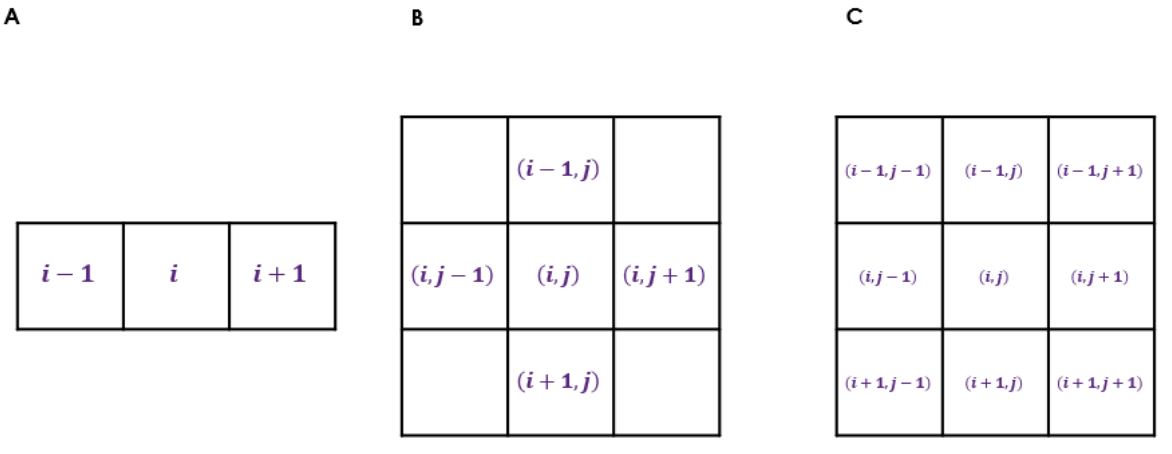


***Figura** C.1: A) Disposición espacial de los autómatas celulares. B) Vecindad de von Neumann. C) Vecindad de Moore*[1]

Los autómatas celulares se estudiaron a principios de la década de 1950 como un posible modelo para los sistemas biológicos. Uno de los primeros trabajos en implementar autómatas celulares fue el de Lindenmayer [1968], quien propuso un modelo de crecimiento para órganos filamentosos, la dinámica consistió en el estado intermitente de las células en el tiempo

[1]Esquema de elaboración propia

Comportamiento sexual de la Polilla del Manzano

El mensaje químico sexual (MQS) que interviene en el comportamiento precopulatorio de la polilla del manzano se compone de dos sustancias:

- El atrayente sexual emitido por la hembra (codlemona)
- Los compuestos volátil orgánicos liberados por el manzano ((E,E)-α-farneseno y (E)-β-farneseno):

Para el modelado del MQS se utlizaron autómatas celulares que interactúan con los agentes, las polillas y el manzano son los agentes y el MQS son los autómatas celulares que interactúan con esos agentes.

El objetivo de este trabajo es describir el flujo de información química sexual de la polilla del manzano a través de un modelo de autómatas celulares.

Modelo

El modelo de autómatas celulares para la dinámica del MQS consistió en 1) la definición de dos estados ($K = 2$) en la que $K = 0$ significa que el MQS está ausente cuando las polillas adultas se encuentran en la fase de cópula del comportamiento precopulatorio, por lo tanto las celdas se encuentran "sin colorear" (Figura C.3) y $K = 1$ indica la presencia del MQS durante las etapas del llamado sexual, la búsqueda del macho hacia la hembra y el cortejo del comportamiento precopulatorio, en un degradado en color violeta (Figura C.3). 2) Se utilizaron los criterios de las vecindades de Neumann y de Moore que se ilustran como un arreglo de celdas (Figura C.2) en una cuadrícula cartesiana.

