

UN MODELO MATEMÁTICO PARA EVALUAR LOS EFECTOS DE
HERBIVORÍA DE LA ALEVILLA, (*OIDAEMATOPHORUS*
ESPELETIAE HERNÁNDEZ, FUENTES FAJARDO & MATHEWS)
SOBRE EL FRAILEJÓN, (*ESPELETIA GRANDIFLORA* HUMB. &
BONPL.)

Por

Jessenia Ivonne Quintero Guiza

Tesis sometida en cumplimiento parcial de los requerimientos para el grado de

MAESTRÍA EN CIENCIAS

en

MATEMÁTICAS (MATEMÁTICA APLICADA)

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ

Mayo, 2019

Aprobada por:

Lev Steinberg, Ph.D
Miembro, Comité Graduado

Fecha

Edgardo Lorenzo González, Ph.D
Miembro, Comité Graduado

Fecha

Karen Ríos Soto, Ph.D
Presidente, Comité Graduado

Fecha

Rosa Amelia Franqui Rivera, Ph.D
Representante de Estudios Graduados

Fecha

Omar Colón Reyes, Ph.D
Director del Departamento

Fecha

Abstract of Thesis Presented to the Graduate School
of the University of Puerto Rico in Partial Fulfillment of the
Requirements for the Degree of Master of Science

**A MATHEMATICAL MODEL TO EVALUATE THE EFFECTS OF
HERBIVORY OF A MOTH (OIDAEMATOPHORUS ESPELETIAE
HERNÁNDEZ FUENTES FAJARDO & MATHEWS) ON THE
FRAILEJON (ESPELETIA GRANDIFLORA HUMB. & BONPL)**

By

Jessenia Ivonne Quintero Guiza

2019

Chair: Karen Ríos Soto

Major Department: Mathematical Sciences

The *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl commonly known as frailejón is a plant of the Eastern Andes of Colombia, such that its function within the ecosystem is to regulate the production of water. In 2012, it was found in the Chingaza Paramo that the *Espeletia grandiflora* is being attacked by a moth, that could diminish its capacity to capture the water. This thesis proposes a discrete mathematical model with age structure and competition between stages to study the interaction between moth and frailejón. First, a non-linear difference equation model is proposed to study the frailejón's population without herbivory. Numerical simulations of the model were made to evaluate how climatic variability affects the population growth of the frailejón, and in turn observe the general behavior of the system over several years. Finally, the frailejón model is added to the herbivorous stage, numerical simulations are made to evaluate the interaction frailejón-moth-climate. We conclude that there is coexistence between the plant and the herbivore, but the density of the plant is diminished by the attack.

Resumen de Tesis Presentado a Escuela Graduada
de la Universidad de Puerto Rico como requisito parcial de los
Requerimientos para el grado de Maestría en Ciencias

**UN MODELO MATEMÁTICO PARA EVALUAR LOS EFECTOS DE
HERBIVORÍA DE LA ALEVILLA, (*OIDAEMATOPHORUS
ESPELETIAE* HERNÁNDEZ, FUENTES FAJARDO & MATHEWS)
SOBRE EL FRAILEJÓN, (*ESPELETIA GRANDIFLORA* HUMB. &
BONPL.)**

Por

Jessenia Ivonne Quintero Guiza

Mayo 2019

Consejero: Karen Ríos Soto

Departamento: Departamento de Matemáticas

La *Espeletia grandiflora* Humb. and Bonpl 1809 o conocida popularmente como frailejón es una planta de los Andes Orientales de Colombia, tal que su función dentro del ecosistema es regular la producción de agua. En el 2012 se encontró en el Páramo de Chingaza que la *Espeletia grandiflora* esta siendo atacada por una alevilla que podría disminuir sus capacidades de captar el agua. Este trabajo propone un modelo matemático discreto con estructura de edad y competencia entre etapas para estudiar la interacción entre la alevilla y el frailejón. Primero se estudia el crecimiento poblacional del frailejón sin tener en cuenta la herbivoría, se hacen simulaciones numéricas del modelo, para evaluar como afecta la variabilidad climática en el crecimiento poblacional del frailejón y para a su vez observar el comportamiento general del sistema a lo largo de varios años. Finalmente, se le añade al modelo del frailejón la etapa de herbivoría, se hacen simulaciones numéricas para evaluar la interacción frailejón-polilla-clima. Concluimos que hay coexistencia entre la planta y el herbívoro, pero la densidad de la planta se ve disminuida por el ataque.

Copyright © 2019

por

Jessenia Ivonne Quintero Guiza

A mis padres,
A mi sobrina Abbie Morales,
A mi país, Colombia.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por ser mi motivación diaria para seguir adelante, por que siempre creyeron en mí y nunca dudaron en brindarme todo su apoyo.

A mis hermanos Nadia Michelly por siempre estar dispuesta a darme aliento, a Shelsy Valentina por su esfuerzo y dedicación para darle el toque artístico a este trabajo y a José Fernando por inspirarme a dar lo mejor de mí.

A la Doctora Karen Ríos por dirigirme en el campo de la investigación, por el apoyo en el camino de la maestría y por su paciencia y dedicación.

A mis amigos de la maestría por siempre estar dispuestos a ayudar y por ser mi apoyo en este proceso, especialmente a Daniel Rocha, César Vega, Cristián Perdomo y Ana María Trujillo.

A la Universidad de Puerto Rico Recinto Universitario de Mayagüez por brindarme la oportunidad de educarme en esta prestigiosa universidad y en este bello país.

Índice General

	<u>Página</u>
ABSTRACT ENGLISH	II
RESUMEN EN ESPAÑOL	III
AGRADECIMIENTOS	VI
Índice de cuadros	IX
Índice de figuras	X
1. Revisión de literatura	1
1.1. Introducción	1
1.2. Objetivos	4
1.2.1. Objetivo General	4
1.2.2. Objetivos Específicos	4
1.3. Biología de la planta <i>Espeletia grandiflora</i> y la alevilla <i>Oidaematophorus espeletiae</i>	5
1.3.1. Páramo	5
1.3.2. El Parque Nacional Natural Chingaza	6
1.3.3. <i>Espeletia grandiflora</i>	8
1.3.4. <i>Oidaematophorus espeletiae</i>	10
1.4. Modelos matemáticos ecológicos previos	15
2. Metodología del trabajo de investigación	25
2.1. Dinámica de las ecuaciones de diferencia de primer orden	25
2.1.1. Puntos de Equilibrio	26
2.2. Sistema de ecuaciones de diferencia	28
2.2.1. Matriz de Leslie	28
2.2.2. Equilibrios.	29
2.2.5. Estabilidad.	30
2.2.9. El método de aproximaciones sucesivas para sistemas de ecuaciones no lineales	33
3. Planteamiento y análisis cualitativo del modelo de la <i>Espeletia grandiflora</i>	34
3.1. Modelo de la <i>Espeletia grandiflora</i> con competencia.	37
3.2. Modelo sin el Banco de Semillas.	41
3.2.1. Equilibrios y R_D	42
3.2.2. Estabilidad	46

3.2.3.	Estudio de los equilibrios numéricamente	49
3.3.	Modelo con el Banco de Semillas.	51
3.3.1.	Equilibrios y R_D	52
3.3.2.	Estabilidad	54
3.3.3.	Estudio de los equilibrios numéricamente	56
3.3.4.	Parámetros	58
3.3.5.	Establecimiento de los parámetros	59
3.3.6.	Simulaciones del modelo determinístico con banco de semillas	62
3.3.7.	Análisis de sensibilidad	68
4.	Modelo Frailejón - Alevilla	74
4.0.8.	Equilibrios	79
4.0.9.	Parámetros	84
4.0.10.	Simulaciones del modelo con herbivoría	84
5.	CONCLUSIONES Y TRABAJOS FUTUROS	97
	LITERATURA CITADA	100

Índice de Cuadros

1–1. Número de individuos y proporción de individuos por grado de afectación de cada una del tamaño de clases que consideraremos en nuestro modelo. Datos tomados de Torres, 2013 [44].	14
3–1. Definición de parámetros para el modelo de competencia de la <i>Espeletia grandiflora</i> , del tiempo n al tiempo $n + 1$	41
3–2. Definición de las variables para el modelo de competencia de la <i>Espeletia grandiflora</i> , del tiempo n al tiempo $n + 1$	41
3–3. Valores de los parámetros para distintas épocas del año	61
3–4. Estudio de R_{DS} para tres tipos de temporadas.	61
3–5. Índices de sensibilidad para el número de reproducción demográfico básico R_{DS}	69
4–1. Definición de parámetros para el modelo frailejón-alevilla.	78
4–2. Valores del parámetro a_J y a_A para diferentes épocas del año	84

Índice de Figuras

1-1. Histograma del promedio de precipitación mensual multianual periodo 2006 – 2012 en el PNN Chingaza. Fuente: Estación meteorológico Campamento Palacio. Guasca, Cundinamarca. EEAAB y Sistema de Información Hidrológica - SIH. adaptada de Gallego et al. (2016 [20])	8
1-2. Frailejón	9
1-3. Representación gráfica de la alevilla <i>O. espeletiae</i>	10
1-4. Representación gráfica del frailejón con sus partes.	11
1-5. Representación gráfica de las hojas de un frailejón no afectado por herbivoría y el otro con deterioro por herbivoría	12
1-6. Relación típica entre N_{t+1} y N_t descrita por la Ecuación 1.1. Las curvas corresponden a la Ecuación 1.3 con $r = 3.414$ (a); y $r = 2.707$ (b). La línea punteada indica la pendiente en los puntos fijos, donde $F(N)$ intersecta la línea diagonal de 45° : Para el caso (a) esta pendiente es menor de 45° y el punto fijo es estable; para el caso (b) la pendiente es mayor de 45° y el punto fijo es inestable [29].	18
2-1. Estabilidad e inestabilidad de un punto de equilibrio.	27
2-2. Punto de equilibrio asintóticamente y globalmente estable	27

3-1. Diagrama del ciclo de vida de un frailejón.	35
3-2. Ciclo de vida de la <i>Espeletia grandiflora</i> , sin competencia intra-edad. .	36
3-3. Simulación de las soluciones del Modelo 3.1-3.4 para varias condiciones iniciales. La gráfica 3-3(a) muestra el tamaño de la población a través del tiempo si $R_D < 1$ y la gráfica 3-3(b) muestra el tamaño de la población si $R_D > 1$. El eje vertical indica la densidad de la población total $S + J_1 + J_2 + A$ en escala log y el eje horizontal es el tiempo en años.	58
3-4. Simulación determinística asumiendo condiciones secas durante varios años, tal que $R_{DS} < 1$	63
3-5. Simulación determinística asumiendo condiciones normales durante varios años, tal que $R_{DS} > 1$	64
3-6. Simulación determinística asumiendo condiciones húmedas durante varios años.	65
3-7. Simulación determinística para una población con $S = 0$, $J_1 = 0$, $J_2 = 0$, y $J_3 = 0$ inicialmente y condiciones climáticas favorables, el eje horizontal representa el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la densidad de plantas, tal que $R_{DS} > 1$	66
3-8. Efecto de variar las condiciones climáticas trimestralmente sobre el tamaño de la población de plantas juveniles y plantas adultas	68
3-9. Efecto de variar a la viabilidad de las semillas en el banco de semillas σ sobre la población de <i>Espeletia grandiflora</i>	70

3-10.Efecto de variar a la viabilidad de las semillas en el banco de semillas σ sobre la población de <i>Espeletia grandiflora</i>	71
3-11.Efecto de variar a la competencia inter-edad plántula-plántula α_P sobre la población de <i>Espeletia grandiflora</i>	72
3-12.Efecto de variar a la competencia inter-edad plántula-plántula α_P sobre el tamaño de la población total de <i>Espeletia grandiflora</i>	73
4-1. Fenología de un frailejón con herbivoría.	75
4-2. Simulación de las soluciones del modelo para varias condiciones ini- ciales. La gráfica 4-2(b) muestra el tamaño de la población a través del tiempo si $a_J = 0.05$ y $a_A = 0.08$ y la gráfica 4-2(c) muestra el tamaño de la población si $a_J = 0.10$ y $a_A = 0.15$. El eje vertical indica la densidad de la población total $S + J_1 + J_2 + A + L$ en escala log y el eje horizontal es el tiempo en años.	83
4-3. Simulación del tamaño poblacional de plantas y herbívoros asumiendo temporadas secas durante varios años. a la densidad de plnatas nos referimos a la densidad de $J_1 + J_2 + A$	85
4-4. Simulación del tamaño poblacional incluyendo herbivoría asumiendo temporadas normales durante varios años.	86
4-5. Ciclo límite de la dinámica frailejón-alevilla para la densidad de se- millas en épocas normales	87
4-6. Dinámica de la planta y el herbívoro	88

4-7. Ciclo límite de la dinámica frailejón-alevilla para la densidad de plantas en épocas normales	90
4-8. Efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas y de la planta adulta, en una población con herbivoría en temporadas normales.	91
4-9. Efecto sobre el tamaño poblacional final de la planta al variar la media de encuentros de la planta con la alevilla, en temporadas normales .	92
4-10.Ciclo límite de la dinámica frailejón-alevilla para temporadas normales, variando a la probabilidad de sobre vivencia de la planta adulta.	93
4-11.Efecto de variar a la media de encuentros de la planta con la alevilla, en una población con herbivoría en temporadas normales.	94
4-12.Efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de la planta adulta, sobre el tamaño de la población de plantas y de larvas.	95
4-13.Simulación del tamaño poblacional incluyendo herbivoría variando las condiciones climáticas trimestralmente	96

Capítulo 1

REVISIÓN DE LITERATURA

1.1. Introducción

Desde antes del siglo *XVII* las matemáticas y la biología se unieron de una manera simple para solucionar problemas, tales como el modelo de Fibonacci [2], para el crecimiento de una población de conejos y los modelos de Malthus, Verhulst y Gompertz para el crecimiento de la población humana [2]. No es sino hasta principios del siglo *XX* que la biomatemática surge como una ciencia, esto en parte, gracias a las ecuaciones de Lotka-Volterra, creadas para modelar la dinámica de un sistema de cazadores y presas [2]. A partir de allí, la mayoría de los conceptos de ecología han tenido expresión en forma de modelos matemáticos que ayudan a entender el comportamiento real de los ecosistemas. Un ejemplo clásico es un sistema huésped-herbívoro, en este caso una especie (el herbívoro) se reproduce sólo en la presencia de la otra especie (su huésped). Un modelo para tal sistema predice el crecimiento poblacional de las dos especies y por tanto se puede predecir si la interacción huésped-herbívoro es nula o por el contrario puede llegar a disminuir las capacidades de su hospedero. [14].

Este trabajo de grado, tiene como propósito principal desarrollar un modelo huésped-herbívoro para un problema de planta hospedera-herbívoro. En este caso, la planta de interés es el frailejón (*Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. Asterales: Asteraceae), especie endémica de la Cordillera Oriental de Colombia que está siendo atacada por la alevilla (*Oidametophorus espeletiae* Hernández, Fuentes, Fajardo &

Mathews (Lepidoptera: Pterophoridae); por la herbivoría, la planta podría presentar alteraciones sobre su reproducción y supervivencia [40]. Esta interacción es un problema muy grave ya que esta planta hace parte del ecosistema de páramo, el cual es fundamental para el abastecimiento de agua en gran parte de la población ubicada en esta región de Colombia, entre ellos, Bogotá su capital, que cuenta con 8,081 millones de habitantes [37].

Para estudiar la interacción alevilla-frailejón, primero se realiza una revisión literaria sobre la fenología de la planta *Espeletia grandiflora*, esto es, sobre el hábitat en el que se desarrolla, las condiciones ambientales en el que la planta sobrevive, su ciclo de vida y el papel ecológico que cumple la planta en este hábitat, también se hace la revisión de literatura de la alevilla *Oidaematophorus espeletiae*, las diferentes etapas en la que se desarrolla, su ciclo de vida, su forma de alimentación, el tipo de afectación que causa sobre la planta y las etapas específicas del frailejón a las que ataca. Estudiamos según la literatura que existe sobre el frailejón y la alevilla, las posibles causas del ataque de la alevilla sobre el hospedero y como pueden influir los factores abióticos en la herbivoría.

Se estudian los diferentes tipos de modelos matemáticos ecológicos que se han desarrollado para analizar la dinámica de poblaciones, enfatizando en los modelos discretos. Se introduce el modelo de competencia de Leslie/Gower, se estudia uno de los modelos mas famosos de estructura de edad, el modelo LPA (Larva, Pupa y Adulto) y finalmente se estudia el modelo de planta-herbívoro de Nicholson-Bailey. En el Capítulo 2 se consideran las herramientas necesarias para el desarrollo analítico y numérico de los modelos matemáticos ecológicos mencionados en el Capítulo 1 y de los modelos que se proponen en este trabajo, esto es, el establecimiento de los puntos de equilibrio, la estabilidad, las condiciones umbrales y el método numérico de punto fijo.

En el Capítulo 3 se propone un modelo matemático de la *Espeletia grandiflora* para evaluar la densidad de la población del frailejón en su estado de desarrollo natural sin herbivoría. Para esto, el modelo matemático que proponemos es discreto, ya que, aunque la población de la planta se reproduzca continuamente, la población de la alevilla no lo hace, así que por simplicidad, para estudiar la interacción entre el frailejón y la alevilla, establecemos los dos modelos de forma discreta.

Dado que la planta tiene distintas etapas de desarrollo, planteamos al modelo del frailejón con estructura de edad, considerando el banco de semillas, la población juvenil, que la dividimos en dos etapas, y a la población de adultos. Además, al encontrar que la población compite por recursos entre sus mismas etapas, finalizamos proponiendo un modelo no lineal discreto, con estructura de edad y competencia entre etapas.

