

SIMULACION DE EVENTOS FENOLÓGICOS MEDIANTE EL MODELO DE DISTRIBUCIÓN DE RETARDOS DE TIEMPO: ESTUDIO DE CASO EN BOTONES FLORALES Y FRUTOS DE CAFÉ

Fecha de recepción: 27 de Julio de 2012 • Fecha de aceptación: 14 de octubre de 2012

SIMULATION OF PHENOLOGICAL EVENTS THROUGH THE DISTRIBUTED TIME DELAY MODEL: CASE STUDY FOR FLOWER BUDS AND FRUITS IN COFFEE

Daniel Rodríguez Caicedo^{1,4} • José Miguel Cotes Torres² • José Ricardo Cure Hakim³

RESUMEN

El modelo de distribución de retardos de tiempo se utiliza ampliamente en la modelación ecológica para simular la dinámica de poblaciones, principalmente de insectos, aunque también se usa para modelar procesos de crecimiento y desarrollo en plantas, en los que las etapas fenológicas son un elemento importante. En este trabajo se presenta el desarrollo matemático de dicho modelo en forma amplia y explícita para permitir la comprensión de todos los detalles. Además se desarrolla el modelo en una hoja electrónica de cálculo fácilmente reproducible con el fin de que el lector pueda implementarlo y analizar los aspectos que considere pertinentes. Finalmente se presenta un ejemplo en el cual se modela la distribución de tiempos de desarrollo de botones y frutos de café, obteniéndose un ajuste apropiado del modelo a los datos experimentales.

Palabras clave: teoría de colas, modelos de línea de espera, procesos de nacimiento y muerte, dinámica de poblaciones, *Coffea arabica* L., fenología.

- 1 Profesor Asistente. Universidad Militar Nueva Granada - Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas- Programa de Biología Aplicada - Colombia.
- 2 Profesor Asociado. Universidad Nacional Colombia - Sede Medellín - Facultad de Ciencias Agrarias - Departamento de Ciencias Agronómicas - Medellín - Colombia.
- 3 Profesor Asociado. Universidad Militar Nueva Granada - Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas- Programa de Biología Aplicada- Colombia.
- 4 Autor para correspondencia: daniel.rodriguez@unimilitar.edu.co

ABSTRACT

The distribution time delay model has been used extensively in ecological modeling to simulate population dynamics mainly on insects, but it has been used also to model growth and development processes in plants. This paper presents the mathematical development of this model in a comprehensive and explicit way to enable understanding of details. The model is developed in a spreadsheet easily reproducible in order to enable the reader to implement and analyze the issues that he considers relevant. Finally, an example is developed, in which we model the distribution of development times of coffee flower buds and fruits, obtaining appropriate adjustment of the model to experimental data.

Keywords: queueing theory, waiting line models, birth and death processes, population dynamics, *Coffea arabica* L., phenology.

INTRODUCCIÓN

El modelo de distribución de retardos de tiempo genera una distribución de tiempos de desarrollo a partir de una cohorte de individuos que ingresan al sistema en forma simultánea. En el contexto del presente trabajo, al tiempo que requiere un individuo para atravesar un proceso de desarrollo se le denomina rezago o retardo. Este concepto es ampliamente utilizado en teoría de colas. Aunque los individuos de una cohorte ingresen al tiempo al proceso de desarrollo, no terminan el proceso de desarrollo al mismo tiempo, sino que unos lo completan más rápido que otros, generando una distribución de tiempos o retardos, distribución que presenta una variabilidad propia. El modelo presentado aquí se emplea para simular dicha distribución de retardos, permitiendo así conocer la estructura de edades de la población (Manetsch, 1976). Es importante aclarar que este modelo también permite la opción de incluir tasas de nacimiento y mortalidad en función de la edad y el tiempo (Vansickle, 1977), si bien esta característica no se detalla en este trabajo.

El modelo de distribución de retardos de tiempo ha sido utilizado ampliamente como un componente que simula la dinámica de poblaciones al interior de modelos más complejos diseñados para analizar la estructura y funcionamiento de diversos ecosistemas (D'Oultremont y Gutierrez 2002; Gutierrez y Ponsard 2006; Gutierrez et al., 2006; Rodríguez et al., 2011; Rodríguez et al., 2012), para el diseño de programas de control de plagas (Ziegler et al., 2000; Rochat y Gutierrez, 2001; Gutierrez et al., 2008, Gutierrez y Ponti, 2013) y en estudios de fenología y dinámica de poblaciones (Gutierrez y Ponsard, 2006; Gutierrez et al., 2006).

Sin embargo pocos estudios, uno de ellos el realizado por Gutierrez et al., (1984), muestran en forma detallada el uso de este modelo en la simulación del crecimiento de plantas. Este trabajo tiene como objetivo presentar e ilustrar de una forma sencilla la aplicación del modelo desarrollado por Manetsch (1976) utilizando la aproximación usual a partir de la dinámica de poblaciones de insectos, para

posteriormente aplicarlo a la dinámica de floración y fructificación en café con base en datos experimentales de campo del programa de mejoramiento genético de Cenicafé.

MATERIALES Y MÉTODOS

Desarrollo matemático del modelo de distribución de retardos de tiempo

El modelo parte de considerar el ciclo de vida de un organismo (por ejemplo plantas e insectos) como una sucesión característica de eventos y estados, que depende de la especie en cuestión. En el caso de alguna especie de insecto, estos estados pueden ser por ejemplo huevo, larva, pupa y adulto. Manetsch (1966), describe un sistema cuyo comportamiento es similar al de una cohorte biológica de individuos, el cual se muestra en la Figura 1. En dicha figura las funciones de entrada y salida se denotan por $I(s)$ y $O(s)$ respectivamente.