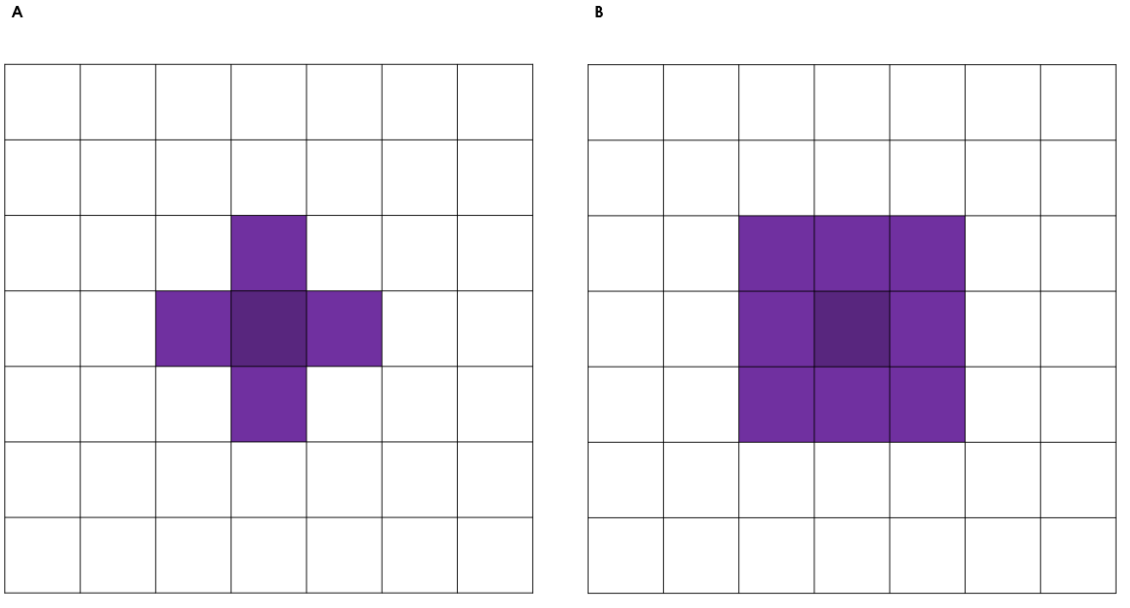


***Figura** C.2: A. Vecindad de von Neumann y B. Vecindad de Moore*[II]

En la Figura C3 se muestra un ejemplo de la parte gráfica de NetLogo del arreglo espacial del flujo de información química durante las primeras 3 etapas (a, b y c) del comportamiento sexual de la polilla del manzano.

La feromona de la hembra y los COV del manzano son una mezcla de sustancias químicas, en conjunto conforman el MQS y se presentan en el MBA como autómatas celulares definidos, cuyas reglas se definen mediante los parámetros reportados en la tabla B.4. El parámetro de concentración se definió bajo el criterio de la vecindad de Moore (Figura C.4). El parámetro de evaporación del MQS se definió de acuerdo al criterio de la vecindad de von Neumann (Figura C.4) en una vecindad de radio r, en la que el conjunto de celdas vecinas se encuentran a una distancia de Manhattan[IV], para $r > 1$ se colorean de violeta a blanco las parcelas vecinas de la hembra cuando

[II] Esquema de elaboración propia
[III] Esquema de elaboración propia
[IV] Información disponible en [Wikipedia, 2022a]

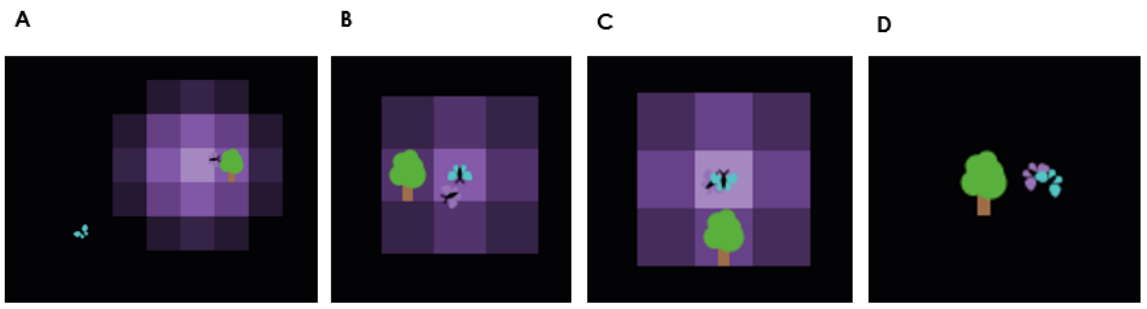


***Figura** C.3: A) llamado sexual, B) búsqueda del macho hacia la hembra, C) cortejo y D) cópula*[III]

la concentración del MQS aumenta $(0 - 100u)$ y de violeta a negro cuando la concentración del MQS disminuye $(100 - 0)$. Es importante señalar que la sinergia es el parámetro de los COV de la planta del manzano que aumenta la concentración del MQS en un rango de (0-3) y que al igual que los parámetros de difusión y la concentración del MQS, se modeló bajo el criterio de la vecindad de Moore.