Encontramos la condición umbral para el crecimiento natural de la población de la planta a partir de los equilibrios y estabilidad del sistema, tanto para el modelo sin considerar el banco de semillas, como para el modelo completo. Esto lo hicimos a partir de la matriz de Leslie y encontramos la estabilidad de los equilibrios a través de las condiciones de Jury. Simulamos numéricamente el modelo determinístico para diferentes tipos de temporadas climáticas, (húmeda, seca y normal), con el objetivo de observar como varía la densidad de la población con respecto a la época del año.

Finalmente, en el Capítulo 4 se plantea el modelo de herbivoría frailejón-alevilla y encontramos las mismas condiciones umbrales para el crecimiento de la población a las del modelo sin herbivoría. Igualmente, hicimos el estudio de la variabilidad de la población para diferentes condiciones climáticas, teniendo en cuenta que no en todas las épocas del año hay ataque de la alevilla sobre el frailejón.

Cabe resaltar que no encontramos ningún estudio donde se desarrolle un modelo matemático para estudiar la dinámica del frailejón, ni tampoco existen a nuestro conocimiento modelos matemáticos que estudien la interacción entre la alevilla O .

espeletiae y el frailejón *E. grandiflora*. Tampoco encontramos modelos matemáticos planta-insecto en el que se considere el crecimiento poblacional de la planta como una función de densidad de competencia entre etapas. Planteamos un primer modelo para evaluar esta importante interacción y esto permitirá la construcción de nuevos modelos matemáticos, alevilla-frailejón, mas complejos que se ajusten mejor a la realidad.

1.2. Objetivos

1.2.1. Objetivo General

Evaluar la interacción alevilla-frailejón mediante un modelo matemático no lineal de ecuaciones de diferencia, con estructura de edad y dependencia de densidad, para encontrar las condiciones umbrales del crecimiento poblacional y así estudiar el efecto que causa la alevilla sobre el tamaño poblacional de la planta, en diferentes épocas del año, a lo largo de varios años.

1.2.2. Objetivos Específicos

- Establecer un modelo matemático de ecuaciones de diferencia no lineal para estudiar el crecimiento poblacional natural del frailejón (sin daño de herbivoría), usando estructura de edad y dependencia de densidad con competencia entre etapas.
- Calcular los equilibrios del modelo matemático para el frailejón y encontrar la estabilidad de dichos equilibrios mediante la teoría matemática de los sistemas dinámicos, con el propósito de establecer condiciones umbrales para el crecimiento natural de la población de frailejones.
- Añadir interacción del frailejón con la alevilla al modelo matemático ecológico. El modelo frailejón-alevilla de ecuaciones de diferencia, tendrá estructura de edad con competencia y sin superposición de generaciones en la población de alevillas.
- Estudiar como el crecimiento poblacional del frailejón se ve afectado por la interacción entre las dos especies frailejón-alevilla.

- Realizar simulaciones numéricas para el modelo determinístico, basadas en parámetros del modelo provenientes de la literatura, para diferentes épocas del año, tanto para el modelo del frailejón sin herbivoría, como para el modelo con herbivoría.

1.3. Biología de la planta *Espeletia grandiflora* y la alevilla *Oidaematophorus espeletiae*.

1.3.1. Páramo

Los páramos son ecosistemas exclusivos de las montañas neotropicales, localizados entre el límite superior de la vegetación boscosa (3200-3800 m de altitud) y el límite inferior de las nieves perpetuas (4400-4700 m de altitud) en los sistemas andinos de Venezuela, Colombia y Ecuador y con extensiones en Costa Rica y Panamá ([37], [27]).

Geológicamente los páramos son recientes, aproximadamente tienen de 2 a 4 millones de años de existencia [27], por lo tanto se consideran los ecosistemas de montaña con mayor biodiversidad tropical y endemismo en el mundo [27]. Presentan alta radiación ultra violeta, baja variación de la temperatura media entre estaciones, fuertes variaciones térmicas diarias, fuertes vientos, baja presión atmosférica, bajos niveles en la presión parcial de oxígeno y la presencia de fuertes heladas [44], [27].

Dado que los páramos se encuentran a una gran altura, sus suelos tienen la capacidad de retener mucha agua, pero tienen bajos nutrientes, sus suelos son jóvenes y su productividad es muy baja, . La vegetación en el páramo crece lento dado que presenta una baja biomasa. Por otro lado, la productividad primaria es baja y la descomposición de la materia orgánica es lenta, y, los bancos de semillas son superficiales y fácilmente degradables. Todos estos aspectos hacen que los procesos de sucesión y regeneración sean lentos ([37]), lo que lo convierte en un ecosistema muy vulnerable

Estos factores condicionan los organismos que han logrado adaptarse a estos ambientes tan extremos y es por esto que es tan importante la conservación de las

especies que se logran desarrollar allí. Por otro lado, el páramo provee servicios que son fundamentales para mantener vida, sus ecosistemas son los mayores retenedores y reguladores del ciclo hidrológico, y sus suelos almacenan grandes cantidades de carbono [44].

1.3.2. El Parque Nacional Natural Chingaza

El Parque Nacional Natural Chingaza (PNNC) pertenece al subsistema Andino-Atlántico de la Cordillera Oriental de Colombia y se ubican a una altura entre los 800 y 4020 metros sobre el nivel del mar (msnm). Forma parte de las reservas más importantes de la provincia Andina, con uno de los ecosistemas únicos en el norte de los Andes tropicales: el páramo [37]

El PNNC es una de las áreas protegidas más importantes de Colombia, dado a su importancia como reservorio hídrico y ecosistema clave en la regulación y producción de agua potable, el cual le brinda cerca del 80 % del agua a Bogotá [31]. En el macizo de Chingaza se encuentran alrededor de 40 lagunas naturales.

En Chingaza la pluviosidad es alta, con lluvias intensas de mayo a agosto, mientras que de diciembre a febrero es menos lluvioso. Sin embargo, la precipitación es el factor climático más variable debido a las condiciones geográficas, a la altitud y a la topografía. La temperatura media oscila entre los 6, 7 y 7, 9°C (grados centígrados), con grandes variaciones a lo largo del día y de la franja altitudinal. Las temperaturas máximas medias son de 12 a 14°C, mientras que las temperaturas mínimas medias llegan hasta -2°C [37].

Se han registrado 249 familias de animales en el PNN Chingaza, artrópodos (81 familias), anfibios y reptiles (15), aves (187) y mamíferos (47). Entre la fauna más representativa de Chingaza se encuentran animales endémicos de las montañas altas de los Andes, como: el puma (*Puma concolor*), el conejo de páramo (*Sylvilagus brasiliensis*), el borugo (*Agouti taczanowskii*), el cóndor de los Andes (*Vultur gryphus*) y el águila de páramo (*Geranoaëtus melanoleucus*), entre otros ([37]). Mientras

que la vegetación del bosque alto andino está representada por los géneros *Clusia* y *Weinmannia* y la vegetación leñosa o arbustiva está representada por las especies *Espeletia grandiflora*, *Espeletia argentea*, entre otras [44]. Siendo *Espeletia grandiflora* la especie mas abundante de dicho ecosistema

Variabilidad Climática

Las tierras altas tropicales se caracterizan por presentar una relativa constancia en la cantidad de radiación, la duración del día y la temperatura media anual, por lo que no es posible referirse a un solo clima sino a un conjunto de ellos [41].

En el Parque Nacional Natural Chingaza la pluviosidad es alta; la distribución de las precipitaciones medias anuales muestra un solo pico de lluvias intensas entre los meses de mayo a agosto, durante los cuales se precipita cerca del 60 % del total anual; los meses de diciembre a febrero son los menos lluviosos, representando apenas entre el 9 % y el 17 % del total anual. La Figura 1-1, es un diagrama de barras del promedio de precipitación mensual en milímetros (mm), para el PNN Chingaza en el periodo del 2006 – 2012, de la figura podemos observar que las precipitaciones describen un comportamiento monomodal-biestacional [37], el promedio de precipitación media multianual (periodo 2006 – 2012) fue de 1891 mm y la temperatura promedio multianual de 9.9°C [20].

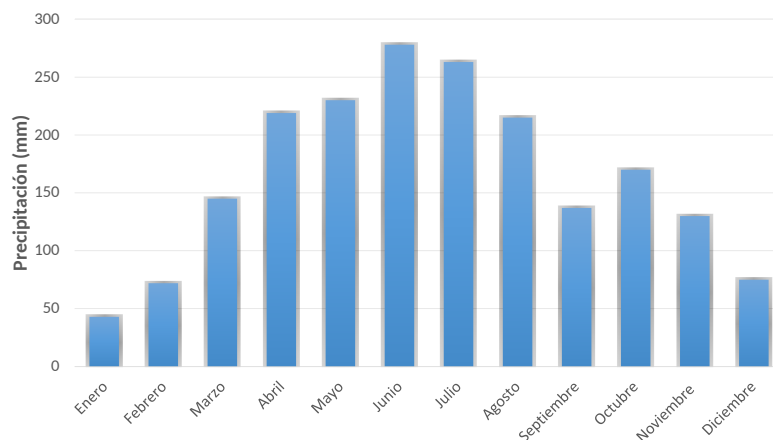


Figura 1–1: Histograma del promedio de precipitación mensual multianual periodo 2006 – 2012 en el PNN Chingaza. Fuente: Estación meteorológico Campamento Palacio. Guasca, Cundinamarca. EEAAB y Sistema de Información Hidrológica - SIH. adaptada de Gallego et al. (2016 [20])

1.3.3. *Espeletia grandiflora*

El género *Espeletia* Mutis, Humb. and Bonpl 1808 conocido por su nombre común frailejón, perteneciente a la familia Asteraceae. El frailejón se reproduce únicamente en los ecosistema de páramo a una altura que oscila entre los 2900 msnm a 4100 msnm [31]. Estas plantas poseen un tronco grueso, generalmente único, con hojas suculentas y muy velludas que se disponen en una apretada espiral formando una roseta en la parte superior del tallo. Las hojas muertas a lo largo de éste, en lugar de caer, permanecen protegiéndolo. Esta serie de adaptaciones fisiológicas se deben a las drásticas condiciones climáticas de las alturas andinas [18].

Espeletia grandiflora Humb. and Bonpl 1809 es una especie endémica de los Andes Orientales de Colombia, es decir, sólo se encuentra en este ecosistema. Esta especie posee características particulares adaptativas de gran importancia, una de ellas es sobre el banco de hojas jóvenes y del meristemo de la planta, ya que son resistentes a la conectividad y a la transferencia de humedad, lo que aumenta la temperatura sin aumentar la transpiración de humedad ([34], [18]). Esto brinda a la planta la posibilidad de disminuir su temperatura dentro de la roseta y así evitar su congelamiento, de esta manera se convierte en un hábitat natural para especies

pequeñas que viven dentro de ella [31]. Los estados de desarrollo de las plantas de *E. grandiflora*, de acuerdo al tamaño de crecimiento son plántula, juvenil y adulto. La tasa media de crecimiento de las plantas juveniles y adultas es de 7.6 *cm* por año ([18]).

La tarea principal de la *E. grandiflora* es almacenar el agua que capta de la lluvia y de las neblinas que se forma en las alturas de las cordilleras andinas. Por su particular estructura de un tallo firme y hojas velludas, esta planta regula la producción de agua que gota a gota llena los caudales de pequeñas quebradas que luego se convertirán en lagunas y grandes ríos. Por otro lado, el frailejón mantiene en buenas condiciones los suelos del páramo manteniendo la humedad relativa y los niveles de acidez en condiciones óptimas [37]. La Figura 1–2 es una fotografía de un frailejón.



Figura 1–2: Frailejón

Al ser esta especie la más representativa en el páramo del PNN Chingaza, cumple un valor ecológico importante adicional, ya que algunas aves de alta montaña como *Carduelis spinescens* se alimentan de sus semillas [5]. Pequeños mamíferos como el guache, el borugo de páramo y la guagua loba, remueven la materia orgánica de troncos de frailejones en descomposición. Incluso, el oso de anteojos tiene en su dieta a las hojas del frailejón [38]. Además, las hojas vivas de la roseta e inflorescencias, es

usada por microorganismos, insectos y artrópodos para mantener la microfauna del ecosistema [18], aunque muchos de estos insectos no le causan un daño severo a la planta, existe una alevilla identificada con el nombre de *Oidaematophorus espeletiae* que al consumirla está generando un daño severo en los ejemplares del frailejón *E. grandiflora*, causándole graves daños a estas plantas en el PNN Chingaza [34].

1.3.4. *Oidaematophorus espeletiae*

Oidaematophorus espeletiae es una alevilla recién estudiada, que sólo se ha encontrado en el frailejón, también se le conoce como alevilla pluma por su postura de descanso en forma de "T", alas lobuladas y patas largas [40], [22]. *O. espeletiae*, tiene un ciclo de vida media de 145 días y está ampliamente distribuido entre los 3100 a 3900 msnm en la Quebrada Calostros del páramo en el PNN Chingaza [22], aunque también se han registrado en los PNN Sumapaz, Las Hermosas y el Cocuy. La Figura 1–3 es un dibujo de la alevilla *Oidaematophorus espeletiae* en su etapa adulta.

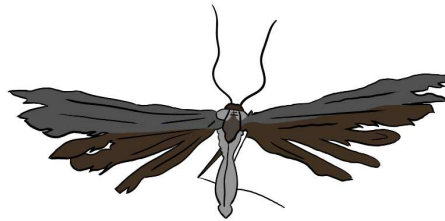


Figura 1–3: Representación gráfica de la alevilla *O. espeletiae*

El ciclo de vida de la alevilla *O. espeletiae* es un holometabolo con cuatro etapas: huevo, larva, pupa y adulto, la etapa larval se divide, a su vez, en cuatro etapas larvales [34], las larvas se alimentan del tejido meristemático de las hojas de *E. grandiflora* [44]. Las hojas del meristemo apical (las más jóvenes que están en el centro de

la roseta de la planta), son las hojas del sector de la planta donde se presenta la herbivoría de las etapas larvales de *O. espeletiae*. La Figura 1–4 es una representación del frailejón, donde se muestran las partes anteriormente mencionadas. En la etapa larval es en la que el insecto ataca al frailejón [34], causándole daños estructurales a la planta, tales como, clorosis, pérdida del tejido foliar por herbivoría, entre otros [40]. Por lo tanto, en este trabajo sólo consideraremos a la etapa larval de la alevilla.

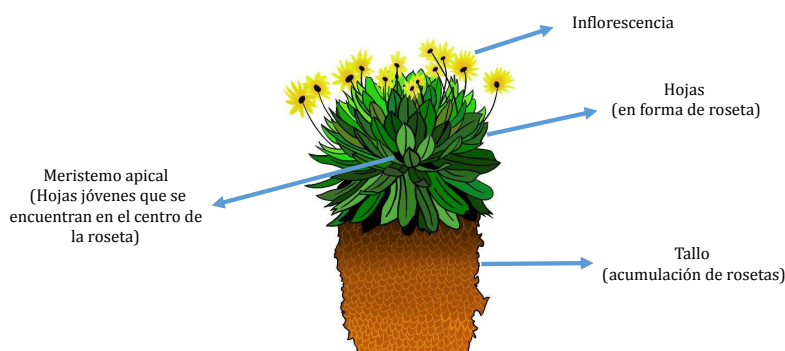


Figura 1–4: Representación gráfica del frailejón con sus partes.

Daño por herbivoría a la *Espeletia grandiflora*

El daño de herbivoría en plantas conlleva al deterioro de estructuras que afectan funciones vitales. La herbivoría influencia la densidad de la población, su estructura genética y la estructura y dinámica de las poblaciones, lo que puede condicionar su supervivencia [44].

En marzo del año 2009, luego de una visita a la Cuenca de la Quebrada Calostros, del Parque Nacional Natural Chingaza, investigadores de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, reportaron un deterioro severo por herbivoría con destrucción de las hojas, pérdida del meristemo y entorchamiento en frailejones *E. grandiflora* y *E. uribei*, causado por una nueva especie de alevilla, descrita como *O. espeletiae*. Para junio del mismo año, algunos de los frailejones registrados como afectados se

encontraron muertos y, en noviembre, el área afectada se extendió cuenca abajo en aproximadamente 2247600 m^2 ([44]).

Esto no solo causa graves daños en el crecimiento del frailejón, si no que también afecta su capacidad de captar el agua proveniente de las lluvias y la neblina, que luego se filtra por los suelos y pasa a la quebrada que alimenta la Represa de Chingaza, la cual suministra cerca del 70 % del agua potable que consumen los bogotanos [37]. La Figura 1–5(a) representa gráficamente a un frailejón que no ha sido atacado por la alevilla y la Figura 1–5(b), el deterioro de las hojas de la roseta por el ataque del herbívoro.

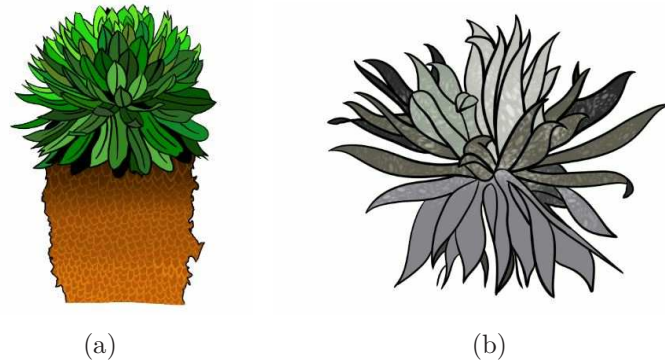


Figura 1–5: Representación gráfica de las hojas de un frailejón no afectado por herbivoría y el otro con deterioro por herbivoría

En este sentido, se ha convertido el insecto *O. espeletiae* en una potencial amenaza para el suministro de agua en la ciudad; de hecho, los resultados arrojados en los cerca de setenta puntos de muestreo y más de 2000 frailejones estudiados por los investigadores indican que el 8 % de estas plantas están afectadas, en algunos casos con un nivel de severidad que oscila entre el 75 al 100 %, estado en el cual es casi improbable que sobrevivan ([44]).