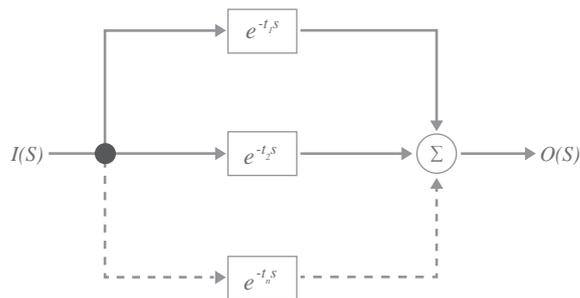


Figura 1. Proceso constituido por unidades con retardo de tiempo, cuyo comportamiento es análogo al de una cohorte biológica de individuos.

En términos biológicos puede tratarse de una cohorte de individuos que inician su desarrollo simultáneamente, como insectos, o estructuras reproductivas de una planta. A manera de ilustración se hace referencia a una cohorte de insectos,

aunque el modelo es aplicable también a plantas o estructuras de la planta. El número de estados de desarrollo en un ciclo de vida puede ser denotado como h , donde cada estado posee una duración característica. El primer estado de desarrollo de un insecto es el huevo. A continuación pasan a través de los estados restantes y finalmente muere. Este proceso puede ser representado como una sucesión de compartimientos, correspondientes a los estados de desarrollo, los cuales están conectados por tasas de flujo, que describen cómo los individuos pasan de un estado al siguiente (Figura 2, parte superior). Lo que se observa en la realidad es que los individuos permanecen un tiempo determinado en cada estado antes de pasar al siguiente. Esto se debe a que mientras un individuo permanece dentro de un mismo estado, deben ocurrir procesos asociados al crecimiento y desarrollo. Algunos de ellos pueden ser observables (por ejemplo el incremento en el tamaño y peso) y otros no, debido a que ocurren internamente. Esto permite pensar que dentro de cada estado de desarrollo, el individuo debe atravesar a su vez una serie de subestados, antes de pasar al siguiente estado. En la parte inferior de la Figura 2, $x(t)$ corresponde al número de individuos que ingresan al segundo estado de desarrollo, y $y(t)$ al número de individuos que abandonan ese estado.

Al interior de un estado h existe un número k de variables que Manetsch (1976) denomina "flujos intermedios" que son los r_i representados como cajas con esquinas curvas en la parte inferior de la Figura 2. Entre estos flujos intermedios transitan individuos a una tasa C_i , donde $i = 0, 1, \dots, k$. Estos r_i son función del número de individuos en el i -ésimo subestado (N_i) y de C_i , pues $r_i = C_i N_i$. Los flujos intermedios r_i cambian a través del tiempo a una tasa $\frac{dr_i}{dt}$, debido al paso de los individuos desde un flujo intermedio al siguiente:

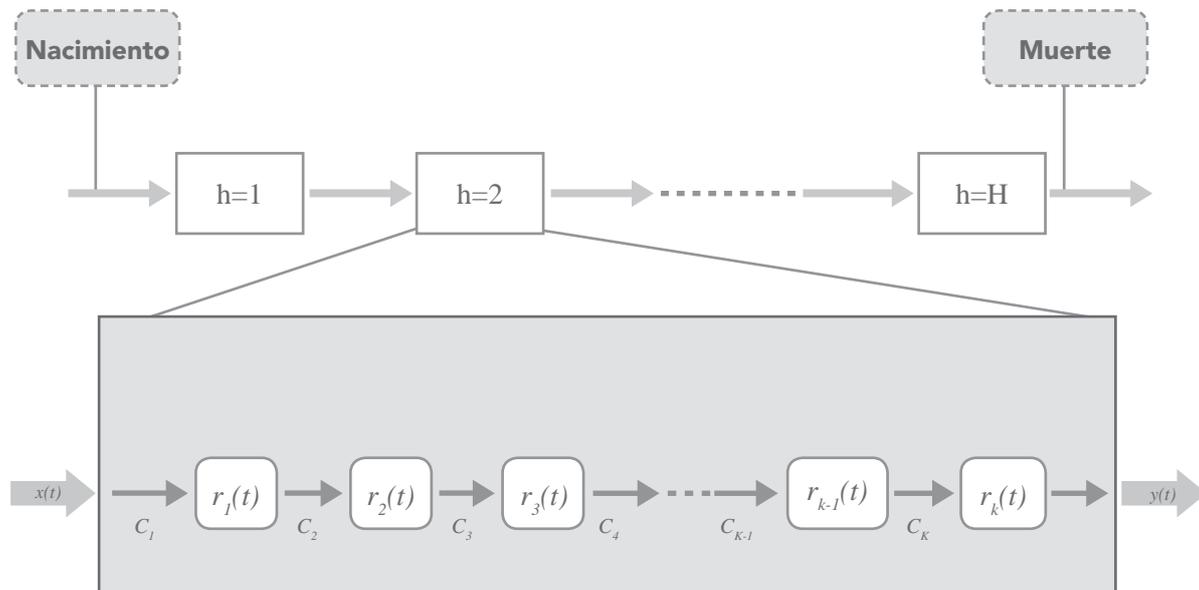


Figura 2. Representación del flujo de individuos a través de estados de desarrollo (cajas de la parte superior, que a su vez están constituidos por sub-estados (k subestados) al interior de un estado de desarrollo (Modificado de Carlini et al., 2001).

$$\begin{aligned}
 \frac{dr_1}{dt} &= C_1[x(t) - r_1(t)] \\
 \frac{dr_2}{dt} &= C_2[r_1(t) - r_2(t)] \\
 \frac{dr_k}{dt} &= C_k[r_{k-1}(t) - r_k(t)]
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