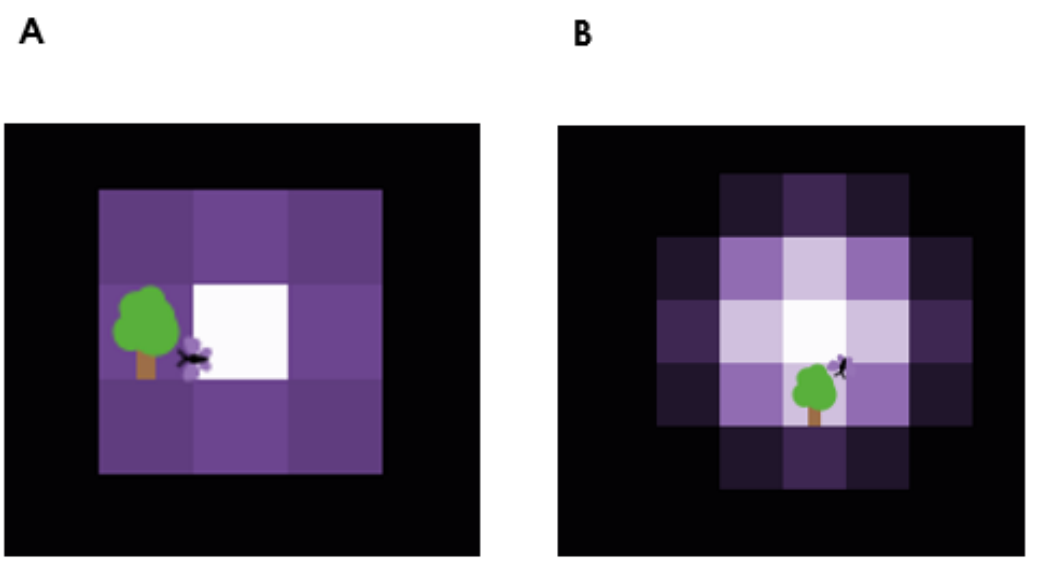


***Figura** C.4: A. La vecindad de Moore para el modelo, concentración, difusión y sinergia del MQS y B. La vecindad de von Neuman en la evaporación del MQS*[V]

La extensión de la vecindad de von Neumann es un cambio en la distancia de Manhattan con la condición $r > 1$. Este nuevo arreglo espacial se representa en una región en forma de diamante para $r = 2$. El número de celdas en una vecindad de dimensión d de radio r para $r > 1$ se expresan como $dr^2 + (r+1)^2 1001[Wikipedia, 2022b]$.

Durante tres fases del comportamiento precopulatorio (llamado sexual, búsqueda del macho hacia la hembra y cortejo) la hembra se mueve en una trayectoria circular alrededor de la planta hospedera y de manera simultánea, se emite el MQS. El proceso de evaporación del MQS se representa en forma de diamante para $r = 2$ en la vecindad de von Neumann y de difusión y concentración en $r = 1$ en la vecindad de Moore (Figura C.5).

El mensaje químico imita el principio de difusión simple de acuerdo a la primera ley de Fick C.1 sin la barrera o membrana, se añade el efecto de arrastre para simular la dirección del viento que arbitrariamente se modeló con dirección de este a oeste. El efecto permite que la dispersión de los mensajes químicos tenga una dirección tal y como se muestra en la Figura C.6.

$$J = -D\frac{\partial c}{\partial x} \tag{C.1}$$

El efecto de difusión con arrastre simula el viento, el cual tienen influenia en la dinámica del MQS. La pluma de olor se observa en la Figura C.7.