Se manejan dos hipótesis de la causa principal sobre el origen de la alevilla. La primera es que esta especie pudo haber estado en la zona de páramo, pero no fue reportada con anterioridad; sin embargo, desde el contexto del cambio climático, es probable que el incremento de la temperatura media haya influido en el aumento de

la población, producto de una mayor reproducción y dispersión. La segunda hipótesis establece que la especie pudo haberse dispersado desde otros lugares, y al encontrar condiciones óptimas para su desarrollo, se estableció en el páramo, favorecida por la ausencia de controles biológicos que regulen la población ([40]).

Particularmente en los páramos se reporta una expansión de la frontera agrícola, donde la papa es uno de los cultivos más representativos, esta expansión agrícola podrá estar ligada con un crecimiento de la población y dispersión de especies del género en el que pertenece la alevilla. Este tipo de transformaciones en el uso del suelo altera la hidrología, la formación del suelo, la polinización, la dispersión de semillas y las relaciones depredador-presa ([40]).

Caracterización de la población afectada.

El frailejón está dividido en 10 etapas de desarrollo según su altura, estos son: plántula (< 5 cm), juvenil ($5 - 21$ cm), adulto *I* ($22 - 38$ cm), adulto *II* ($39 - 55$ cm), adulto *III* ($56 - 72$ cm), adulto *IV* ($73 - 89$ cm), adulto *V* ($90 - 106$ cm), adulto *VI* ($107 - 123$ cm), adulto *VII* ($124 - 140$ cm) y adulto *VIII* (> 141 cm) [18]. Sin embargo, la larva de la alevilla *O. espeletiae* ataca al frailejón de forma significativa a los adultos de la etapa *I* y etapa *II*, mientras que las clases con menor proporción de individuos afectados correspondió a juveniles, ([44]). Por otro lado, Torres en [44], encontró que para la etapa juvenil la severidad en el meristemo fue muy alta, la cual presentó 100 % de daño y fue la clase con el menor número de hojas en el meristemo, por tanto la etapa juvenil es considerada el estado más vulnerable a la herbivoría.

Generalmente, frailejones afectados por *O. espeletiae* presentan una densidad poblacional de una larva por planta ([22]). Muñoz en [34] encontró que una larva consume aproximadamente 47.6 ± 18.7 cm² de tejido y la cantidad media de área consumible por frailejón es de $62, 2 \pm 20.8$ cm², el porcentaje medio de pérdida foliar en *E. grandiflora* es de 7.65 %, variando entre 4.50 y 11.1 %.

Sin embargo Torres clasificó la severidad del daño por herbivoría en *E. grandiflora* para cada clase de tamaño, en 6 grados diferentes, $G1 = 1 - 5\%$; $G2 = 6 - 12\%$; $G3 = 13 - 25\%$; $G4 = 26 - 50\%$ y $G5 = 51 - 100\%$, lo cual propuso con el fin de reconocer la intensidad de defoliación o pérdida de área foliar de herbivoría. Torres encontró que la mayor proporción de individuos presentó grado 2 de afectación ($37 \pm 5\%$ total de afectados), que representa a los individuos con un $6 - 12\%$ de hojas afectadas [44].

La población afectada muestra que la clase de tamaño juvenil y adulto no están igualmente afectados, encontrándose diferencias notorias entre las proporciones de individuos afectados por clase de tamaño. (Ver Cuadro 1-1) [44]. También se puede observar que la clase juvenil en su mayoría tienen un grado 3 de afectación, es decir del $13 - 25\%$, mientras que las adultas en su mayoría tienen un grado 2 de afectación, es decir del $6 - 12\%$.

		G1	G2	G3	G4	G5	Sin herbivoría	Total general
Juvenil	# Individuos	0	7	8	7	2	78	102
	Proporción (%)	0	6,86	7,84	6,86	1,96	76,47	100
Adulto 1	# Individuos	5	37	26	16	6	220	310
	Proporción (%)	1,61	11,94	8,39	5,16	1,94	70,97	100
Adulto 2	# Individuos	14	41	25	10	5	244	339
	Proporción (%)	4,13	12,09	7,37	2,95	1,47	71,98	100

Cuadro 1-1: Número de individuos y proporción de individuos por grado de afectación de cada una del tamaño de clases que consideraremos en nuestro modelo. Datos tomados de Torres, 2013 [44].

Influencia del clima

La época de finalización de menor precipitación, esto es, a finales de febrero y principios de marzo, establece la etapa final del estado larval del insecto para continuar con su ciclo de vida al estado de pupa y adulto, por tanto la intensidad del daño disminuye, ya que se reduce la presencia de larvas sobre el meristemo de las plantas ([40]). En esta época, a su vez comienza el desarrollo de las inflorescencias de *E. grandiflora* y el brote de nuevas hojas hasta septiembre [18], en este periodo

de tiempo la temperatura desciende entre $4,2^{\circ}C$ y $4,9^{\circ}C$ de tal manera que este descenso también puede ocasionar una disminución en la actividad de las larvas producto de las condiciones adversas del entorno. El descenso en el porcentaje de severidad muestra que después de cierto tiempo las plantas afectadas, tienen la posibilidad de continuar con su normal desarrollo, si no vuelven a ser hospederas de insectos plaga ([40]).

1.4. Modelos matemáticos ecológicos previos

El primer modelo matemático en ecología fue propuesto de forma independiente por Lotka [26] y Volterra [45], ellos describen una interacción continua depredador-presa, donde se puede establecer al depredador como el herbívoro y la presa como la planta, ellos asumen que las plantas pueden crecer exponencialmente en la ausencia de herbívoros, con una razón de cambio dada por (ax) ; que en la ausencia de plantas, los herbívoros podrían morir de hambre y su número podría declinar exponencialmente con una razón de cambio (yd) . Lotka y Volterra también asumen que los herbívoros buscan las plantas de forma aleatoria, y la disminución en la tasa de crecimiento de la población de plantas es una función lineal del número de encuentros (bxy) ; y que el incremento en la población de herbívoros también es una función lineal del número de encuentros [9]. El modelo está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no-lineales

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by), \\ \frac{dy}{dt} &= -y(d - cx),\end{aligned}$$

donde $x(t)$ y $y(t)$ representan planta y herbívoro en tiempo t , respectivamente. Mientras que a , b , c y d son parámetros (positivos) que representan las interacciones de las dos especies. La falla más grande con el modelo de Lotka-Volterra es la suposición de que las plantas podrían incrementar sin un límite en la ausencia de herbívoros lo cual no es biológicamente posible, dado que dependen de recursos

limitados para sostenerse. Esto se puede mejorar asumiendo que las plantas crecen hasta llegar a su capacidad de acarreo, K , en ausencia de herbívoros [2]. Una manera simple de modelarlo es usando la ecuación logística, aquí el crecimiento poblacional se va reduciendo a medida que el tamaño de la población se acerca a la capacidad máxima de los recursos de su entorno. El sistema modificado está entonces dado por las siguientes ecuaciones diferenciales:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - bxy, \\ \frac{dy}{dt} &= -y(d - cx).\end{aligned}$$

Cuando la población crece en un intervalo de tiempo discreto, esto es, en un conjunto de instantes espaciados en el tiempo, los modelos anteriores no representan la interacción entre las dos especies [42], sin embargo, estos mismos modelos pueden ser desarrollados de tal forma en que se logre una representación de la situación real.

En un modelo planta-herbívoro se pretende estudiar el efecto que causa una planta sobre un animal o un animal sobre una planta en la medida en que afecta su tasa de nacimiento o muerte, estos parámetros no sólo determinarán si una población aumentará o decrecerá, también determinará que tan estable es la población y que tan rápido responderá a cualquier perturbación. La razón de nacimientos es medido por la fecundidad, es decir, el número de semillas producidas, los huevos ovipositados o los nacimientos jóvenes de un individuo por unidad de tiempo; mientras que la razón de muerte se describe por la razón de mortalidad, [9].

Una población que es escasa con respecto a sus recursos (pero lo suficientemente grande para que su capacidad de reproducción no se vea afectada) tenderá a crecer de forma exponencial, hasta llegar a su capacidad de acarreo K , la razón de crecimiento exponencial se describe por la pendiente de la representación gráfica de la densidad poblacional vs el tiempo. La pendiente de esta gráfica es llamada la razón de crecimiento intrínseco y es importante porque mide la razón en la cual

la población se puede recuperar de bajas densidades y así afectar profundamente las propiedades de estabilidad de los equilibrios de la población [9]. De esta forma se desea estudiar como la magnitud de la población en la generación $t + 1$, N_{t+1} , está relacionada con la magnitud de la generación anterior t , N_t , (ver Figura 1-6). Tal relación puede ser expresada de forma general por:

$$N_{t+1} = f(N_t). \quad (1.1)$$

El modelo asume que la razón de crecimiento, razón de reproducción o sobrevivencia depende de la densidad de la población, la Ecuación 1.1 es llamada ecuación de diferencia no lineal.

Una función no lineal $f(N_t)$ en dinámica de poblaciones frecuentemente tiene las siguientes propiedades: $f(0) = 0$; $f(N)$ aumenta monótonamente cuando N aumenta a través del rango $0 < N < K$ (donde $f(N)$ obtiene su valor máximo en $N = K$); y $f(N)$ decrece monótonamente cuando N aumenta más allá de $N = K$ [29]. Además, $f(N)$ usualmente contiene uno o más parámetros que ajustan la severidad de este comportamiento no lineal, parámetros que ajustan la inclinación de la joroba en la curva $f(N)$. Estos parámetro típicamente tienen algún significado biológico.

Un primer ejemplo está dado por la ecuación logística discreta:

$$X_{t+1} = X_t(r - bX_t) \quad (1.2)$$

Cuando $b = 0$, describe a una población que crece exponencialmente (para $r > 1$); mientras que para $b \neq 0$ la no linealidad cuadrática produce una curva de crecimiento con una joroba, cuya pendiente está ajustada por el parámetro r . Tomando $N = bX/r$, la ecuación puede ser escrita de forma canónica (ver Figura 1-6) como:

$$N_{t+1} = rN_t(1 - N_t), \quad (1.3)$$

donde $0 \leq N \leq 1$, esta ecuación es quizás la ecuación de diferencia no lineal más simple, pero en las aplicaciones prácticas la Ecuación 1.3 tiene varias desventajas. Dada la restricción de N causa que las siguientes iteraciones van a diverger hacia $-\infty$ (la población se va a extinguir), así las propiedades de estabilidad aquí se refieren a la estabilidad dentro de un vecindario específico [28].

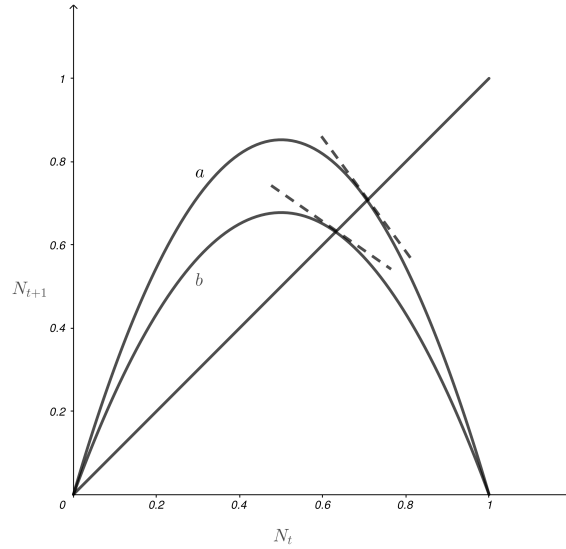


Figura 1-6: Relación típica entre N_{t+1} y N_t descrita por la Ecuación 1.1. Las curvas corresponden a la Ecuación 1.3 con $r = 3.414$ (a); y $r = 2.707$ (b). La línea punteada indica la pendiente en los puntos fijos, donde $F(N)$ intersecta la línea diagonal de 45° : Para el caso (a) esta pendiente es menor de 45° y el punto fijo es estable; para el caso (b) la pendiente es mayor de 45° y el punto fijo es inestable [29].

Otro ejemplo, con mayor aceptación en la literatura biológica es:

$$N_{t+1} = N_t \exp(r(1 - N_t)) \quad (1.4)$$

conocida como la ecuación de Ricker [36]. Esta ecuación describe a una población que en bajas densidades crece, pero en altas densidades la población tiende a decrecer, el modelo se ajusta para una población de especies simple que está regulada por una enfermedad epidémica de alta densidad, originalmente fue un modelo para peces [36], cigarras periódicas (Lloyd, sin publicar) y poblaciones de insectos en general [32], [8]. La pendiente de este comportamiento no lineal es manejado por el parámetro r , además, tiene la ventaja que a diferencia de la Ecuación 1.3, el punto

de equilibrio estable en $N = 1$, es globalmente estable (para todo $N > 0$) para $0 < r < 2$, [28].

Beverton y Holt en 1957 [4] también plantearon una versión de la ecuación logística para poblaciones discretas

$$N_{t+1} = b \frac{1}{1 + N_t} N_t, \quad b > 0. \quad (1.5)$$

Esta ecuación de diferencia define una función monótona y por lo tanto, todas sus soluciones están monotonamente equilibradas. (La Ecuación de diferencia 1.5 está relacionada con la ecuación diferencial logística de la siguiente manera. Si una solución de la ecuación diferencial logística está evaluada en intervalos de tiempo igualmente espaciados, la sucesión de la densidad de la población resultante satisfecerá a una ecuación de diferencia de la forma de la Ecuación 1.5).

Park y Leslie en 1958 [24] plantearon un modelo de competencia entre dos especies por las ecuaciones de diferencia

$$x_{t+1} = b_1 \frac{1}{1 + x_t + c_1 y_t} x_t \quad (1.6)$$

$$y_{t+1} = b_2 \frac{1}{1 + c_2 x_t + y_t} y_t \quad (1.7)$$

Este modelo acopla dos poblaciones logísticas discretas por medio de los términos de competencia interespecífica, $c_1 y_t$ y $c_2 x_t$, estos términos disminuyen la probabilidad de sobrevivencia de cada especie (en la siguiente generación $t + 1$) debido a la presencia de las otras especies.

El sistema de ecuaciones de diferencia 1.6-1.7 define un flujo semi monótono y tiene exactamente el mismo conjunto de posibles escenarios dinámicos que el modelo de Lotka/Volterra. Si no existe un equilibrio positivo, todas las órbitas en el eje positivo tienden a un equilibrio de exclusión positivo. Si hay un equilibrio positivo, entonces es globalmente asintóticamente estable (coexistencia competitiva) o es un

punto de silla. (Por lo tanto, el modelo de Leslie/Gower es el modelo discreto análogo del modelo de competencia de Lotka/Volterra). El caso de coexistencia ocurre solo si los coeficientes de competencia c_1 y c_2 son suficientemente pequeños (a esto se le llama el principio de exclusión competitiva). Además, si ambos coeficientes c_1 y c_2 son suficientemente grandes, entonces ocurre el caso de un punto de silla. Cushing et al. en el 2017 [11], estudió un modelo considerando competencia entre dos especies divididas en dos etapas, joven y adulta, es decir, un modelo de Leslie/Gower estructurado por etapas. Mientras que en el año 2012 Dahlin et al. estudiaron la competencia entre dos especies de plantas anuales divididas en dos etapas semillas y adultas, a partir de las ecuaciones de Leslie/Gower.

En 1968 Leslie et al. [25], estudiaron la competencia interespecífica en una población de escarabajos que está estructurada en etapas. Las variables en el modelo son los números de individuos en cada una de las tres etapas distintas del ciclo de vida: una etapa de crecimiento (Larva), una etapa estática (Pupa) y una etapa reproductiva (Adulta), (modelo LPA). Sin embargo J. Edmunds en el 2001 y J Edmunds et al en el año 2003 estudiaron con mayor profundidad a los modelos LPA [15] y [16]. Este modelo está dado por:

$$L_{t+1} = bA_t \exp(-c_{EL}L_t - c_{EA}A_t) \quad (1.8)$$

$$P_{t+1} = (1 - \mu_L)L_t \quad (1.9)$$

$$A_{t+1} = P_t \exp(-c_{PA}A_t) + (1 - \mu_A)A_t \quad (1.10)$$

El modelo asume un periodo de tiempo igual para las etapas larva y pupa, dado que todas las larvas del tiempo t que sobreviven al tiempo $t + 1$ pasan a ser pupas, y todas las pupas en el tiempo t que sobreviven al tiempo $t + 1$ pasan a ser adultas, mientras que todos los adultos que sobreviven al tiempo $t + 1$ permanecen en la clase

adulto. Muchas especies de escarabajos tienen estas características, con un periodo de tiempo de seis semanas y un promedio de sobrevivencia cerca de seis meses ([15]).

La producción de nuevas larvas está representado por $b > 0$, el número inherente de larvas producidas por un adulto en una unidad de tiempo, es decir, el promedio de huevos viables producidos por un adulto en ausencia de algún efecto de densidad, se describe por el término no lineal $\exp(-c_{EL}L_t - c_{EA}A_t)$. Las constantes $0 < \mu_L < 1$ y $0 < \mu_A < 1$ son las probabilidades de muerte de las larvas y los adultos respectivamente; se asume que la probabilidad de muerte de la pupa es cero. Las interacciones no lineales están descritas por los términos $c_{EL} > 0$, $c_{EA} > 0$ y $c_{PA} > 0$. En el caso de los escarabajos, c_{EL} , c_{EA} y c_{PA} representan el canibalismo de los huevos por las larvas y los adultos, y de las pupas por los adultos [15]. Por tanto el término $\exp(-c_{EL}L_t - c_{EA}A_t)$ para el ejemplo de los escarabajos, representa la sobrevivencia de los huevos al canibalismo por las larvas y los adultos [10].