El sistema de ecuaciones anterior implica que el cambio en un flujo intermedio determinado viene dado por los individuos que ingresan desde el flujo intermedio anterior ($C_i r_{i-1}(t)$) y aquellos que salen del presente flujo intermedio para ingresar al siguiente ($C_i r_i(t)$). En este contexto, C_i corresponde a la proporción de individuos que ingresan del flujo previo y también a la proporción de individuos que salen hacia el siguiente. Asumiendo que las proporciones son iguales ($C_{i-1} = C_i = \dots = C_k$), es necesario establecer cuáles serían los valores apropiados de la proporción de individuos transitando entre los flujos (C)

y cuántos flujos intermedios se deben considerar (k), con el fin de tener una descripción apropiada del proceso de crecimiento y desarrollo bajo estudio. A continuación se desarrolla la función de transferencia del sistema de ecuaciones (1) como un primer aspecto para determinar la solución de dicho sistema y así poder conocer las dos incógnitas recién mencionadas. Cualquiera de las ecuaciones del sistema puede reformularse como:

$$y' = C[x - y] \tag{2}$$

Donde x es la función de entrada, y es la función de salida, y' es la tasa de cambio de la función de salida respecto al tiempo (antes denominada $\frac{dr_i}{dt}$ en el sistema (1)) y C continúa siendo la proporción de individuos transitando entre flujos intermedios. Despejando en términos de la entrada se tiene que:

$$\frac{y'}{C} + y = x \quad (3)$$

La transformada de Laplace de (3) corresponde a:

$$\frac{sY(s)}{C} + Y(s) = X(s) \quad \text{ó} \quad Y(s) \left(\frac{1}{C}s + 1 \right) = X(s) \quad (4)$$

donde s corresponde al dominio de Laplace, $Y(s)$ es la transformada de Laplace para la función de salida y $X(s)$ es la transformada de Laplace para la función de entrada. Se pueden reorganizar los términos en (4) para obtener el cociente entre la transformada de Laplace de la función de entrada y la transformada de Laplace de la función de salida, también conocido como "función de transferencia" de (2):

$$\frac{Y(s)}{X(s)} = \frac{1}{\left(\frac{1}{C}s + 1 \right)} \quad (5)$$

Entonces la función de transferencia del sistema (1) es:

$$\frac{Y(s)}{X(s)} = \frac{1}{\left(\frac{1}{C}s + 1 \right)^k} \quad (6)$$

Para un tipo determinado de entrada al sistema, la función de transferencia se puede utilizar para estudiar el comportamiento de la salida. En el presente caso, esta función sirve para determinar qué solución satisface el sistema de ecuaciones (1).

Para el caso de una cohorte de insectos, el hecho de que los individuos inician el proceso simultáneamente en un tiempo cero es apropiadamente descrito en términos matemáticos mediante una función impulso como la Delta de Dirac (Edwards y Penney, 2000):

$$\delta_0(t) = \begin{cases} 0 & t \neq 0 \\ \int_0^{\infty} \delta_0(t) \cdot dt = 1 & \end{cases} \quad (7)$$

Como se ha mencionado antes, la función de transferencia permite estudiar la salida del sistema, partiendo de un tipo de entrada específico, que en este caso es la función Delta de Dirac, la cual tiene una transformada de Laplace igual a uno:

$$I(s) = L[\delta(t)] = 1 \quad (8)$$

La función de salida del sistema, como se observa en la figura 1, corresponde a la sumatoria de las distribuciones de los tiempos de espera de los individuos:

$$O(s) = \sum_{i=1}^n e^{-t_i s} \quad (9)$$

La función de transferencia que relaciona las entradas y salidas del proceso mostrado en la figura 1 corresponde a:

$$\frac{O(s)}{I(s)} = \frac{\sum_{i=1}^n e^{-t_i s}}{1} \quad (10)$$

Al tomar la esperanza de (10) se tiene que:

$$E[O(s)] = nE[e^{-t_i s}] \quad (11)$$

En donde la esperanza de $E[e^{-t_i s}]$ corresponde a:

$$[e^{-t_i s}] = \int_0^{\infty} e^{-ts} f(t) dt \quad (12)$$

Nótese que el lado derecho de (12) corresponde a la transformada de Laplace de $f(t)$:

$$L[f(t)] = F(s) \quad (13)$$

Lo anterior implica que la transformada de Laplace de la función de densidad $f(t)$ que describe los tiempos de tránsito de los individuos a través del proceso mostrado en la figura 1, representa una estimación insesgada de dicho proceso. Si se asume que $f(t)$ corresponde a una distribución Erlang (Mannsch, 1966), se tiene que:

$$f(t) = C^k \frac{t^{k-1}}{(k-1)!} e^{-Ct} \quad (14)$$

En donde C es un parámetro de escala, y k es un parámetro de forma que como se verá, tienen un sentido biológico. La transformada de Laplace de la distribución Erlang y por consiguiente la función de transferencia del proceso es:

$$F(s) = \frac{1}{\left(\frac{1}{C}s + 1\right)^k} \quad (15)$$

Nótese entonces que la distribución Erlang, es una solución al sistema de ecuaciones (1) si se asume una distribución Delta de Dirac para la entrada del mismo, pues satisface la función de transferencia del sistema expresada en (5). Lo anterior permite concluir que la solución al sistema de ecuaciones diferenciales en (1) es una distribución de la familia Erlang con parámetros C y k . La media (DEL) y varianza (VAR) de (14) corresponden a:

$$DEL = C * VAR \quad (16)$$

$$VAR = \frac{DEL^2}{k} \quad (17)$$

En términos biológicos DEL puede interpretarse como la duración promedio de un estado de

desarrollo y VAR es una medida de la dispersión de dichos tiempos o retardos. Al reemplazar (17) en (16) se obtiene que $C = k/DEL$, lo que permite llegar a la formulación de $f(t)$ encontrada en Vansickle (1977):

$$r_k(t) = \left[\frac{k}{DEL}\right]^k \frac{t^{k-1}}{(k-1)!} e^{\left(\frac{-kt}{DEL}\right)} \quad (18)$$