[V] Esquema de elaboración propia
[VI] Esquema de elaboración propia

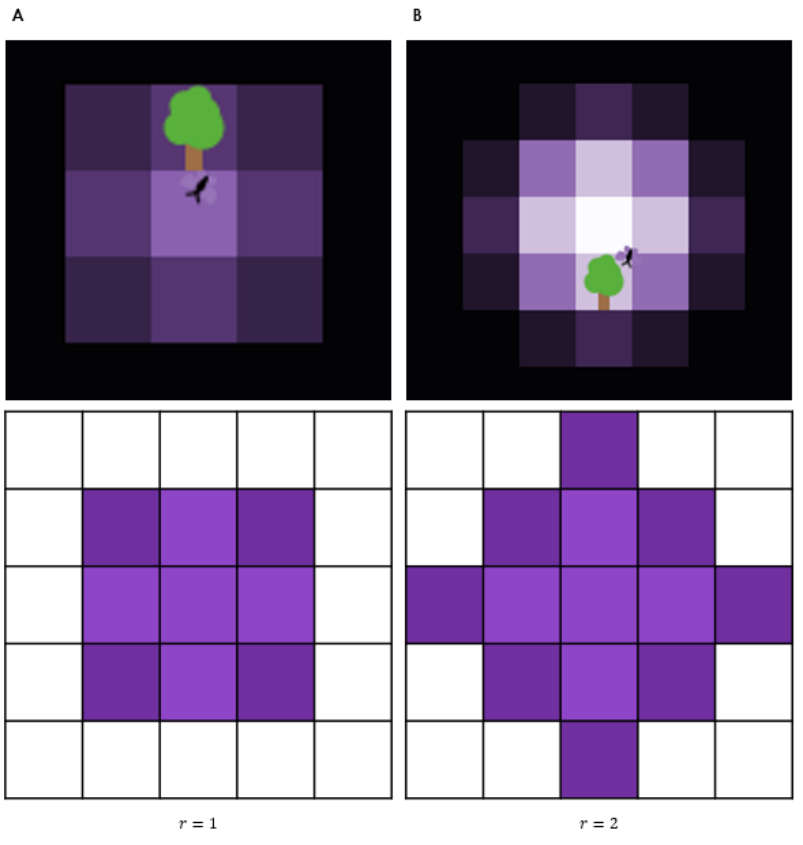


Figura C.5: A) la vecindad de Moore en la difusión y concentración, B) la vecindad de von Neuman durante la evaporación[VI]

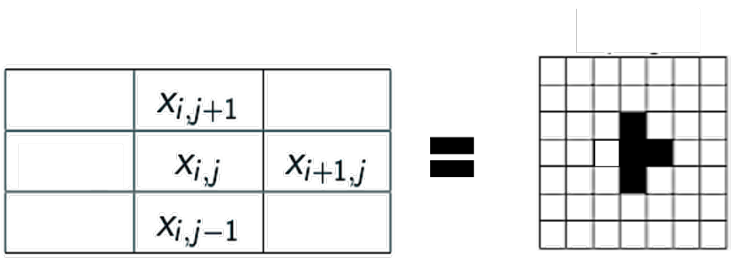


Figura C.6: Difusión con arrastre

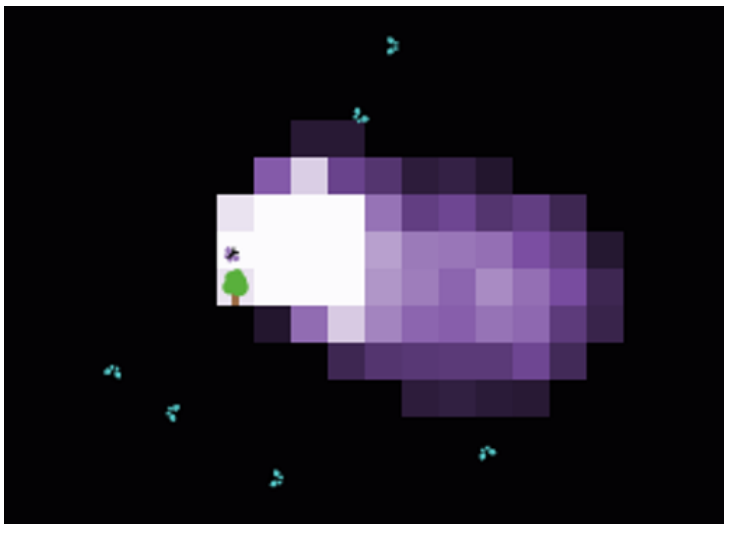


Figura C.7: La pluma de olor es una mezcla de la feromona sexual y los COV que emite la planta del manzano