En cuanto a los modelos planta-herbívoro A.J. Nicholson fue uno de los primeros biólogos en sugerir un modelo discreto planta-parasitoide, pero fue sólo con la ayuda del físico V.A Bailey en la década de 1930 [14] que se pudo desarrollar tal modelo de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= \lambda N_t \exp(-aP_t), \\ P_{t+1} &= cN_t(1 - \exp(-aP_t)), \end{aligned}$$

donde N_{t+1} y P_{t+1} representan la densidad del hospedero en la generación $t + 1$ y la densidad del herbívoro en la generación $t + 1$, respectivamente. El parámetro a es una constante que representa la eficiencia del herbívoro en la búsqueda de alimento, λ es la razón reproductiva del huésped, c es el número promedio de huevos depositados por un herbívoro en un sólo hospedero y la proporción de hospederos que escapan a la herbivoría está dado por el término cero de la distribución de

Poisson, $\exp(-aP_t)$, se usa esta función de probabilidad ya que la distribución de Poisson describe la ocurrencia de eventos aleatorios discretos en algún intervalo de tiempo, así que la probabilidad de exactamente r encuentros entre el herbívoro y el hospedero está dado por $p(r) = \frac{\exp(-aP_t)}{r!}(aP_t)^r$. Por lo tanto la probabilidad de cero encuentros durante el ciclo de vida del hospedero ($p(0) = \exp(-aP_t)$), describe la probabilidad de escapar de la herbivoría [14].

Del análisis se observa que el modelo de Nicholson-Bailey tiene sólo un equilibrio no-nulo dado por (N^*, P^*) , donde

$$N^* = \frac{\lambda \ln \lambda}{(\lambda - 1)ac}$$

y $P^* = \frac{\ln \lambda}{a},$

que existe sólo si $\lambda > 1$. Para este modelo el equilibrio nunca es estable, lo que implica que cualquier cambio pequeño en el estado estable de cualquiera de las dos especies pueden producir oscilaciones divergentes. Sin embargo, este escenario no es muy real ya que los sistemas naturales son más estables, así que igual que en el caso continuo se le puede hacer una pequeña modificación al modelo para volverlo más real. Curiosamente, igual que en el caso continuo, lo que está fallando es que no se toma en cuenta que la tasa de crecimiento del huésped depende del tamaño actual de su población, por lo tanto se considera como suposición adicional que en la ausencia de herbívoros, la población crece a alguna densidad limitada, también llamada capacidad de acarreo K [14]. Descrito de la siguiente forma:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left(r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) - aP_t \right),$$

$$P_{t+1} = cN_t(1 - \exp(-aP_t)),$$

donde r es la razón de crecimiento y K es la capacidad de acarreo.

Aunque la ecuación es lo suficientemente complicada como para dar una expresión explícita de los equilibrios, N^* y P^* , el equilibrio (N^*, P^*) no nulo se puede expresar

de la siguiente forma:

$$N^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{N^*}{K} \right),$$

$$P^* = \frac{P^*}{(1 - \exp(-aP_t))},$$

existe siempre que $N_0^* < K$, es decir siempre que el número inicial de huéspedes sea menor que la capacidad de acarreo de las plantas. Este equilibrio resulta ser estable para una gama bastante amplia de valores de parámetros realistas, que precisamente era lo que se deseaba [14].

Kang et al. [23] en el año 2008 formularon un modelo simple huésped - herbívoro para estudiar la interacción planta - herbívoro, tal que las variables a considerar son la biomasa de las hojas y la biomasa del herbívoro, para el desarrollo de su modelo se hacen las siguientes suposiciones:

1. N_t , representa la biomasa nutritiva de la población de plantas después del ataque por el herbívoro pero antes de su defoliación. P_t , representa la biomasa del herbívoro antes de su muerte en el final de la temporada n .
2. En ausencia del herbívoro, la biomasa de la población de plantas sigue la dinámica del modelo de Ricker (1.4),

$$N_{t+1} = N_t \exp \left(r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right)$$

con una probabilidad de crecimiento constante r y una capacidad de acarreo de la planta K . La dinámica del modelo de Ricker determina la cantidad de nuevas hojas viables para el consumo del herbívoro.

3. Se asume que el herbívoro busca la comida aleatoriamente. El área de las hojas consumidas es medido por el parámetro a , esto es, a es una constante que correlaciona la cantidad total de biomasa que un herbívoro consume. Suponen que el herbívoro tiene un ciclo de vida de un año.

Después del ataque por el herbívoro, la biomasa en la población de plantas se reduce a una fracción $\exp(-aP_t)$. Por tanto el modelo que proponen Kang et al [23], está dado por:

$$N_{t+1} = N_t \exp \left(r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) - aP_t \right), \quad (1.11)$$

$$P_{t+1} = cN_t \exp \left(r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right) (1 - \exp(-aP_t)). \quad (1.12)$$

Para el modelo del estudio de la interacción alevilla-frailejón propuesto en esta investigación, se consideran las suposiciones del modelo de Kang et al ([23]), sin embargo, la función de densidad del crecimiento poblacional de las plantas no va a estar dado por el modelo de Ricker 1.4, sino que consideraremos el modelo de competencia de Leslie/Gower 1.6-1.7, dividido en las diferentes etapas de crecimiento del frailejón, de tal forma que los términos de competencia c_1y_t y c_2x_t , para nuestro modelo, estarán dados por términos de competencia inter e intra edad, ya que la planta compite por recursos entre sus mismas etapas de crecimiento.

Capítulo 2

METODOLOGÍA DEL TRABAJO DE INVESTIGACIÓN

En este trabajo vamos a considerar poblaciones con un intervalo fijo entre generaciones, entonces se describe el tamaño de la población por una sucesión x_n , donde x_0 denota el tamaño de una población inicial, x_1 el tamaño de la población en la siguiente generación (en el tiempo 1), y así sucesivamente. Por lo general el intervalo de tiempo entre generaciones se toma como constante [6].

2.1. Dinámica de las ecuaciones de diferencia de primer orden

Las ecuaciones de diferencia usualmente describen la evolución de ciertos fenómenos sobre el curso del tiempo. Por ejemplo, si una cierta población tiene generaciones discretas, el tamaño de la generación $(n+1)$, $x(n+1)$ es una función de la generación anterior n , $x(n)$. Esta relación se expresa como la ecuación de diferencia

$$x(n+1) = f(x(n)) \quad (2.1)$$

Cuando tenemos una ecuación de diferencia la solución está dada por una sucesión de iteraciones de f empezando por un punto x_0 ,

$$x_0, f(x_0), f(f(x_0)), f(f(f(x_0))), \dots$$

Por conveniencia adoptamos la notación $f^t(x)$ que significa f aplicado t veces a x . $f(x_0)$ es llamada la primera iteración de x_0 bajo f ; $f^2(x_0)$ es llamada la segunda iteración de x_0 bajo f ; $f^t(x_0)$ es llamada la t -ésima iteración de x_0 bajo f . Tomando $x_t = f^t(x_0)$, se tiene

$$x_{t+1} = f^{t+1}(x_0) = f[f^t(x_0)] = f(x_t)$$

2.1.1. Puntos de Equilibrio

La noción de puntos de equilibrio es central en el estudio de la dinámica de cualquier sistema físico. En muchas aplicaciones en biología, física, economía, ingeniería, etc; se quiere que todas las soluciones de un sistema dado tiendan a su punto de equilibrio. Al examinar cuidadosamente lo que sucede en un punto de equilibrio, podemos comprender mejor el comportamiento de un sistema

Definición 2.1.2. ([17],[6])

Un punto x^ en el dominio de f se dice que es un **punto de equilibrio** de 2.1 si este es un punto fijo de f , es decir,*

$$f(x^*) = x^*, \tag{2.2}$$

tal que $x_t = x^$ es una solución constante de la ecuación de diferencia.*

Aunque no siempre es el caso, a menudo es cierto que resolver una ecuación como la Ecuación 2.2 para el valor de un punto de equilibrio, es más simple que encontrar una solución general a un problema completo de la ecuación de diferencia no lineal como la Ecuación 2.1. [14].

Uno de los objetivos más importantes en el estudio de los sistemas dinámicos es analizar el comportamiento de sus soluciones cerca a un punto de equilibrio. A continuación introducimos las definiciones básicas de estabilidad.

Definición 2.1.3. ([17])

- a) El punto de equilibrio x^* del Sistema 2.1 es **estable** si dado $\epsilon > 0$ existe $\delta > 0$ tal que $|x_0 - x^*| < \delta$ implica $|f^t(x_0) - x^*| < \epsilon$ para todo $t > 0$. Si x^* no es estable, entonces es llamado **inestable**, (ver Figura 2-1).
- b) El punto x^* se dice que es **atractor** si existe un $\eta > 0$ tal que

$$|x_0 - x^*| < \eta \text{ implica } \lim_{t \rightarrow \infty} x_t = x^*.$$

Si $\eta = \infty$, x^* es llamado un **atractor global** (ver Figura 2-2(a)).

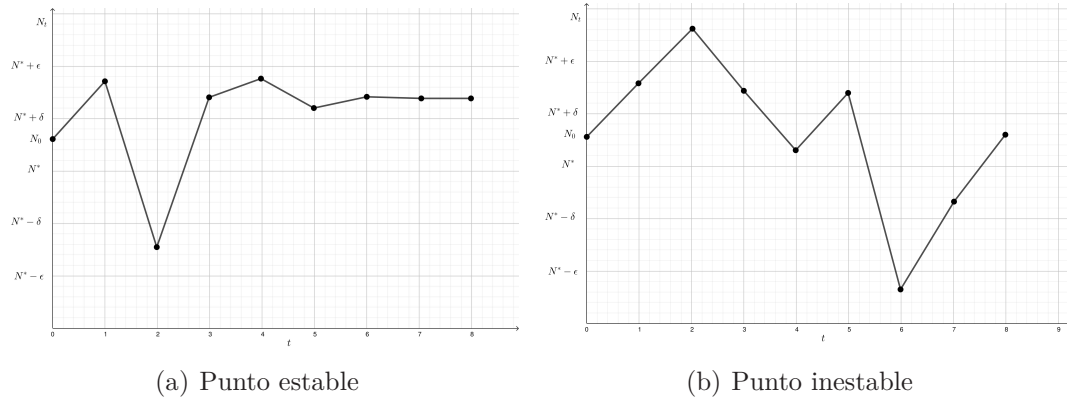


Figura 2-1: Estabilidad e inestabilidad de un punto de equilibrio.

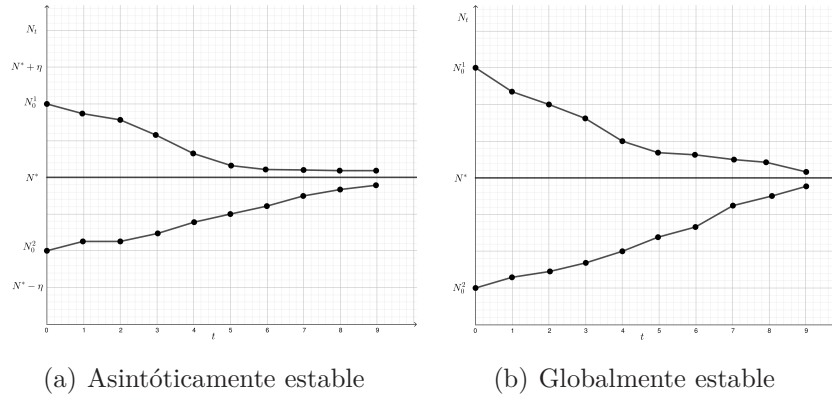


Figura 2-2: Punto de equilibrio asintóticamente y globalmente estable

- c) El punto x^* es un **punto de equilibrio asintóticamente estable** si este es estable y atractor. Si $\eta = \infty$, x^* se dice que es **globalmente asintóticamente estable** (ver figura 2-2(b)).

La Figura 2-1(a) muestra un punto de equilibrio x^* estable, esto se tiene dado que x_0 está dentro de la vecindad (V) centrada en x^* con radio δ , es decir, $x_0 \in V_\delta(x^*)$,

entonces x_t está dentro de la vecindad centrada en x^* con radio ϵ , o lo que es $x_t \in V_\epsilon(x^*)$. En la Figura 2-1(b) x^* es inestable, ya que existe un $\epsilon > 0$, que sin importar que tan cerca esté x_0 de x^* , existirá un T tal que x_T está por fuera de la vecindad centrada en x^* con radio ϵ , es decir, $x_T \notin V_\epsilon(x^*)$. En la Figura 2-2(a) se tiene que x^* es asintóticamente estable, ya que si x_0 está dentro de la vecindad centrada en x^* con radio η , entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t = x^*$. Mientras que en la Figura 2-2(b) x^* es globalmente asintóticamente estable ya que sin importar donde esté x_0 , $\lim_{t \rightarrow \infty} x_t = x^*$.

2.2. Sistema de ecuaciones de diferencia

Los métodos desarrollados para una sola ecuación se puede extender a un sistema de n ecuaciones de diferencia para n incógnitas.

2.2.1. Matriz de Leslie

La matriz de Leslie es un sistema de ecuaciones de diferencia de primer orden que modela la dinámica de una población de estructura de edad. El término “estructura” en modelos poblacionales se refieren a una organización o división de la población dentro de varias partes tales como, edad, tamaño o estado. Por ejemplo, para insectos, el estado de desarrollo puede ser huevo, larva, pupa y adulto [1]. Las interacciones dinámicas entre estados, edades o tamaños determinan como la estructura poblacional cambia a través del tiempo [7].

Si tenemos un sistema de m ecuaciones de diferencia de la forma:

$$x_1(t+1) = b_1x_1(t) + b_2x_2(t) + \dots b_mx_m(t)$$

$$x_2(t+1) = s_1x_1(t)$$

$$x_3(t+1) = s_2x_2(t)$$

$$\vdots$$

$$x_m(t+1) = s_{m-1}x_{m-1}$$

donde $s_1, s_2, \dots, s_m$ son positivos y se refieren a la probabilidad de sobrevivencia y los coeficientes $b_1, b_2, \dots, b_m$ se refiere a la fecundidad y son positivos y no todos cero [6]. El modelo de Leslie puede ser escrito de forma matricial como un vector columnan m -dimensional

$$\mathbf{X}(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_m \end{bmatrix}$$

Y la matriz de Leslie

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ s_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & s_{m-1} & 0 \end{bmatrix}$$

Entonces el modelo consiste de el vector de ecuación de diferencia

$$\mathbf{X}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{X}(t) \quad (2.3)$$

2.2.2. Equilibrios.

Definición 2.2.3. ([1]) *Asuma que tenemos m variables independientes que están relacionadas por el sistema de ecuaciones*

$$\mathbf{X}(t+1) = \mathbf{F}(\mathbf{X}_t) \quad (2.4)$$

vamos a decir que $\mathbf{X}^$ es un **punto de equilibrio** de $\mathbf{F}$ si satisface una solución constante*

$$\mathbf{X}^* = \mathbf{F}(\mathbf{X}^*)$$

.

Definición 2.2.4. ([1]) Una **solución periódica** de periodo m de un sistema de primer orden $X(t+1) = F(X(t))$ es un vector X_k^* que satisface

$$F^m(X_k^*) = X_k^* \quad \text{y} \quad F^i(X_k^*) \neq X_k^* \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, m-1$$

Un m -ciclo es un conjunto de vectores $\{X_1^*, X_2^*, \dots, X_m^*\}$, donde cada X_k^* es una solución periódica de periodo m ; $X_1^*, F(X_1^*), \dots, F^{m-1}(X_1^*)$ es llamada la **órbita periódica** de X_1^*

Si X_k^* , con $k = 1, 2, \dots, m-1$ es una solución periódica, entonces cada X_k^* es un punto fijo de las funciones F^m, F^{2m}, F^{3m} , etc.

2.2.5. Estabilidad.

Definición 2.2.6. ([1]) Un punto de equilibrio X^* del sistema de ecuaciones (1) es **localmente estable** si, para cualquier $\epsilon > 0$, existe un $\delta > 0$ tal que si $\|X(0) - X^*\|_2 < \delta$, entonces

$$\|X(t) - X^*\|_2 = \|F^t(X(0)) - X^*\|_2 < \epsilon \quad \text{para cada } t \geq 0$$

si X^* no es estable se dice que es **inestable**.

$$\text{donde } \|X\|_2 = \|(x(1), x(2), \dots, x(m))^T\|_2 = \sqrt{x^2(1) + x^2(2) + \dots + x^2(m)}$$

Definición 2.2.7. ([17]) Si un sistema de ecuaciones es de la forma

$$X(t+1) = AX(t)$$

se tiene que:

1. La solución de equilibrio de la Ecuación 2.3 es estable si y solo si $\rho(A) \leq 1$
2. La solución de equilibrio de la Ecuación 2.3 es asintóticamente estable si y solo si $\rho(A) < 1$.

$\rho(A)$ es el radio espectral de la matriz A en un espacio vectorial E y se define como

$$\rho(A) := \max\{|\lambda|, \lambda \text{ es un autovalor de } M\}$$

Decimos que un vector $\mathbf{x} \neq \mathbf{0}$ es un autovector de una matriz $\mathbf{A}$ $n \times n$ si existe un escalar λ tal que

$$\mathbf{A}\mathbf{x} = \lambda\mathbf{x}$$

. El escalar λ es llamado un autovalor. Si reorganizamos la ecuación anterior se tiene que

$$(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I})\mathbf{x} = \mathbf{0} \text{ donde } \mathbf{I} \text{ es la matriz identidad}$$

Si λ es un autovalor de $\mathbf{A}$, entonces $(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I})$ es una matriz singular, y por lo tanto $\det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}) = 0$. Si $\mathbf{A}$ es una matriz $n \times n$, entonces el polinomio característico es de grado n , lo que significa que $\mathbf{A}$ tiene n autovalores ([35]).