Con lo que el sistema (1) puede reformularse como:

$$\frac{dr_1}{dt} = \frac{k}{DEL} [x(t) - r_1(t)]$$

$$\frac{dr_2}{dt} = \frac{k}{DEL} [r_1(t) - r_2(t)]$$

$$\frac{dr_k}{dt} = \frac{k}{DEL} [r_{k-1}(t) - r_k(t)] \quad (19)$$

Nótese que $f(t)$ en (14) corresponde a $r_k(t)$ en (18): el último flujo intermedio del sistema (1). La solución (14) expresada en términos de DEL en (18) permite obtener tanto la proporción de individuos que pasan entre flujos intermedios ($C = k/DEL$), como el número de flujos intermedios y por tanto de subestados (k) apropiado para describir el proceso bajo estudio. El número de individuos en el subestado de desarrollo i se obtiene como:

$$Q_i = \frac{DEL}{k} r_i(t) \quad (20)$$

Y el número total de individuos que se encuentran en el sistema en un momento dado es:

$$Q = \frac{DEL}{k} \sum_{i=1}^k r_i(t) \quad (21)$$

Formulación del modelo en forma discreta

Con el fin de implementar el modelo en Excel resulta conveniente replantearlo en forma discreta. La fórmula de integración de Euler establece que teniendo un problema con valores iniciales

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y) \quad \text{y} \quad y(X_0) = Y_0 \quad (22)$$

Es posible obtener una solución aproximada para y en pasos sucesivos aplicando la siguiente expresión (Edwards y Penney, 2000):

$$y_{i+1} = y_i + hf(x_i, y_i) \quad (23)$$

Donde y_{i+1} es el valor que asume la variable y en el paso siguiente, siendo en el presente caso $r_i(t + \Delta t)$ y h es el tamaño de paso, que aquí corresponde a Δt . Al calcular los r_i aplicando (23) se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned} r_1(t + \Delta t) &= r_1 + \Delta t \frac{k}{DEL} [x(t) - r_1(t)] \\ r_2(t + \Delta t) &= r_2 + \Delta t \frac{k}{DEL} [r_1(t) - r_2(t)] \\ r_3(t + \Delta t) &= r_3 + \Delta t \frac{k}{DEL} [r_2(t) - r_3(t)] \end{aligned} \quad (24)$$

En el ejemplo desarrollado en este trabajo se asume una proporción k / DEL constante, aunque en los sistemas biológicos, cambios en factores como la nutrición o la temperatura pueden alterar el tiempo de desarrollo de los organismos. Estos efectos pueden ser incorporados al modelo al emplear unidades de tiempo fisiológico como los grados día para los intervalos Δt en (24), con lo que el paso de los individuos a través del proceso puede acelerarse o ralentizarse según el efecto del ambiente, sin que sea

necesario asumir DEL como variable. Mayores detalles sobre el desarrollo de esta posibilidad pueden encontrarse en Gutiérrez (1996).

Implementación del modelo de distribución de retardos de tiempo en el programa Excel

Con el fin de ilustrar el modelo, se implementó la ecuación (18) y el sistema de ecuaciones presentado en (24) en una hoja electrónica de cálculo. Arbitrariamente se asumieron valores de $k=16$ y $DEL=91.19$, en unidades de tiempo fisiológico (grados día), que son recomendables por permitir incorporar el efecto de cambios de temperatura o nutrición, a diferencia del tiempo cronológico expresado por ejemplo en días. Se evaluaron valores de t desde 0 hasta 200 con $\Delta t=0,05$ y una iteración por cada Δt .

Empleo del modelo para la simulación de tiempos de desarrollo en estructuras reproductivas de café

Se utilizaron datos tomados del trabajo de Ramírez (2009), quien realizó muestreos quincenales para determinar el número de las diferentes estructuras reproductivas por nudo en dos ramas de la zona productiva de 279 plantas de café de tres años de edad, provenientes del programa de mejoramiento genético de Cenicafe. Las plantas fueron sembradas en la estación central de investigación de Cenicafe (Naranjal), ubicada en el municipio de Chinchiná, Caldas (Colombia), a una altura de 1381 msnm, con una temperatura promedio anual de 21,4°C, precipitación acumulada anual de 3435,5 mm, radiación acumulada anual de 5967 MJ m²año⁻¹ y humedad relativa promedio anual de 73,1%. Se analizaron tres estados de la estructura reproductiva, que son botón, fruto 1 y fruto 2 de acuerdo con los estados fenológicos del fruto propuestos por Salazar et al., (1994). Puesto que se presenta amplio traslape en los estados de desarrollo a nivel de la planta e incluso en una misma rama, se asumió como cohorte el

número de estructuras en un nudo en un momento determinado. Por lo tanto, los modelos que se presentan describen el desarrollo en un nudo.

Para la estimación de los parámetros de la distribución Erlang se efectuó análisis de regresión no lineal mediante el paquete NLS (Fox, 2002) del lenguaje estadístico R-3.0.0 (R Development Core Team, 2013). El modelo ajustado fue:

$$r_k(t) = A \times B \times \left[\frac{k}{DEL} \right]^k \frac{t^{k-1}}{(k-1)!} e^{\left(\frac{-kt}{DEL} \right)} \quad (25)$$

Este modelo corresponde a la ecuación (18), pero se han agregado dos parámetros adicionales, que son el número promedio de estructuras en el nudo (A) y la duración máxima que pueden alcanzar las estructuras reproductivas dentro del estado en cuestión (B). Debido a que la restricción de k a un valor entero en la estimación reduce en gran medida la efectividad del algoritmo para encontrar una solución, se ignoró tal restricción, de modo que la estimación de k corresponde a un número real positivo. Esto implica que en realidad se está realizando la estimación de los parámetros de una distribución gamma, donde posteriormente se redondea k al entero más cercano para así obtener una distribución Erlang. El tiempo de desarrollo (t) fue cuantificado en grados día asumiendo un umbral base de 10°C para la planta de café (Rodríguez et al., 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Implementación del modelo de distribución de retardos de tiempo en el programa Excel