Sin embargo, muchas veces se puede tener problemas al estimar las magnitudes de los autovalores ya que la ecuación característica asociada con el sistema puede ser un polinomio de grado k , en general es imposible determinar estos autovalores y por tanto es necesario usar ciertos criterios para obtener información de sus magnitudes.

Considere el polinomio

$$P(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + a_2\lambda^{n-2} + \cdots + a_{n-1}\lambda + a_n$$

Defina la siguiente combinación de parámetros:

$$\begin{array}{lll} b_n = 1 - a_n^2, & c_n = b_n^2 - b_1^2 & d_n = c_n^2 - c_2^2 \\ b_{n-1} = a_1 - a_n a_{n-1}, & c_{n-1} = b_n b_{n-1} - b_1 b_2 & d_{n-1} = c_n c_{n-1} - c_2 c_3 \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ b_{n-k} = a_k - a_n a_{n-k}, & c_{n-k} = b_n b_{n-k} - b_1 b_{k+1} & d_{n-k} = c_n c_{n-k} - c_2 c_{k+2} \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ b_1 = a_{n-1} - a_n a_1, & c_2 = b_n b_2 - b_1 b_{n-1} & d_3 = c_n c_3 - c_2 c_{n-1} \end{array}$$

La lista se acorta en cada etapa hasta que solo hay tres cantidades que se relacionan con sus predecesores según la regla

$$q_n = p_n^2 - p_{n-3}^2,$$

$$q_{n-1} = p_n p_{n-1} - p_{n-3} p_{n-2},$$

$$q_{n-2} = p_n p_{n-2} - p_{n-3} p_{n-1}.$$

Definición 2.2.8 (Criterio de Jury ([14])). *Una condición necesaria y suficiente para que $\rho(A) < 1$ son las siguientes:*

1. $P(1) = 1 + a_1 + \cdots + a_{n-1} + a_n > 0$.
2. $(-1)^n P(-1) = (-1)^n [(-1)^n + a_1(-1)^{n-1} + \cdots + a_{n-1}(-1) + a_n]$
- 3.

$$|a_n| < 1$$

$$|b_n| > |b_1|$$

$$|c_n| > |c_2|$$

$$|d_n| > |d_3|$$

$$\vdots$$

$$|q_n| > |q_{n-2}|$$

Muchas veces los sistemas lineales son bien complejos y no se pueden solucionar de forma analítica a partir de la teoría que mencionamos anteriormente, en estos casos es necesario solucionarlos a partir de métodos numéricos, el método numérico que utilizamos en este trabajo para solucionar un sistema de ecuaciones no lineales fue el método de aproximaciones sucesivas.

2.2.9. El método de aproximaciones sucesivas para sistemas de ecuaciones no lineales

Este método se basa en el teorema del punto fijo. Para su aplicación se transforma el sistema $F(\mathbf{x}) = \mathbf{0}$ en otro equivalente (es decir con las mismas soluciones, de la forma $G(\mathbf{x}) = \mathbf{x}$), una vez escrito el sistema de esta forma, el método de aproximaciones sucesivas consiste en seleccionar arbitrariamente un vector $\mathbf{x}(0)$ con el cual iniciar el siguiente esquema iterativo:

$$G(\mathbf{x}(i)) = \mathbf{x}(i+1) \quad (i = 0, 1, 2, \dots) \quad (2.5)$$

De esta forma se genera una sucesión de vectores $\{G(\mathbf{x}(i)) = \mathbf{x}(i+1)\}$ con $i = 0, 1, 2, \dots$.

Teorema 1 (Teorema de punto fijo de Brouwer([43])). *Suponga que G es una función de valor real, definida y continua sobre una bola cerrada centrada en a con radio r , $B(a, r)$, y sea $G(\mathbf{x}) \in B(a, r)$ para todo $\mathbf{x} \in B(a, r)$. Entonces, existe un $\xi \in B(a, r)$ tal que $\xi = G(\xi)$; el vector ξ es llamado un **punto fijo** de G .*

Definición 2.2.10 (Contracción [43]). *Suponga que G es una función de valor real, definida y continua sobre una bola cerrada centrada en a con radio r , $B(a, r)$. Entonces, G se dice que va a ser una contracción sobre $B(a, r)$ si existe una constante L tal que $0 < L < 1$ y*

$$|G(\mathbf{x}) - G(\mathbf{y})| \leq L|\mathbf{x} - \mathbf{y}| \quad \forall \mathbf{x}, \mathbf{y} \in [a, b] \quad (2.6)$$

Definición 2.2.11. *Sea G una función de valor real, definida y continua sobre una bola cerrada centrada en a con radio r , $B(a, r)$, y asuma que $G(\mathbf{x}) \in B(a, r)$ para todo $\mathbf{x} \in B(a, r)$. Suponga, además, que G es una contracción sobre $B(a, b)$. Entonces, G tiene un único punto fijo $\xi \in B(a, b)$. Además, la sucesión $(\mathbf{x}_k)$ definida por 2.5 converge a ξ cuando $k \rightarrow \infty$ para cualquier punto inicial $\mathbf{x}_0$ en $B(a, r)$.*

Capítulo 3

PLANTEAMIENTO Y ANÁLISIS CUALITATIVO DEL MODELO DE LA *ESPELETIA GRANDIFLORA*

Se introduce un sistema de ecuaciones de diferencia no lineal discreto para modelar la dinámica del ciclo de vida del frailejón, con competencia intra-edad en las diferentes etapas de la planta. Las generaciones son medidas en años, seguimos todo el proceso del ciclo de vida, es decir, germinación, crecimiento, competencia y nueva producción de semillas en un año. Dado que el frailejón es una planta perenne, asumimos que el ciclo de vida va a ser igual para los años siguientes [18].

En nuestro modelo el año empieza en marzo, este es el comienzo de la época de lluvia, en esta temporada las semillas aún permanecen inactivas y su germinación empieza después de las primeras lluvias durante los meses entre abril y mayo [18], donde empiezan a nacer las primeras plantas jóvenes. Las plantas juveniles permanecen incapaces de producir semillas por un periodo de 3 a 5 años, después de la maduración, las plantas juveniles se convierten en plantas adultas que fecundan. En septiembre, que a su vez marca el comienzo de la época seca en los páramos, las plantas adultas ya están florecidas y empieza la dispersión de las semillas llegando a su pico más alto en febrero, que es la temporada de mayor sequía; en esta época los vientos en el páramo son más fuertes y esto facilita la liberación y dispersión de las semillas. Las semillas permanecen inactivas en toda la temporada seca y germinan de nuevo después de las primeras lluvias del siguiente año [34], [44] La Figura 3–1 representa gráficamente el ciclo que acabamos de describir. Debido a que las plantas

perennes pueden vivir por más de un año. Asumimos también que una porción de las plantas adultas sobreviven y están presentes en el siguiente año,

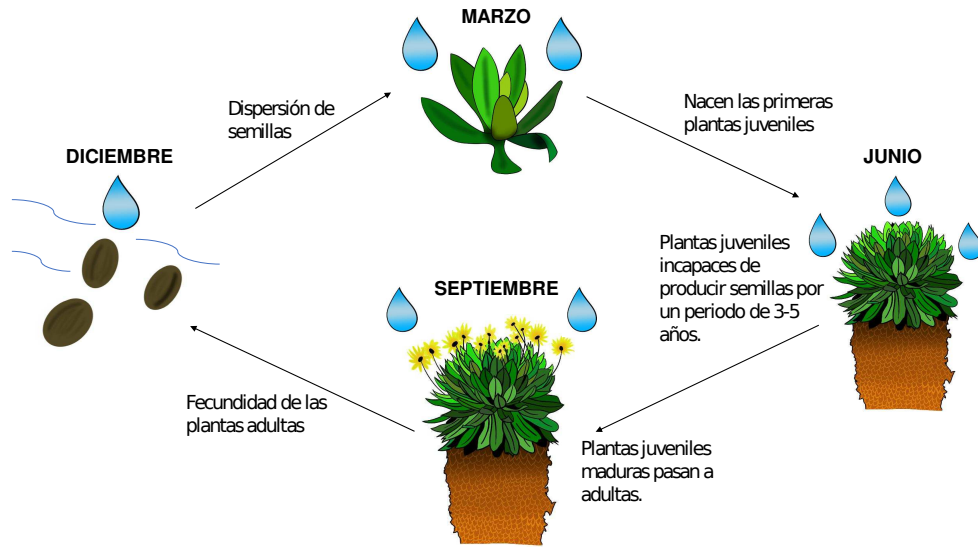


Figura 3-1: Diagrama del ciclo de vida de un frailejón.

La presencia de semillas inactivas nos motivan a tomar en consideración a las semillas que no germinan durante la época de lluvia pero sobreviven en el suelo contribuyendo al banco de semillas. Adicionalmente se distinguen a las plantas juveniles por edad, esto es, las plantas juveniles que no maduran y permanecen juveniles en el siguiente año. Asumimos que las plantas juveniles llegan a madurar cuando cumplen el tercer año. En nuestro modelo $S(n)$ representará la densidad de semillas en el banco de semillas en el tiempo n ($n = 0, 1, 2, \dots$), mientras que $J_k(n)$ representará la densidad de plantas juveniles con k años en el tiempo n ($k = 1, 2$) y finalmente $A(n)$ representará la densidad de plantas adultas en el tiempo n .

El diagrama de flujo en la Figura (3-2) indica el ciclo de vida de *Espeletia grandiflora* sin considerar la competencia entre etapas. El ciclo de vida empieza desde el final de la época seca, donde culmina la dispersión de semillas en el año n hasta el final de la época seca en el año $n + 1$. Sobre el curso de un año las plantas adultas pueden contribuir a la población del siguiente año de dos maneras, primero, como el frailejón es una planta perennial, una porción de las plantas adultas en el año n

sobreviven a una probabilidad ρ_A y de nuevo son parte de la población de adultos en el año $n + 1$. Segundo, los adultos producen nuevas semillas, número por el cual representamos como f .

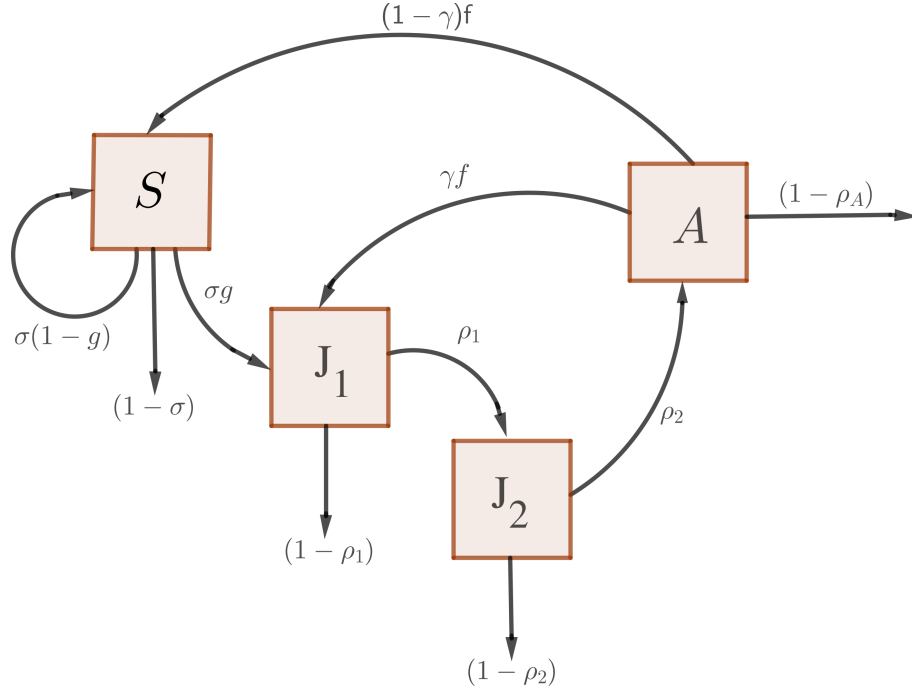


Figura 3–2: Ciclo de vida de la *Espeletia grandiflora*, sin competencia intra-edad.

Una porción de estas nuevas semillas germinan a una probabilidad γ , las semillas que germinaron serán ahora plántulas que sobreviven a una proporción μ , para pasar a ser parte ahora del grupo de juveniles con 1 año de edad $J_1(n + 1)$. La porción de semillas que no germinaron pasan al banco de semillas con probabilidad $(1 - \gamma)$. Las semillas en el banco de semillas sobreviven al periodo inactivo a una proporción σ y serán eventualmente viables para germinar a una probabilidad g , suponemos que las plántulas que vienen del banco de semillas sobreviven con la misma probabilidad μ que las que germinaron sin pasar por el banco de semillas, y estas plántulas también harán parte del grupo de juveniles con un año de edad $J_1(n + 1)$.

Las plantas jóvenes del cohorte $J_k(n)$ sobreviven a una proporción ρ_k y pasan a ser parte de las plantas jóvenes de $k + 1$ años, $J_{k+1}(n + 1)$. Suponemos que cuando cumplen el tercer año, las plantas jóvenes que sobreviven a una probabilidad ρ_2 ,

en tiempo n , inmediatamente son plantas maduras y pasan al cohorte de plantas adultas en el tiempo $n + 1$, $A(n + 1)$.

3.1. Modelo de la *Espeletia grandiflora* con competencia.

El establecimiento de las plántulas es importante en los ciclos de vida de las plantas, tanto para la dinámica como para la estructura de edad de la población ([9]). Sin embargo, la mortalidad en esta etapa es alta y se relaciona con la falta de agua, nutrientes y luz. La competencia con otras plántulas es una de sus limitantes, una nueva plántula está en desventaja con las plantas establecidas en la captura de recursos [19], por lo tanto, consideramos en nuestro modelo competencia intra-edad, plántula-plántula, que la representaremos por el parámetro α_P , y juvenil con juvenil, representado por el parámetro α_J ; adicionalmente consideramos competencia inter-edad juvenil con adulto, representado por el parámetro β , y ya que las plantas adultas superan en número a las juveniles, es más difícil para las plantas jóvenes competir por agua con las plantas adultas. Además Smith [41], en sus trabajos con *Espeletia Schultzii*, determinó que hay competencia inter-edad por recursos y espacio entre las plantas adultas, por tanto, consideramos también, competencia inter-edad adulto con adulto, representado por el parámetro α_A . Dado que consideramos la competencia en las etapas más cruciales del juvenil, estos son, del paso de plántula a joven de un año y del paso de joven maduro a adulto, no consideramos importante establecer la competencia en la etapa intermedia del juvenil.

Así que, la densidad de semillas de la generación $n+1$, $S(n+1)$, estará determinado por el número promedio de semillas producidas (f), por la planta adulta de la generación n , $A(n)$, que no germinaron inmediatamente a una probabilidad $(1 - \gamma)$, más la densidad de semillas de la generación n , $S(n)$, que no han germinado a una probabilidad $(1 - g)$ pero permanecen viables con una probabilidad σ . La densidad de plantas juveniles de la generación $n + 1$ en la primera etapa, $J_1(n + 1)$, estará determinado por la densidad de plántulas que sobrevivan a una probabilidad μ

y que provengan de las semillas producidas por la planta adulta (f), que germinaron inmediatamente a una probabilidad γ de la generación n , $A(n)$, más la densidad de semillas de la generación n , $S(n)$, que permanecieron viables a una probabilidad σ y que germinaron a una probabilidad g , además estas plántulas sobrevivieron a la competencia por recursos con las plántulas ya establecidas, medido por el parámetro α_P . Mientras que la densidad de plantas juveniles de la generación $n+1$ en la segunda etapa, $J_2(n+1)$, estará determinado por la densidad de juveniles de la primera etapa que sobrevivieron en la generación n , $J_1(n)$, a una probabilidad ρ_1 . Finalmente, la densidad de plantas adultas de la generación $n+1$, $A(n+1)$, estará determinado por la densidad de plantas juveniles de la generación n en la segunda etapa, $J_2(n)$, que sobrevivieron a una probabilidad ρ_2 y que además sobrevivieron a la competencia por recursos con las plantas juveniles y con las plantas adultas ya establecidas a una probabilidad α_J y β respectivamente, y también estará determinado por las plantas adultas de la generación n , $A(n)$, que sobrevivieron a una probabilidad ρ_A y que además sobrevivieron a la competencia por recursos con las plantas adultas ya establecidas. En el Cuadro 3-1 se hace una descripción de cada parámetro que se uso en nuestro modelo de competencia para la *Espeletia grandiflora* y en el Cuadro 3-2 se hace una descripción de cada variable.

Por lo tanto, proponemos el siguiente modelo de ecuaciones de diferencia no lineal, con estructura de edad y competencia inter-edades, para la población del frailejón como:

$$S(n+1) = (1-\gamma)fA(n) + (1-g)\sigma S(n), \quad (3.1)$$

$$J_1(n+1) = \frac{\mu\gamma f}{1+\alpha_P G_P} A(n) + \frac{\mu g \sigma}{1+\alpha_P G_P} S(n), \quad (3.2)$$

$$J_2(n+1) = \rho_1 J_1(n), \quad (3.3)$$

$$y \quad A(n+1) = \frac{\rho_2}{1+\alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} J_2(n) + \frac{\rho_A}{1+\alpha_A A(n)} A(n), \quad (3.4)$$

donde,

$$G_P = \gamma f A(n) + g \sigma S(n). \quad (3.5)$$

La función G_P representa las nuevas plántulas o las semillas que germinaron justo antes del tiempo $n + 1$, de esta forma se tiene que $\mu \gamma f A(n)$ son las plántulas que sobrevivieron de plántula a joven de un año de edad y surgieron de semillas que germinaron inmediatamente, mientras que $\mu g \sigma S(n)$ son las plántulas que sobrevivieron de plántula a joven de un año de edad y nacieron de semillas que primero pasaron por el banco de semillas. El término $\rho_k J_k(n)$ representa las plantas jóvenes de edad k que sobrevivieron a la edad $k + 1$, cuando $k = 2$ estas plantas jóvenes que sobrevivieron al tercer año pasaron a ser las nuevas plantas adultas. Finalmente, $\rho_A A(n)$ representa las plantas adultas establecidas. Modelos de competencia y modelos de estructura de edad de este tipo los podemos encontrar en [13] y [30], respectivamente.

Basándonos en el modelo de Leslie/Gower 1.6-1.6, el término

$$J_1(n + 1) = \frac{\mu \gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A(n) + \alpha_P g \sigma S(n)} A(n) \quad (3.6)$$

establece que las plántulas que provienen de semillas que germinaron inmediatamente, tienen que competir por recursos con las plántulas ya establecidas, reduciendo así su sobrevivencia de plántula a joven de 1 año. Por ende, α_P mide la intensidad de la competencia inter-edad plántula con plántula. Por otro lado, suponemos que la competencia es igual si la plántula proviene de semillas que germinan inmediatamente después de su producción o de semillas que primero pasaron por el banco de semillas.

A su vez el término:

$$J_1(n + 1) = \frac{\mu g \sigma}{1 + \alpha_P \gamma f A(n) + \alpha_P g \sigma S(n)} S(n) \quad (3.7)$$

representa la competencia de las plántulas que nacieron de semillas que primero pasaron por el banco de semillas con las plántulas ya establecidas reduciendo así su sobrevivencia de plántula a joven de 1 año.

Mientras que:

$$A(n+1) = \frac{\rho_2}{1 + \alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} J_2(n) \quad (3.8)$$

representa la competencia intra-edad del juvenil con otros juveniles ya establecidos y la competencia inter-edad del juvenil con las plantas adultas, de tal forma que esta competencia reduce la sobrevivencia del juvenil a el estado adulto, donde α_J y β miden la intensidad de la competencia joven con joven y joven con adulto, respectivamente.

Finalmente,

$$A(n+1) = \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A(n)} A(n) \quad (3.9)$$

controla el crecimiento de la población de las plantas adultas ya establecidas por la competencia por recursos de adultas con adultas, en este caso α_A mide la competencia intra-edad adulto con adulto.

Variable	Descripción
f	Número promedio de semillas producidas por un adulto (Fecundidad.)
$(1 - \gamma)$	Probabilidad de que la semilla que proviene de la planta adulta no germine inmediatamente.
$(1 - g)$	Probabilidad de que la semilla en el banco de semillas no germine en el tiempo $n + 1$.
σ	Probabilidad de sobrevivencia en banco de semillas
μ	Probabilidad de sobrevivencia de plántula a juvenil con 1 año de edad.
ρ_1	Probabilidad de sobrevivencia de juvenil con 1 año de edad a juvenil de dos años.
ρ_2	Probabilidad de sobrevivencia de juvenil con 2 años de edad a planta adulta.
ρ_a	Probabilidad de que una planta adulta sobreviva al siguiente año.
α_P	Competencia intra-edad (plántula con plántula).
α_J	Competencia intra-edad (juvenil con juvenil)
α_A	Competencia intra-edad (adulto con adulto).
β	Competencia inter-edad (joven con adulto).

Cuadro 3-1: Definición de parámetros para el modelo de competencia de la *Espeletia grandiflora*, del tiempo n al tiempo $n + 1$.

Variable	Descripción
$S(n)$	Densidad semillas producidas en el año n
$J_1(n)$	Densidad frailejón joven, primera etapa en el año n
$J_2(n)$	Densidad frailejón joven, segunda etapa en el año n
$A(n)$	Densidad frailejón adulto en el año n

Cuadro 3-2: Definición de las variables para el modelo de competencia de la *Espeletia grandiflora*, del tiempo n al tiempo $n + 1$.

3.2. Modelo sin el Banco de Semillas.

Empezamos con un análisis del modelo sin el banco de semillas, esto es, tomando a $\sigma = 0$. El análisis del modelo simplificado nos dará información importante sobre la dinámica del Sistema de Ecuaciones 3.1 - 3.4. El modelo sin el banco de semillas nos dirá como se comportará el sistema completo si solamente germinan las semillas

que vienen de la planta adulta del año anterior, es decir, estamos suponiendo que las semillas que entran en el banco de semillas nunca son viables y por lo tanto ignoramos a estas semillas. Biológicamente, el modelo libre de semillas representa un lugar donde los individuos de *Espeletia grandiflora* aún no han establecido un banco de semillas.

Nuestro modelo sin banco de semillas se obtiene tomando $\sigma = 0$ en el sistema 3.1 - 3.4, reduciéndose a:

$$S(n+1) = (1 - \gamma)fA(n), \quad (3.10)$$

$$J_1(n+1) = \frac{\mu\gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A(n)} A(n), \quad (3.11)$$

$$J_2(n+1) = \rho_1 J_1(n), \quad (3.12)$$

$$y \quad A(n+1) = \frac{\rho_2}{1 + \alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} J_2(n) + \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A(n)} A(n). \quad (3.13)$$

Ya que las Ecuaciones 3.11 - 3.13 son desacopladas de la Ecuación 3.10, la dinámica del sistema será determinada explícitamente por las Ecuaciones 3.11 - 3.13.

3.2.1. Equilibrios y R_D .

Teorema 3.2.1. *Para el Sistema 3.11-3.13 existe un punto de equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0)$ y existe al menos un equilibrio de coexistencia $\mathbf{E}_1 = (J_1^*, J_2^*, A^*)$, bajo una condición umbral.*

Demostración 1. *Los equilibrios de las Ecuaciones 3.11-3.13 se encuentran resolviendo el sistema $H(\mathbf{E}^*) = \mathbf{E}^*$. Por tanto,*

$$J_1^* = \frac{\mu\gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A^*} A^* \quad (3.14)$$

$$J_2^* = \rho_1 J_1^*, \quad (3.15)$$

$$y \quad A^* = \frac{\rho_2}{1 + \alpha_J J_2^* + \beta A^*} J_2^* + \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A^*} A^*, \quad (3.16)$$

sustituyendo a J_1^* en J_2^* obtenemos que,

$$J_2^* = \frac{\rho_1 \mu \gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A^*} A^*$$

y sustituyendo a J_2^* en A^* se obtiene que,

$$A^* = \frac{\rho_2}{1 + \alpha_J \frac{\rho_1 \mu \gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A^*} A^* + \beta A^*} \left(\frac{\rho_1 \mu \gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A^*} A^* \right) + \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A^*} A^*$$

lo que es lo mismo a:

$$A^* = \frac{\rho_2 \rho_1 \mu \gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A^* + \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f A^* + \beta A^* (1 + \alpha_P \gamma f A^*)} A^* + \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A^*} A^*$$

por tanto,

$$A^* - \frac{\rho_2 \rho_1 \mu \gamma f}{1 + \alpha_P \gamma f A^* + \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f A^* + \beta A^* (1 + \alpha_P \gamma f A^*)} A^* - \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A^*} A^* = 0$$

después de algunos cálculos, obtenemos un polinomio de grado cuatro en términos de A^* , dado por

$$Q(A^*) = A^*(\Pi A^{*3} + \Sigma A^{*2} + \Delta A^* + \Theta) = 0$$

donde

$$\Pi = \beta \alpha_P \alpha_A \gamma f,$$

$$\Sigma = \beta \alpha_P \gamma f + \alpha_A \alpha_P \gamma f + \alpha_A \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f + \alpha_A \beta - \rho_A \beta \alpha_P \gamma f,$$

$$\Delta = \alpha_P \gamma f + \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f + \beta + \alpha_A - \alpha_A \rho_1 \rho_2 \mu \gamma f - \rho_A \alpha_P \gamma f - \rho_A \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f - \rho_A \beta,$$

$$\Theta = 1 - \rho_1 \rho_2 \mu \gamma f - \rho_A,$$

$$\text{Entonces } A^* = 0 \quad o \quad \Pi A^{*3} + \Sigma A^{*2} + \Delta A^* + \Theta = 0$$

En el caso de que A^* sea igual a cero y sustituyendo en las ecuaciones 3.14-3.16 obtenemos el equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0)$.

De otro lado, si $A^* \neq 0$ entonces

$$\Pi A^{*3} + \Sigma A^{*2} + \Delta A^* + \Theta = 0 \quad (3.17)$$

Dado que el coeficiente principal del Polinomio 3.17 es estrictamente positivo, esto es $\Pi > 0$, entonces $\lim_{A^* \rightarrow +\infty} Q(A^*) = +\infty$. Buscando los puntos críticos del Polinomio 3.17 se tiene que $Q(A^*)' = 3\Pi A^{*2} + 2\Sigma A^* + \Delta = 0$, establece dos puntos críticos dados por:

$$A_{1,2}^* = -\frac{\Sigma}{3\Pi} \pm \sqrt{\left(\frac{\Sigma}{3\Pi}\right)^2 - \frac{\Delta}{3\Pi}}$$

siempre que $\Sigma > \sqrt{3\Delta\Pi}$ dado que es una suma de términos positivos.

Teniendo en cuenta que $f > 1$ y $\gamma, g, \sigma, \mu, \rho_1, \rho_2, \rho_A, \alpha_P, \alpha_J, \alpha_A, \beta$ están entre cero y uno. Se puede demostrar que $\Delta > 0$

$$\begin{aligned} \Delta &= \alpha_P \gamma f + \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f + \beta + \alpha_A - \alpha_A \rho_1 \rho_2 \mu \gamma f - \rho_A \alpha_P \gamma f - \rho_A \alpha_J \rho_1 \mu \gamma f - \rho_A \beta \\ &= \rho_1 \mu \gamma f (\alpha_J (1 - \rho_A) - \alpha_A \rho_2) + (\alpha_P \gamma f + \beta) (1 - \rho_A) + \alpha_A > 0 \end{aligned}$$

$$\text{si } \frac{\alpha_A \rho_2}{\alpha_J (1 - \rho_A)} < 1.$$

Por el criterio de la segunda derivada, se tiene que $Q(A^*)'' = 6\Pi A^* + 2\Sigma$ implica que

$$\begin{aligned} Q(A_1^*) &= 6\Pi \left(-\frac{\Sigma}{3\Pi} + \sqrt{\frac{\Sigma^2}{9\Pi} - \frac{\Pi\Delta}{3}} \right) \\ &= 6\Pi \sqrt{\frac{\Sigma^2}{9\Pi} - \frac{\Pi\Delta}{3}} > 0 \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}
Q(A_2^*) &= 6\Pi \left(-\frac{\Sigma}{3\Pi} - \sqrt{\frac{\Sigma^2}{9\Pi} - \frac{\Pi\Delta}{3}} \right) \\
&= -6\Pi \sqrt{\frac{\Sigma^2}{9\Pi} - \frac{\Pi\Delta}{3}} < 0
\end{aligned}$$

Por tanto, el Polinomio 3.17 tiene un máximo en $A_2^* = -\frac{\Sigma}{3\Pi} - \sqrt{\left(\frac{\Sigma}{3\Pi}\right)^2 - \frac{\Delta}{3\Pi}}$.

Veamos que $A_2^* > 0$. Si $\frac{\alpha_A \rho_2}{\alpha_J(1 - \rho_A)} < 1$.

$$\begin{aligned}
&\Delta > 0 \\
&-\frac{\Delta}{3\Pi} < 0 \\
&-\frac{\Delta}{3\Pi} < \left(\frac{-\Sigma}{3\Pi}\right)^2 - \left(\frac{\Sigma}{3\Pi}\right)^2 \\
&\left(\frac{\Sigma}{3\Pi}\right)^2 - \frac{\Delta}{3\Pi} < \left(\frac{-\Sigma}{3\Pi}\right)^2 \\
&\left(\frac{-\Sigma}{3\Pi}\right) > \sqrt{\left(\frac{\Sigma}{3\Pi}\right)^2 - \frac{\Delta}{3\Pi}} \\
&\frac{-\Sigma}{3\Pi} - \sqrt{\left(\frac{\Sigma}{3\Pi}\right)^2 - \frac{\Delta}{3\Pi}} > 0
\end{aligned}$$

El máximo A_2^* es mayor que cero. Ahora,

$$\begin{aligned}
\Sigma &= \beta\alpha_P\gamma f + \alpha_A\alpha_P\gamma f + \alpha_A\alpha_J\rho_1\mu\gamma f + \alpha_A\beta - \rho_A\beta\alpha_P\gamma f \\
&= (1 - \rho_A)(\beta\alpha_P\gamma f) + \alpha_A(\alpha_P\gamma f + \alpha_J\rho_1\mu\gamma f + \beta) > 0
\end{aligned}$$

Por tanto, ya que $A_2^* > 0$, Π , Σ y Δ son mayores que cero, si $\Theta > 0$ se va a tener que $Q(A_2^*) > 0$ y si $\Theta < 0$, se puede ver que $\Pi(A_2^*)^3 + \Sigma(A_2^*)^2 + \Delta(A_2^*) > 1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f - \rho_A)$. Luego $Q(A_2^*) > 0$ Entonces, si establecemos una condición tal que $Q(0) < 0$ tendremos $Q(0)Q(A_2^*) < 0$, luego por el teorema del valor intermedio existe

una raíz positiva del Polinomio 3.17 en $(0, A_2^*)$. Así $Q(0) < 0$ si $1 - \rho_1 \rho_2 \mu \gamma f - \rho_A < 0$, es decir, si $\frac{\rho_1 \rho_2 \mu \gamma f}{1 - \rho_A} > 1$.

Definamos

$$R_D = \frac{\rho_1 \rho_2 \mu \gamma f}{1 - \rho_A}, \quad (3.18)$$

R_D es una condición umbral que establece que si $R_D > 1$ existe un equilibrio de no extinción.

Para obtener un equilibrio distinto al de extinción se debe tener que $R_D > 1$, R_D es el número de reproducción básica de la población. Es decir, es el número promedio de descendencia que un individuo adulto puede reproducir sobre su vida útil, R_D combina la probabilidad de fecundidad y la probabilidad de sobrevivencia de cada etapa, para proporcionar el número esperado de nuevos nacimientos por individuo a lo largo de su vida [12], además R_D no depende de los términos de competencia, es decir, la competencia no influye en la extinción o permanencia de la población de frailejones. Biológicamente, esto podría representar que aunque las plantas más pequeñas compitan con las más grandes por recursos, la plantas grandes abrigan a las pequeñas para protegerlas de los vientos y la intensa insolación que hay en el páramo, garantizando así la prevalencia de su especie.

Podemos interpretar biológicamente a los términos del número de reproducción básica, pues

- $\frac{1}{1 - \rho_A}$ es el número promedio de generación de la planta adulta antes de morir, y
- $\rho_1 \rho_2 \mu \gamma f$ es la proporción de descendientes hasta los 3 años que sobreviven de la generación n a la generación $n + 1$.

3.2.2. Estabilidad

Ahora estudiaremos la estabilidad del punto de equilibrio de extinción $E_0 = (0, 0, 0)$. Para esto linealizaremos el sistema alrededor del equilibrio de extinción.

Teorema 3.2.2. Si $R_D < 1$, el equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0)$ es asintóticamente estable.

Demostración 2. Tomando la matriz jacobiana:

$$V(\mathbf{E}_0) = \begin{bmatrix} \frac{\partial J_1}{\partial J_1}|_{\mathbf{E}_0} & \frac{\partial J_1}{\partial J_2}|_{\mathbf{E}_0} & \frac{\partial J_1}{\partial A}|_{\mathbf{E}_0} \\ \frac{\partial J_2}{\partial J_1}|_{\mathbf{E}_0} & \frac{\partial J_2}{\partial J_2}|_{\mathbf{E}_0} & \frac{\partial J_2}{\partial A}|_{\mathbf{E}_0} \\ \frac{\partial A}{\partial J_1}|_{\mathbf{E}_0} & \frac{\partial A}{\partial J_2}|_{\mathbf{E}_0} & \frac{\partial A}{\partial A}|_{\mathbf{E}_0} \end{bmatrix}$$

donde

$$\begin{aligned} \frac{\partial J_1}{\partial J_1} &= 0 & \frac{\partial J_1}{\partial J_2} &= 0 & \frac{\partial J_1}{\partial A} &= \frac{\mu\gamma f(1 + \alpha_P\gamma f A(n)) - \alpha_P\gamma f(\mu\gamma f A(n))}{(1 + \alpha_P\gamma f A(n))^2} \\ \frac{\partial J_2}{\partial J_1} &= \rho_1 & \frac{\partial J_2}{\partial J_2} &= 0 & \frac{\partial J_2}{\partial A} &= 0 \\ \frac{\partial A}{\partial J_1} &= 0 & \frac{\partial A}{\partial J_2} &= \frac{\rho_2(1 + \alpha_J J_2 + \beta A) - \alpha_J \rho_2 J_2}{(1 + \alpha_J J_2 + \beta A)^2} & \frac{\partial A}{\partial A} &= \frac{\rho_A(1 + \alpha_A A(n)) - \alpha_A \rho_A A(n)}{(1 + \alpha_A A(n))^2} \end{aligned}$$

La matriz jacobiana del sistema 3.11-3.13 evaluada en el equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0)$ menos λI esta dada por

$$V(\mathbf{E}_0) - \lambda I = \begin{bmatrix} -\lambda & 0 & \mu\gamma f \\ \rho_1 & -\lambda & 0 \\ 0 & \rho_2 & \rho_A - \lambda \end{bmatrix}$$

El polinomio característico asociado al sistema es

$$P(\lambda) = \lambda^3 - \rho_A \lambda^2 - \rho_1 \rho_2 \mu \gamma f = 0. \quad (3.19)$$

El punto de equilibrio se dice que va a ser asintóticamente estable si

$\rho(V(\mathbf{E}_0)) = |\max\{\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3\}| < 1$ y es inestable si sucede lo contrario. Sin embargo, dado que no podemos hallar explícitamente los valores de los λ , usamos el criterio de Jury para establecer la estabilidad del equilibrio de extinción.