En la Figura 3a se observa la hoja de cálculo desarrollada. Cada celda corresponde a un flujo intermedio, cuyo valor se calcula con base en (24). La columna A corresponde al tiempo, a intervalos de 0.05 unidades con el fin de reducir el error

de aproximación. En la fila 7 se numeran los flujos intermedios r_i . La expresión en la barra de fórmulas corresponde al cálculo de r_2 en el tiempo $t = 0.1$. La cohorte corresponde al número de entidades ingresando al sistema que se asumió arbitrariamente como $x(t) = 10000$. En el tiempo cero el valor del primer flujo intermedio corresponde a $r_1 = (k / DEL) \times x(t) = (16 / 19,91) \times 10000 = 1745,01036$. Todos los flujos intermedios para $t > 0$ se calculan con base en las fórmulas del sistema (24). Puesto que en el presente ejemplo los 10000 individuos iniciales son la única cohorte bajo consideración, se tiene que $x(t) = 0$ para $t > 0$. Con el fin de comparar visualmente la salida del sistema de ecuaciones con la distribución Erlang, se implementó la fórmula (18) multiplicada por el tamaño de cohorte con los mismos valores de k , DEL y Δt (Figura 3b, columna S). En la barra de fórmulas se muestran los respectivos cálculos para $t = 0$. La salida del sistema de ecuaciones correspondiente a r_{16} que se presenta en la columna R. En la columna T se aplica la ecuación (21), con el fin de calcular el total de individuos dentro del sistema. Como se observa, corresponde al tamaño de cohorte, dado que el sistema es conservativo, al no considerar pérdidas.

En la Figura 4 se graficaron las columnas R y S con el fin de comparar los resultados obtenidos mediante el sistema de ecuaciones y la distribución Erlang, obteniéndose resultados prácticamente iguales. Se presentan diferencias pequeñas que se originan en el hecho de que el sistema de ecuaciones es una aproximación discreta donde el tamaño del paso Δt genera alguna cantidad de error.

Empleo del modelo para la simulación de tiempos de desarrollo en estructuras reproductivas de café

En la Figura 5 se presentan los datos observados junto con el respectivo ajuste, para las estructuras reproductivas en dos nudos seleccionados de un

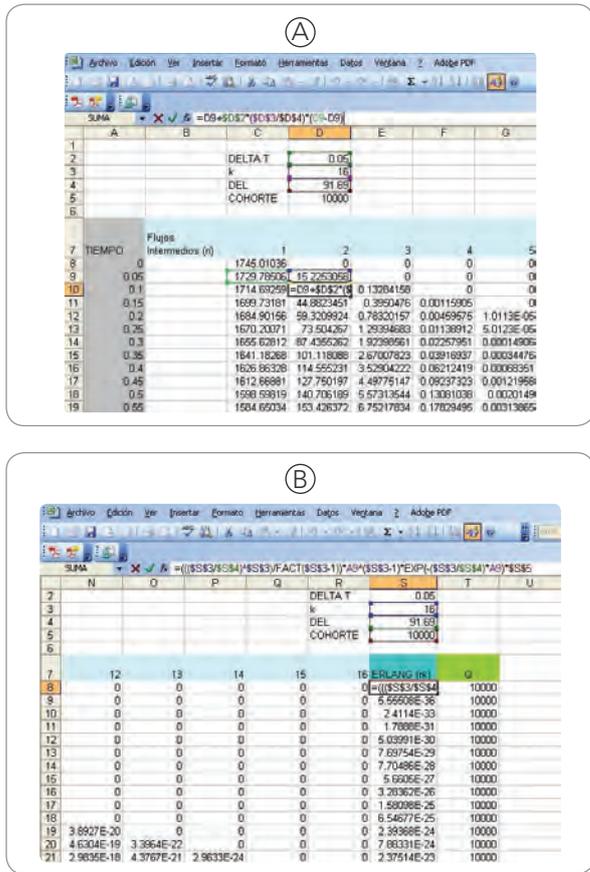


Figura 3. (a) Implementación del sistema de ecuaciones (1) en el programa Excel. (b) Implementación de la distribución Erlang (18) con los mismos parámetros empleados para el sistema de ecuaciones.

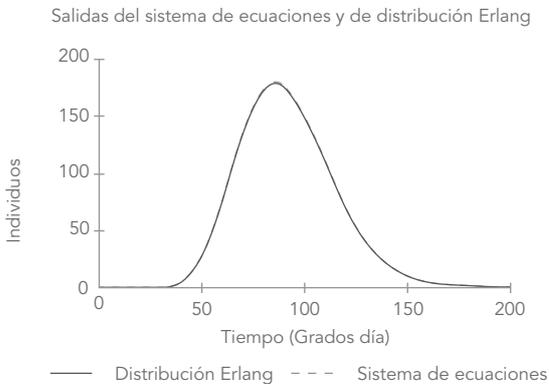
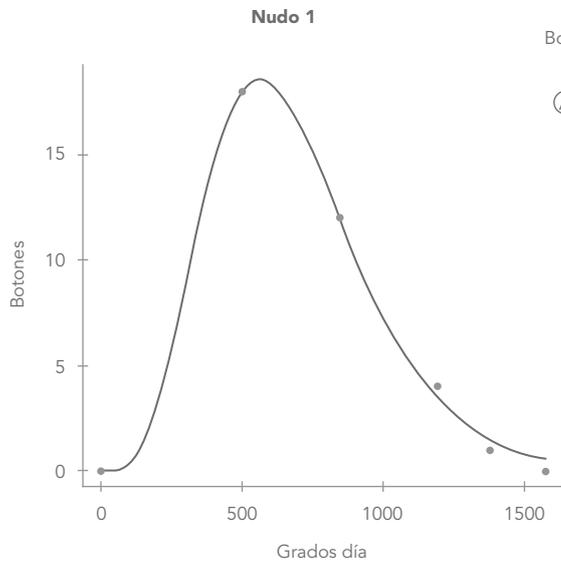


Figura 4. Comparación entre la salida del sistema de ecuaciones (24) y la salida calculada mediante la distribución Erlang (18).