Sea

$$\begin{aligned}
a_3 &= -\rho_1\rho_2\mu\gamma f, \\
a_2 &= 0, \\
a_1 &= -\rho_A, \\
b_3 &= 1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2, \\
b_2 &= -\rho_A, \\
b_1 &= -\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f, \\
c_3 &= (1 - ((\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2))^2 - (\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2, \\
c_2 &= -\rho_A(1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2) - \rho_A^2\rho_1\rho_2\mu\gamma f.
\end{aligned}$$

Las condiciones necesarias y suficientes para que $\rho(V(\mathbf{E}_0)) < 1$ son:

- J1.* $P(1) = 1 - \rho_A - \rho_1\rho_2\mu\gamma f > 0$,
- J2.* $(-1)^n P(-1) = 1 + \rho_A + \rho_1\rho_2\mu\gamma f > 0$,
- J3.* $|\rho_1\rho_2\mu\gamma f| < 1$,
- J4.* $|1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2| > |\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f|$
- J5.* $|(1 - ((\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2))^2 - (\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2| > |\rho_A(1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2) - \rho_A^2\rho_1\rho_2\mu\gamma f|$

Notemos que haciendo un despeje sencillo en J1 obtenemos al número de reproducción básica R_D (Ecuación 3.18), es decir, obtenemos:

$$R_D = \frac{\rho_1\rho_2\mu\gamma f}{1 - \rho_A} < 1$$

Para demostrar J2 notemos que, ya que $0 < R_D < 1$, esto implica que $0 < \rho_1\rho_2\mu\gamma f + \rho_A < 1$ por tanto se tiene que $\rho_1\rho_2\mu\gamma f + \rho_A > -1$.

De la hipótesis de que $R_D < 1$ tenemos que $\rho_1\rho_2\mu\gamma f + \rho_A < 1$, luego $\rho_1\rho_2\mu\gamma f < 1$, lo que es suficiente para obtener a J3, ya que el valor absoluto en este inciso se puede romper.

Para demostrar J4 es claro que los valores absolutos se pueden remover, ahora por la hipótesis $R_D < 1$ se tiene que $\rho_1\rho_2\mu\gamma f + \rho_A < 1$, además note que

$$(\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2 < \rho_1\rho_2\mu\gamma f$$

$$\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f < \rho_A$$

$$\text{luego, } (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2 + \rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f < \rho_1\rho_2\mu\gamma f + \rho_A < 1$$

de donde obtenemos que $1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2 > \rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f$

Finalmente, para demostrar J5 primero veamos que de J4 se tiene que,

$$(\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2 < (1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2)^2 \quad (3.20)$$

$$\text{y } \rho_A^2\rho_1\rho_2\mu\gamma f < \rho_A(1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2) \quad (3.21)$$

así que los valores absolutos se pueden remover en J5, ahora note que restando a 3.20 con 3.21, se tiene que

$$(1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2)^2 - \rho_A(1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2) > (\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2 - \rho_A^2\rho_1\rho_2\mu\gamma f$$

$$\text{luego } (1 - ((\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2))^2 - (\rho_A\rho_1\rho_2\mu\gamma f)^2 > \rho_A(1 - (\rho_1\rho_2\mu\gamma)^2) - \rho_A^2\rho_1\rho_2\mu\gamma f$$

Por tanto, las condiciones de Jury se cumplen, esto implica que el equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0$ es asintóticamente estable si $R_D < 1$.

3.2.3. Estudio de los equilibrios numéricamente

Dada la complejidad del Sistema 3.10-3.13 recurrimos a métodos numéricos para estudiar la estabilidad tanto del equilibrio de extinción, como el de no extinción, para este trabajo utilizamos el método numérico de aproximaciones sucesivas para solucionar un sistema de ecuaciones, acudimos a los valores de los parámetros descritos en el Cuadro 3-3, recogidos de la literatura del frailejón *Espeletia grandiflora*. La explicación de la selección de los valores de los parámetros presentados en el Cuadro 3-3 se encuentra en la Sección 3.3.4.

Para estudiar numéricamente al equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0)$, tomamos valores de los parámetros tal que $R_D < 1$, estos son, los parámetros asociados a la temporada seca. La matriz jacobiana evaluada en el punto $\mathbf{E}_0$ está dada por

$$V(\mathbf{E}_0) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.85 \end{bmatrix}$$

y las soluciones de la ecuación característica asociada al equilibrio extinción están dados por $\lambda = (0.85, 0, 0)$, dado que el valor absoluto de todos los autovalores para este equilibrio son menor que uno, podemos establecer que el equilibrio de extinción es asintóticamente estable.

Para hacer el mismo estudio con el equilibrio de no extinción, $\mathbf{E}_1 = (J_1^*, J_2^*, A^*)$, tomamos a los valores de los parámetros asociados a la temporada normal, para esta temporada se tiene que el valor de $R_D > 1$, (Ver Cuadro 3-4). Este equilibrio está dado por $\mathbf{E}_1 = (172.42, 51.72, 333.64)^T$, si linealizamos el sistema para estudiar su estabilidad, encontramos que la matriz jacobiana evaluada en el punto $\mathbf{E}_1$ está dada por

$$V(\mathbf{E}_1) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0.0076 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.6825 & 0.7093 \end{bmatrix}$$

y las soluciones de la ecuación característica asociada al equilibrio de no extinción están dados por $\lambda = (-0.0015 + 0.0468i, -0.0015 + 0.0468i, 0.7123)$, dado que el valor absoluto de la parte real de todos los autovalores para este equilibrio es menor que uno, podemos establecer que tenemos un equilibrio de coexistencia asintóticamente estable.

3.3. Modelo con el Banco de Semillas.

Nuestro modelo de competencia para *Espeletia grandiflora* incluyendo el banco de semillas, es como mencionamos previamente

$$\begin{aligned}
 S(n+1) &= (1-\gamma)fA(n) + (1-g)\sigma S(n), \\
 J_1(n+1) &= \frac{\mu\gamma f}{1+\alpha_P G_P} A(n) + \frac{\mu g \sigma}{1+\alpha_P G_P} S(n), \\
 J_2(n+1) &= \rho_1 J_1(n), \\
 y \quad A(n+1) &= \frac{\rho_2}{1+\alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} J_2(n) + \frac{\rho_A}{1+\alpha_A A(n)} A(n),
 \end{aligned}$$

donde,

$$G_P = \gamma f A(n) + g \sigma S(n). \quad (3.22)$$

Introduciendo las probabilidades de sobrevivencia y los parámetros que producen nuevas generaciones dentro de el modelo lineal de Leslie, obtenemos el modelo matricial no lineal

$$\begin{bmatrix} S(n+1) \\ J_1(n+1) \\ J_2(n+1) \\ A(n+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (1-g)\sigma & 0 & 0 & (1-\gamma)f \\ \frac{\mu g \sigma}{1+\alpha_P G_P} & 0 & 0 & \frac{\mu \gamma f}{1+\alpha_P G_P} \\ 0 & \rho_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\rho_2}{1+\alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} & \frac{\rho_A}{1+\alpha_A A(n)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} S(n) \\ J_1(n) \\ J_2(n) \\ A(n) \end{bmatrix}$$

este sistema se puede escribir de forma reducida como

$$\mathbf{N}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{N}(t) \quad (3.23)$$

3.3.1. Equilibrios y R_D

Teorema 3.3.1. *Para el Sistema 3.1-3.4 existe un punto de equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0$ y existe al menos un equilibrio de coexistencia $\mathbf{E}_1 = (S^*, J_1^*, J_2^*, A^*)$ bajo una condición umbral.*

Demostración 3. *Los equilibrios de las ecuaciones 3.1-3.4 se encuentran resolviendo el sistema $H(\mathbf{E}^*) = \mathbf{E}^*$, procediendo de la misma manera que con el modelo sin anco de semillas, se tiene que,*

$$S^* = \frac{(1 - \gamma)fA^*}{1 - (1 - g)\sigma}, \quad (3.24)$$

$$J_1^* = \frac{\mu f(\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)A^*}{1 + \alpha_P f(\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)A^* + \sigma(g - 1)}, \quad (3.25)$$

$$J_2^* = \frac{\rho_1 \mu f(\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)A^*}{1 + \alpha_P f(\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)A^* + \sigma(g - 1)}, \quad (3.26)$$

$$y \quad A^* = \frac{\rho_2}{1 + \alpha_J J_2^* + \beta A^*} J_2^* + \frac{\rho_A}{1 + \alpha_A A^*} A^*, \quad (3.27)$$

sustituyendo a J_1^* en J_2^* y a J_2^* en A^* , igual como en la Sección 3.2.1, obtenemos una ecuación que depende únicamente de A^* , dada por:

$$Q(A^*) = A^*(\Gamma A^{*3} + \Upsilon A^{*2} + \Psi A^* + \Omega) = 0, \quad (3.28)$$

donde

$$\Gamma = \alpha_A \beta,$$

$$\Upsilon = \beta + \alpha_A b + \alpha_A d + \alpha_A \beta + \alpha_A \beta c - \rho_A \beta b$$

$$\Psi = b + d + \beta + \beta c + \alpha_A + \alpha_A c - \alpha_A a - \rho_A(b - d - \beta - \beta c),$$

$$\Omega = 1 - \rho_A + c - a - \mu \gamma f - \rho_A c,$$

tal que,

$$a = \rho_1 \rho_2 \mu f (\gamma(1 - \sigma) + g\sigma),$$

$$b = \alpha_P f (\gamma(1 - \sigma),$$

$$c = \sigma(g - 1),$$

$$d = \rho_1 \alpha_J \mu f (\gamma(1 - \sigma) + g\sigma),$$

Así que $A^* = 0$ o $\Gamma A^{*3} + \Upsilon A^{*2} + \Psi A^* + \Omega = 0$.

De igual manera, si $A^* = 0$ obtenemos un equilibrio de extinción y si $A^* \neq 0$, entonces

$$\Gamma A^{*3} + \Upsilon A^{*2} + \Psi A^* + \Omega = 0 \quad (3.29)$$

Procediendo de la misma manera, se obtienen las mismas hipótesis que en el modelo sin banco de semillas y por tanto para que exista un equilibrio distinto al de extinción se debe tener que $Q(0) < 0$. Y esto se tiene si $1 - \rho_A + \sigma(g - 1) - \rho_1 \rho_2 \mu f (\gamma(1 - \sigma) + g\sigma) - \rho_A \sigma(g - 1) < 0$. Luego para que exista un equilibrio de no extinción se debe tener que

$$R_{DS} = \frac{\rho_1 \rho_2 \mu f (\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)}{1 - \rho_A} + \sigma(1 - g) > 1, \quad (3.30)$$

En este caso R_{DS} es una condición umbral que establece que si $R_{DS} > 1$ existe un equilibrio de no extinción.

Para este caso el número de reproducción demográfico básico está dado por

- $\frac{\rho_1 \rho_2 \mu f \gamma(1 - \sigma)}{1 - \rho_A} + \frac{\rho_1 \rho_2 \rho_3 \mu f g \sigma}{1 - \rho_A}$: el número promedio de descendientes de la planta adulta que surgen tanto por las semillas que germinaron inmediatamente como por las semillas que pasaron por el banco de semillas y que sobreviven de la generación n a la generación $n + 1$, más,

- $\sigma(1 - g)$: la proporción de semillas que son viables en el banco de semillas pero aún no han germinado.

Cuando $\sigma \rightarrow 0$, obtenemos el mismo número de reproducción básica (R_D) del modelo sin el banco de semillas 3.18.

3.3.2. Estabilidad

Para analizar la estabilidad del equilibrio de extinción se linealiza el Sistema 3.23 alrededor del equilibrio $\mathbf{E}_0$, calculando la matriz jacobiana evaluada en el equilibrio.

$$V(\mathbf{E}_0) = \begin{bmatrix} (1-g)\sigma & 0 & 0 & (1-\gamma)f \\ \mu g \sigma & 0 & 0 & \mu \gamma f \\ 0 & \rho_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \rho_2 & \rho_A \end{bmatrix}$$

De esta forma el Sistema 3.23 ha sido reducido a una matriz lineal $\mathbf{N}'(t+1) = \mathbf{A}'\mathbf{N}'(t)$, para puntos que están próximos al punto de equilibrio $\mathbf{E}_0$ [14], por lo que ahora sí se le pueden aplicar los criterios de estabilidad. Para este caso el polinomio característico asociado al sistema es

$$P(\lambda) = \lambda^4 + a_1\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_3\lambda + a_4 = 0 \quad (3.31)$$

donde

$$a_1 = (\rho_A - (1-g)\sigma),$$

$$a_2 = (1-g)\sigma\rho_A,$$

$$a_3 = -\mu\gamma f\rho_1\rho_2,$$

$$a_4 = \mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g)).$$

luego

$$\begin{aligned}
b_1 &= -\mu\gamma f\rho_1\rho_2 - \mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g))(\rho_A - (1 - g)\sigma), \\
b_2 &= (1 - g)\sigma\rho_A - \mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g))((1 - g)\sigma\rho_A), \\
b_3 &= (\rho_A - (1 - g)\sigma) - \mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g))(-\mu\gamma f\rho_1\rho_2), \\
b_4 &= 1 - (\mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g)))^2 \\
c_2 &= (1 - a_4^2)(a_2 - a_4a_2) - (a_3 - a_4a_1)(a_1 - a_4a_3) \\
c_3 &= (1 - a_4^2)(a_1 - a_4a_3) - (a_3 - a_4a_1)(a_2 - a_4a_2) \\
c_4 &= (1 - a_4^2)^2 - (a_3 - a_4a_1)^2 \\
d_3 &= [(1 - a_4^2)^2 - (a_3 - a_4a_1)^2] [(1 - a_4^2)(a_1 - a_4a_3) - (a_3 - a_4a_1)(a_2 - a_4a_2)] \\
d_4 &= ((1 - a_4^2)^2 - (a_3 - a_4a_1)^2)^2 - ((1 - a_4^2)(a_2 - a_4a_2) - (a_3 - a_4a_1)(a_1 - a_4a_3))^2
\end{aligned}$$

Las condiciones necesarias y suficientes para que $\rho(V(\mathbf{E}_0)) < 1$ son:

- J1. $P(1) = 1 + a_1 + a_2 + a_3 + a_4 > 0$,
- J2. $(-1)^n P(-1) = (-1)^4((-1)^4 + a_1(-1)^3 + a_2(-1)^2 + a_3(-1) + a_4) > 0$,
- J3. $|1 - (\mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g)))^2| < 1$,
- J4. $|1 - (\mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g)))^2| > |-\mu\gamma f\rho_1\rho_2 - \mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g))(\rho_A - (1 - g)\sigma)|$
- J5. $|(1 - a_4^2)^2 - (a_3 - a_4a_1)^2| > |(1 - a_4^2)(a_2 - a_4a_2) - (a_3 - a_4a_1)(a_1 - a_4a_3)|$
- J6. $|((1 - a_4^2)^2 - (a_3 - a_4a_1)^2)^2 - ((1 - a_4^2)(a_2 - a_4a_2) - (a_3 - a_4a_1)(a_1 - a_4a_3))^2| > |[(1 - a_4^2)^2 - (a_3 - a_4a_1)^2] [(1 - a_4^2)(a_1 - a_4a_3) - (a_3 - a_4a_1)(a_2 - a_4a_2)]|$

Del primer enciso del criterio de Jury encontramos que para que el equilibrio de extinción sea estable se debe tener que

$$P(1) = 1 - ((1 - g)\sigma + \rho_A) + (1 - g)\sigma\rho_A - \mu\gamma f\rho_1\rho_2 + \mu f\rho_1\rho_2(\sigma(\gamma - g)) > 0,$$

luego

$$R_{DS} = \frac{\rho_1\rho_2\mu f(\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)}{1 - \rho_A} + \sigma(1 - g) < 1,$$

Esto implica que R_{DS} debe ser menor que uno para que el equilibrio de extinción sea localmente asintóticamente estable, pero si $R_{DS} > 1$ el equilibrio de no extinción ($\mathbf{E}_1$) nace.

3.3.3. Estudio de los equilibrios numéricamente

Para el sistema de ecuaciones del Sistema 3.23 no es posible encontrar los puntos de equilibrio distintos al de extinción, ni se puede estudiar la estabilidad del equilibrio de extinción y el de no extinción de forma analítica, por tanto, recurrimos a métodos numéricos para hallar los posibles equilibrios del modelo del Frailejón, para esto acudimos, igualmente que en la Sección 3.2.3, a los valores de los parámetros descritos en el Cuadro 3-3, para el equilibrio de no extinción escogimos trabajar con los parámetros de la temporada normal, ya que en la mayor parte del año, el lugar de estudio (PNNC) se encuentra en esta temporada. La explicación de la selección de los valores de los parámetros presentados en el Cuadro 3-3 se encuentran en la Sección 3.3.4

Solucionando numéricamente el polinomio 3.29, asociado al sistema con banco de semillas, para la temporada normal, encontramos que sus raíces son $\mathbf{A} = (-8692.7, -226.1, 208.8)$, lo que nos sugiere, dado que sólo una raíz es positiva, existe un único equilibrio distinto al de extinción, para encontrar el punto de equilibrio solucionamos el sistema del modelo del frailejón por el método numérico de aproximaciones sucesivas, el cual desarrollamos en Matlab. Esta aproximación, establece que existe un equilibrio de coexistencia dado por $\mathbf{E}_1 = (786340, 170, 50, 330)^T$, en el Cuadro 3-4 mostramos que el valor de R_{DS} para esta temporada es mayor que uno, si linealizamos el sistema para estudiar su estabilidad, encontramos que la matriz jacobiana evaluada en el punto $\mathbf{E}_1$ está dada por

$$V(\mathbf{E}_1) = \begin{bmatrix} 0.2 & 0 & 0 & 1800 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.7 & 0.7 \end{bmatrix}$$

y las soluciones de la ecuación característica asociada al equilibrio de no extinción están dados por $\lambda = (0.0384i, -0.0384i, 0.2303, 0.7135)$, dado que el valor absoluto de la parte real de todos los autovalores para este equilibrio son menor que uno, podemos establecer que tenemos un equilibrio de coexistencia asintóticamente estable, para temporadas normales.