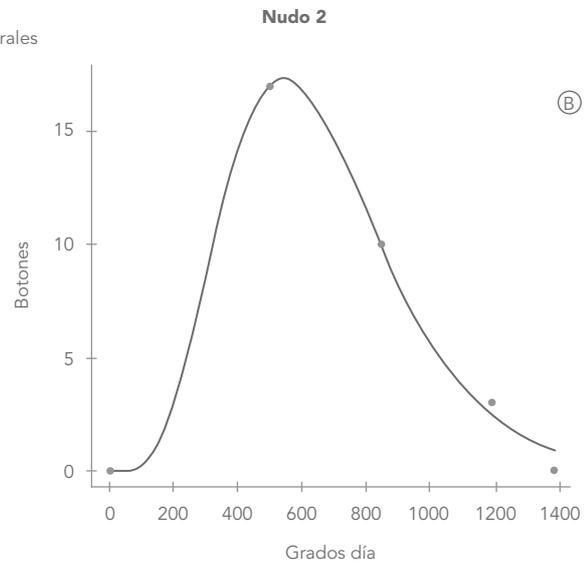
mismo árbol. En las gráficas puede observarse que la ecuación (25) permite obtener un ajuste apropiado para las diferentes estructuras modeladas. Los valores de k fluctuaron entre 4 y 11. Mientras que para los botones florales los valores de k fueron iguales ($k=6$), hubo notables diferencias en este parámetro en el caso de frutos 1, que para el nudo 1 fue de 8 mientras que para el nudo 2 fue de 4. En forma análoga, para los frutos 2 el parámetro k asume un valor de 5 para el nudo 1 y 11 para el nudo 2. Es importante considerar que la varianza de los tiempos de desarrollo es mayor cuanto menor es el parámetro k , siendo máxima con $k=1$ que corresponde a una distribución exponencial. En la figura 5 puede observarse que efectivamente los tiempos de desarrollo para estructuras con valores bajos de k presentan notable dispersión en torno al promedio.

Esto se constata en la figura 5-d, donde se observa que el promedio de desarrollo de fruto 1 es de 706,23 grados día, pero el máximo tiempo de desarrollo que puede alcanzar uno de estos frutos es de 1949,14 grados día, con el menor valor de k obtenido que fue de 4. Por el contrario, en el caso de los frutos 2 de este mismo nudo, con $k=11$ (Figura 5-f), el tiempo promedio de desarrollo fue de 1278,27 grados día, y el tiempo máximo de desarrollo fue de 1949,14 grados día, que claramente se encuentra a menor distancia del promedio que en el caso anterior. Los valores de A o número medio de estructuras en tránsito para los botones fueron de 7,93 y 7,90 para los nudos 1 y 2 respectivamente. En el siguiente estado de desarrollo, correspondiente a fruto 1, se observan reducciones de poca magnitud en A (7,92 y 6,96 para los nudos 1 y 2 respectivamente), indicando que las pérdidas, que en este caso corresponden a caída de estructuras, fueron pequeñas. Por el contrario, se presentó caída de estructuras importante en el estado fruto 2, pues los valores de A para los nudos 1 y 2 fueron de 2,98 y 4,43; mucho menores que para los estados previos. En cuanto al parámetro DEL , su

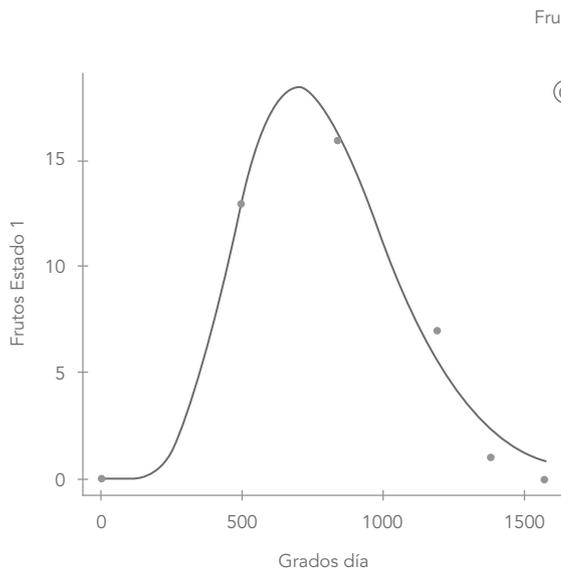


Botones florales

(A)

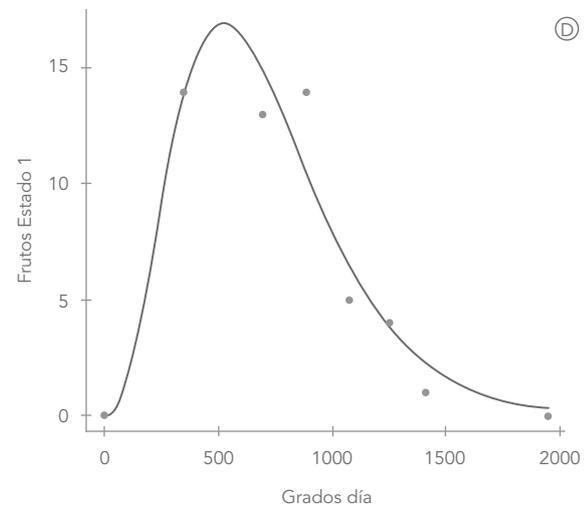


(B)



Frutos en estado 1

(C)



(D)

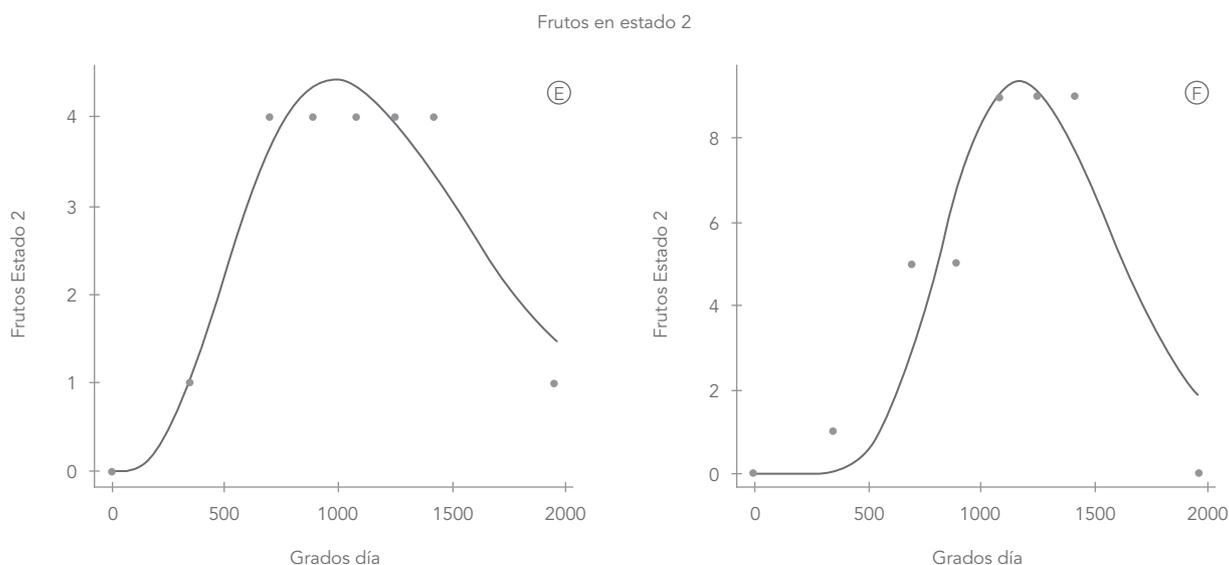


Figura 5. Frecuencia observada de botones, frutos 1 y frutos 2 para dos nudos de café (círculos vacíos), junto con la frecuencia estimada mediante la ecuación 25 (línea continua). a) botones del nudo 1: $k=6$; $DEL=683,99$; $A=7,93$; $B=1573,35$. c) Frutos 1 del nudo 1: $k=8$; $DEL=798,06$; $A=7,92$; $B=1573,35$. e) Frutos 2 del nudo 1: $k=5$; $DEL=1249,07$; $A=2,98$; $B=1949,14$. b) botones del nudo 2: $k=6$; $DEL=654,46$; $A=7,90$; $B=1380,15$. d) Frutos 1 del nudo 2: $k=4$; $DEL=706,23$; $A=6,96$; $B=1949,14$. f) $k=11$; $DEL=1278,27$; $A=4,43$; $B=1949,14$.

valor es una medida del tiempo medio de duración para el estado fenológico analizado. En el caso de los botones, la duración del estado varía ligeramente entre los dos nudos evaluados: 683,99 grados día para el nudo 1 y 654,46 grados día para el nudo 2. Drinnan (1992) reporta tiempos de desarrollo del botón, bajo tres regímenes diferentes de temperatura. Con base en estos datos es posible calcular un rango de 434-735 grados día para completar la madurez fisiológica del botón. Es claro que los tiempos de desarrollo promedio obtenidos para el botón en los dos nudos analizados se ubican dentro de dicho rango, coincidiendo con el reporte citado.

El fruto 1 presentó una duración de 798,06 grados día en el nudo 1 y 706,23 grados día en el nudo 2. De acuerdo con Salazar et al., (1994), en la zona ubicada entre los 1200 y 1700 msnm este estado de desarrollo abarca en promedio unos 56 días. Para este rango altitudinal, es posible asumir sin demasiado error un rango aproximado de temperaturas

promedio anual entre 19°C a 24°C, lo que permite convertir el tiempo cronológico de 56 días a un lapso entre 504 y 784 grados día. Para el caso del nudo 1, el tiempo estimado excede al rango por tan solo 14 grados día, mientras que para el nudo dos cae dentro del intervalo. Por lo tanto, la información previamente publicada acerca de la duración de este estado coincide aceptablemente con lo estimado mediante el modelo expresado en la ecuación (25).

Finalmente, la duración del estado fruto 2 fue de 1249,07 grados día para el nudo 1 y de 1278,27 para el nudo 2. En el trabajo recién citado, se reporta una duración de 120 días para este estado. Empleando nuevamente el criterio de la variación de temperatura media anual con base en la altitud, es posible plantear un rango aproximado de 1071 a 1666 grados día para el fruto 2. De acuerdo a lo anterior se puede constatar que los valores estimados para este estado de desarrollo mediante el modelo (25) se ajustan completamente al rango obtenido con base en el reporte de Salazar

et al., (1994). Es importante aclarar que el análisis presentado tiene como objetivo ilustrar el empleo del modelo de distribución de retardos de tiempo como una herramienta para el análisis e interpretación de la fenología reproductiva en plantas. Puesto que el análisis efectuado en el café se presenta a manera de ejemplo, considera el análisis de dos cohortes o nudos únicamente. Sin embargo, con el propósito de hacer un análisis riguroso de la dinámica reproductiva de la planta de café (lo cual excede los objetivos del presente trabajo), debe considerarse un tamaño de muestra o número de cohortes muy superior al presentado en esta revisión, tomando en cuenta criterios de representatividad y aleatoriedad estadística y preferiblemente bajo un esquema de muestreo en etapas que permita discriminar adecuadamente la variabilidad generada por factores como los árboles, ramas dentro de árbol y nudos dentro de ramas.

CONCLUSIONES

1. El modelo de distribución de retardos de tiempo permitió modelar adecuadamente la dispersión en los tres estados de desarrollo del fruto analizados.
2. Los parámetros k y DEL aportan información relevante sobre la duración de los estados de desarrollo y la variación en los tiempos de desarrollo de la población bajo estudio.
3. Los resultados de este trabajo ilustran que el modelo puede ser usado para analizar y entender procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas a partir de un enfoque de dinámica de poblaciones y su parametrización es relativamente sencilla a partir de datos que pueden tomarse en campo en forma análoga a como se toman datos para un estudio de tabla de vida.

AGRADECIMIENTOS

A la doctora Pilar Moncada de la disciplina de mejoramiento genético del Centro Nacional de Investigaciones del Café CENICAFE, por suministrar la información sobre desarrollo reproductivo del café empleada en el presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

1. Carlini L., Severini M. y Dattilo A. 2001. Il modello a ritardi distribuiti per la simulazione dello sviluppo de una popolazione biologica a temperatura costante: Caso Della sepcie *Artemia franciscana*. Ricerca svolta nell'ambito del progetto finalizzato CLIMAGRI finanziato dal Ministero delle Politiche Agricole e Forestali D. M. 484 e 504/7303/2000 - Pubblicazione n.5, 22p. <http://climagri.entecra.it/argomento5.htm>. Consulta: abril de 2010.
2. D'Oultremont T. y Gutierrez. A. P. 2002. A multitrophic model of a rice-fish agroecosystem II. Linking the flooded rice-fishpond systems. *Ecological Modelling* 155 (2-3): 159-176.
3. Drinnan, J. E. 2008. The control of floral development in coffee (*Coffea arabica* L). Tesis de grado Ph. D. School of Biological Sciences. Queensland University. Australia, 157p.
4. Edwards H. y Penney D. 2008. *Differential Equations and Boundary Value Problems. Computing and Modeling*. 3th edition. Prentice Hall. New Jersey. 309 p.
5. Fox J. 2002. Nonlinear regression and nonlinear least squares. Appendix to An R and S-PLUS Companion to Applied Regression 5p. <http://cran.r-project.org/doc/contrib/Fox-Companion/appendix-nonlinear-regression.pdf>. Consulta: noviembre de 2009.
6. Gutierrez A. P., Pizzamiglio M., Dos Santos W., Tennyson R. y Villacorta A. 1984. A general distributed delay time varying life table plant population model: Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) growth and development as an example. *Ecological Modelling* 28: 3-4. 231-249.
7. Gutierrez A. P. 1996. *Applied Population Ecology*. John Wiley & Sons. U.S.A.
8. Gutierrez A., Ponsard S. y Ellis C. K. 2006. Physiologically based demographics of Bt cotton-pest interactions. I. Pink bollworm resistance, refuge and risk. *Ecological Modelling* 191 (3-4): 346-359.
9. Gutierrez A. P., D'Oultremont T., Ellis C. K. y Ponti L. 2006. Climatic limits of pink bollworm in Arizona and California: Effects of climate warming. *Acta oecologica* 30: 353-364.
10. Gutierrez A. P. y Ponsard S. 2006. Physiologically based demographics of Bt cotton-pest interactions. I. Pink bollworm resistance, refuge and risk. *Ecological Modelling*. 191 (3-4): 346-359.
11. Gutierrez A. P., Daane K., Ponti L., Walton V. y Ellis C. K. 2008. Prospective evaluation of the biological control of vine mealybug: refuge effects and climate. *Journal of Applied Ecology* 45: 524-536.
12. Gutierrez A. P. y Ponti L. 2013. Deconstructing the control of the two spotted alfalfa aphid *Theurionaphis maculata*. *Agricultural and forest entomology* 15:272-284.
13. Manetsch T. 1966. Transfer function representation of the aggregate behavior of a class of economic processes. *IEEE transactions on Automatic Control* 11 (4): 693-69.

14. Manetsch T. 1976. Time-varying distributed delays and their use in aggregate models of large systems. *IEEE transactions on Systems, Man and Cybernetics* 6 (8): 547-553.
15. R Development Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
16. Ramírez J. 2009. Determinación de la relación genética entre características de floración y fructificación con el rendimiento en una población F2 de *Coffea arabica* L. (Caturra x CCC 1146). Tesis M. Sc., Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 75p.
17. Rochat J y Gutierrez A. P. 2001. Weather-Mediated Regulation of Olive Scale by Two Parasitoids. *Journal of Animal Ecology* 70 (3): 476-490.
18. Rodríguez D., Cure J. R., Cotes J. M., Gutierrez A. P. y Cantor F. 2011. A coffee agroecosystem model I: growth and development of the coffee plant. *Ecological Modelling* 222: 3626-3639.
19. Rodríguez D., Cure J. R., Gutierrez A. P., Cotes J. M. y Cantor F. 2012. A coffee agroecosystem model II: Dynamics of coffee berry borer. *Ecological Modelling* 248: 203-214.
20. Salazar M., Chaves B., Riaño N., Arcila J. y Jaramillo A. 1994. Crecimiento del fruto de café *Coffea arabica* L. var. Colombia. *Revista Cenicafé* 45 (2): 41-50.
21. Vansickle J. 1977. Attrition in Distributed Delay Models. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics* 7(9): 635-638.
22. Ziegler C. R., Drummond F. A., Donahue D. W. y Smith S. N. 2000. Agrelation: A Computerized decision-making tool for Colorado potato beetle population management and environmental quality concerns. Technical bulletin # 176. Maine agricultural and forest experiment station. University of Maine. 47 p.