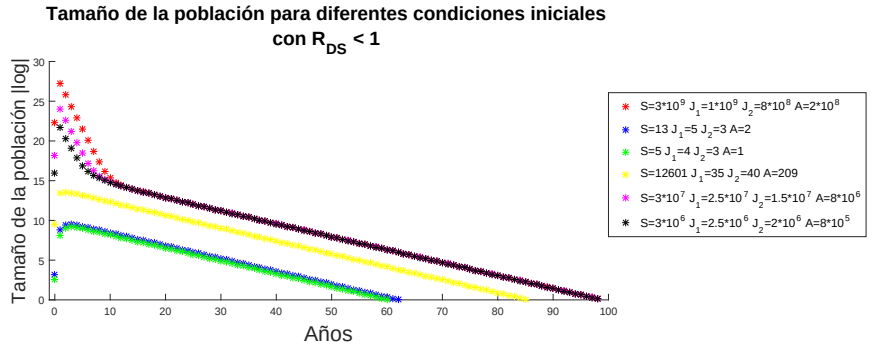
Ahora, para estudiar numéricamente la estabilidad del equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0, 0)$, tomamos los valores de los parámetros asociados a la temporada seca (ver Cuadro 3-3), para estos valores se tiene que $R_{DS} < 1$ (ver Cuadro 3-4). La matriz jacobiana evaluada en el punto $\mathbf{E}_0$ está dada por

$$V(\mathbf{E}_1) = \begin{bmatrix} 0.2 & 0 & 0 & 3270 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0.8 \end{bmatrix}$$

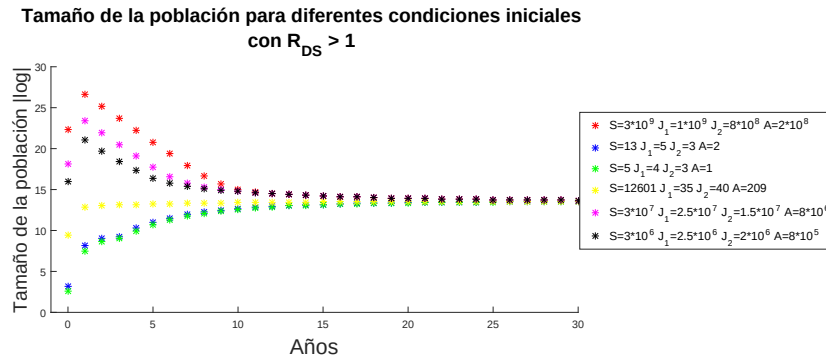
y las soluciones de la ecuación característica asociada al equilibrio de extinción están dado por $\lambda = (0.2402, 0.8500, 0, 0)$, dado que el valor absoluto de todos los autovalores para este equilibrio es menor que uno, podemos establecer que para valores de $R_{DS} < 1$ el equilibrio de extinción es asintóticamente estable.

La Figura 3-3 muestra las trayectorias de las soluciones del Modelo 3.1-3.4 (con banco de semillas). El eje horizontal es el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la densidad de la población total $S + J_1 + J_2 + A$ en escala logaritmo, tomamos diferentes condiciones iniciales en el tamaño de la población para observar el comportamiento de las trayectorias en el transcurso de varios años, tomamos 6 condiciones

iniciales distintas para S , J_1 , J_2 y A aleatoriamente, en la gráfica 3–3(a) podemos ver que si $R_{DS} < 1$ las trayectorias de la población rápidamente se van al equilibrio de extinción, esto se da ya que para $R_{DS} < 1$, $\mathbf{E}_0$ es localmente asintóticamente estable. Mientras que la Gráfica 3–3(b) ilustra que con diferentes supuestos del tamaño de la población inicial, si $R_{DS} > 1$ existe un equilibrio de coexistencia asintóticamente estable.



(a)



(b)

Figura 3–3: Simulación de las soluciones del Modelo 3.1-3.4 para varias condiciones iniciales. La gráfica 3–3(a) muestra el tamaño de la población a través del tiempo si $R_D < 1$ y la gráfica 3–3(b) muestra el tamaño de la población si $R_D > 1$. El eje vertical indica la densidad de la población total $S + J_1 + J_2 + A$ en escala log y el eje horizontal es el tiempo en años.

3.3.4. Parámetros

Como mencionamos en la Sección 1.3.2 el clima en el páramo varía de manera considerable dentro de un año y los valores de los parámetros sobre la biología de *E. grandiflora* no son iguales para todas las temporadas del año, así que clasificamos

a las temporadas del año según su nivel promedio de precipitación, tomamos como temporada húmeda a aquellos meses cuya precipitación mensual fue mayor de 210 milímetros (mm), época normal a los meses que tuvieron una precipitación media entre 100 mm y 220 mm y época seca a los meses de precipitación menor a 100 mm , según el estudio de Gallego et al. en [20] (ver Figura 1-1).

3.3.5. Establecimiento de los parámetros

Para establecer los valores de los parámetros de competencia, nos basamos en un artículo de Alan Smith [41] que estudia el comportamiento de varias especies del género *Espeletia* de los páramos Venezolanos. Otros cálculos de parámetros y justificaciones son los siguientes:

- σ : El porcentaje de semillas viables decrece exponencialmente con el tiempo debido a el banco de semillas, como se describe en la ecuación $\log(\text{porcentaje de semillas viables}) = 4.499 - 0.055T$, donde $T = \text{meses}$ [21]. Calculamos σ tal que, ignorando la germinación y nuevas semillas, el 24.02 % de las semillas en el banco de semillas serán viables después de 2 años.
- γ : Moreno en [33] reportó porcentajes de germinación entre el 10 % y el 30 %. Dado que, la germinación se activa en la época de lluvia y cesa en la época seca [19], tomaremos la probabilidad de germinación en la época húmeda como el máximo de este intervalo y para la época normal al mínimo del intervalo. Además, como Moreno no registró germinación en la época seca, consideraremos a la probabilidad de germinación igual al 0 %.
- g : La probabilidad de germinación de las semillas para *E. grandiflora* en el banco de semillas en el segundo año, fue del 1 % al 16 % según Moreno [33]. Tomamos el promedio del intervalo como la probabilidad de germinación en el banco de semillas, con lo que obtenemos una probabilidad del 8.5 %. Asumimos que la razón de germinación del segundo año fue linealmente dependiente a la razón de germinación del primer año, es decir, $g = k\gamma$. Usando 0.085 para g y 0.3 para γ en la época

húmeda, encontramos que $k = 0.28$. Los valores restantes de g fueron calculados usando la ecuación $g = 0.28\gamma$

- μ : Fagua y Gonzáles en [18] registraron una probabilidad de sobrevivencia en las plántulas del 48,95 %. Por otro lado, sólo el 15 % de estas sobrevivieron en la época seca, es decir, tienen una probabilidad de sobrevivencia del 7.34 %. Mientras que, Figueroa en [19] registró una probabilidad de sobrevivencia de plántulas del 17.5 %, esta será la probabilidad que tomaremos para épocas normales.
- f : En promedio se encontró que un individuo de *E. grandiflora* produce aproximadamente 3270 semillas por evento de floración [19]. La floración ocurre en el principio de la época seca, así que suponemos que la mayor cantidad de semillas producidas ocurre en esta época. Dado que Moreno [33] registró un promedio de 803 semillas producidas, vamos a tomar valores entre 803 y 3270 para la época lluviosa y normal, respectivamente.
- ρ_A : La sobrevivencia en las plantas adultas de *Espeletia grandiflora* fueron bien altas con respecto a la mortalidad de las plántulas [18], registrando una probabilidad de sobrevivencia del 98.3 % para la época húmeda. Sin embargo, como sabemos que la probabilidad de sobrevivencia disminuye a medida que disminuye la precipitación, tomamos una probabilidad del 95 % para la época normal y del 85 % para la época seca.
- ρ_1 y ρ_2 : Smith reportó en [41], que en general para la especie *Espeletia* la probabilidad de sobrevivencia de las plantas aumenta a medida que son más altas y a medida que el promedio de precipitación mensual aumenta. Por lo tanto, tomaremos para la probabilidad de sobrevivencia en la temporada lluviosa a $\rho_1 = 0.68$ y $\rho_2 = 0.80$, en la temporada normal a $\rho_1 = 0.30$ y $\rho_2 = 0.70$ y en la temporada seca a $\rho_1 = 0.20$ y $\rho_2 = 0.50$.

Mas allá del análisis teórico en las Secciones 3.1, 3.2 y 3.3, realizamos simulaciones para observar el comportamiento a largo plazo del Sistema (3.1)-(3.4). Los valores

Precipitación en <i>mm</i>	$[210, \infty)$	$[100, 210)$	$[0, 100)$	
Parámetro	Lluviosa	Normal	Seca	Referencia
f	803	2000	3270	[19], [33]
γ	0.3	0.10	0	[33]
g	0.085	0.028	0	[33]
σ	0.2402			[21]
μ	0.4895	0.175	0.0734	[18], [19]
ρ_1	0.68	0.30	0.20	—
ρ_2	0.80	0.70	0.50	—
ρ_A	0.983	0.95	0.85	[18]
α_P	0.001			[41]
α_J	0.001			[41]
α_A	0.001			[41]
β	0.01			[41]

Cuadro 3–3: Valores de los parámetros para distintas épocas del año

de los parámetros que se explicaron en esta sección se utilizarán en las Secciones 3.3.6 y 4.0.10, para nuestras simulaciones determinísticas del modelo de la *E. grandiflora* y del modelo frailejón - alevilla. Aunque existen condiciones posibles para la existencia y estabilidad de todos los equilibrios (ver Sección 3.2), la presencia de estos equilibrios en nuestras simulaciones dependen de los valores de los parámetros numéricos para nuestro sistema (ver Figura 3–3(a)).

Tipo de temporada	$R_{DS} = \frac{\rho_1 \rho_2 \mu f (\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)}{1 - \rho_A} + \sigma(1 - g).$	Equilibrios	Estabilidad
Temporada Seca	0.2402	E_0	E_0
Temporada Normal	121.8107	E_0, E_N	E_N
Temporada Húmeda	3838.7	E_0, E_H	E_H

Cuadro 3–4: Estudio de R_{DS} para tres tipos de temporadas.

El Cuadro 3–4 indica el valor de $R_{DS} = \frac{\rho_1 \rho_2 \mu f (\gamma(1 - \sigma) + g\sigma)}{1 - \rho_A} + \sigma(1 - g)$ en las distintas temporadas del año, según el valor de los parámetros del Cuadro 3–3. La tabla también nos muestra los equilibrios que existirían en cada temporada del

año, donde $\mathbf{E}_N$ se refiere al equilibrio de coexistencia en temporadas normales y $\mathbf{E}_H$ es el equilibrio de coexistencia en temporadas húmedas, el valor de los equilibrios y su estabilidad los calculamos numéricamente por el método de aproximaciones sucesivas..

3.3.6. Simulaciones del modelo determinístico con banco de semillas

En esta sección estudiamos la dinámica global del Sistema 3.1-3.4 numéricamente, estas simulaciones nos permiten estudiar el comportamiento general del sistema a lo largo de varios años. Se construyó un código en Matab para calcular y trazar valores en un intervalo de tiempo razonable.

Los parámetros se asignaron según los tipos de años que se muestran en el Cuadro 3-3. Se construyó una matriz de $N + 1$ índices para cada población en el sistema, donde N representa el número de años en el que la simulación se repetirá. Se construyó un for-loop para hacer la iteración que osciló entre 2 y N con incrementos de 1, donde $N = 1$ es la población inicial. La unidad de tiempo en esta construcción fue de 1 año. Se construyó otra función para acceder a los tamaños de la población del año anterior y devolver los tamaños de la población determinista para el año actual como una matriz. Esta matriz se usó para asignar las variables adecuadas de las poblaciones para el índice del año actual en las cinco matrices de la población.

Como mencionamos anteriormente, muchos de los parámetros del sistema son afectados por la cantidad de precipitación presente en el páramo de Chingaza. Por esto fueron examinadas 3 situaciones determinísticas diferentes, correspondientes a cada una de las tres clasificaciones de precipitación que establecimos (seco, normal y húmedo). Cada simulación asume que las condiciones climáticas pueden ser consistentes sobre el intervalo de tiempo. Las Figuras 3-4 - 3-7 muestran las simulaciones determinísticas de la población de plantas y semillas del frailejón *E. grandiflora*. Escogimos como condición inicial $(S(0), J_1(0), J_2(0), A(0)) = (12601, 350, 150, 800)$.

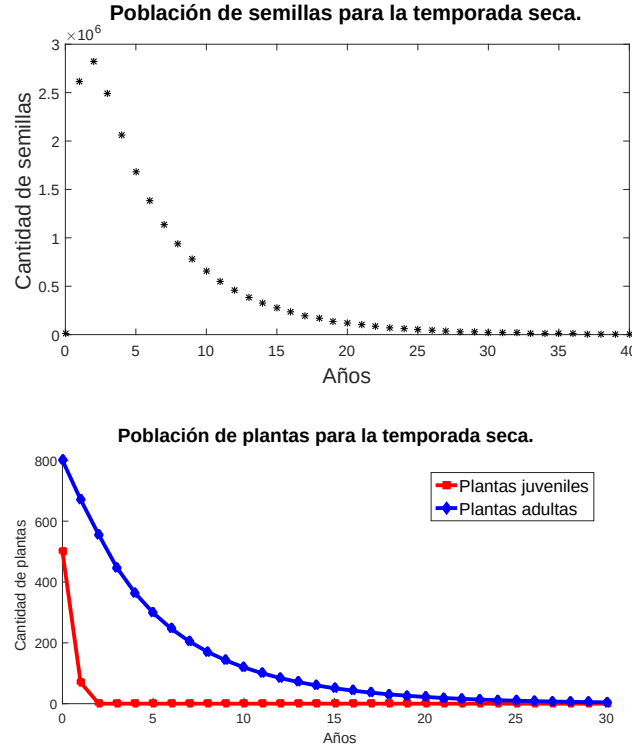


Figura 3–4: Simulación determinística asumiendo condiciones secas durante varios años, tal que $R_{DS} < 1$

La Figura 3–4 es el estudio del modelo determinístico asumiendo temporadas secas durante varios años, el eje horizontal representa el tiempo transcurrido en años y el eje vertical representa la densidad de la población, en la Figura 3–4(a), la población es la densidad de semillas y en la Figura 3–4(b) la población marcada en rojo representa la densidad de plantas juveniles y la población marcada en azul es la densidad de plantas adultas. La figura muestra que la población de plantas juveniles, para esta temporada, se extinguen mucho más rápido que la población de plantas adultas, las simulaciones nos dicen, que bajo condiciones climáticas secas en 30 años aproximadamente no habría población de plantas ni de semillas, tengamos en cuenta que el valor de R_{DS} para esta temporada es menor que uno (ver Cuadro 3–4). Si calculamos el valor de los equilibrios numéricamente, los resultados nos dan un equilibrio de extinción dado por $\mathbf{E}_0 = (0.0005, 0, 0, 0, 0)^T$, además este equilibrio

va a ser estable, ya que $\rho(V(\mathbf{E})_0) < 1$, donde los valores de los autovalores están dados por $\lambda_S = (0.2402, 0.8500, 0, 0)$.

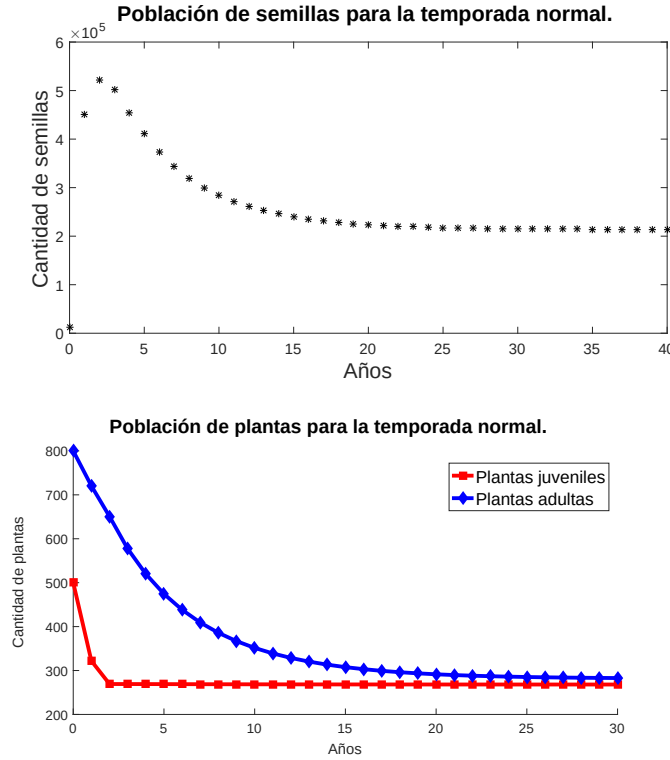


Figura 3–5: Simulación determinística asumiendo condiciones normales durante varios años, tal que $R_{DS} > 1$.

Para las simulaciones normales y húmedas en las Figuras 3–5 y 3–6, el eje horizontal y el eje vertical representan el tiempo transcurrido en años y la densidad de la población, respectivamente. En la Figura 3–5(a) y 3–6(a) la densidad de plantas es la cantidad de semillas y en la Figura 3–5(b) y 3–6(b), la población marcada en rojo es la densidad de plantas juveniles y la población marcada en azul es la densidad de plantas adultas. De las figuras podemos observar que tanto las semillas y las plantas de la *Espeletia grandiflora* alcanzan un equilibrio de no extinción, esto se debe a que el valor de R_{DS} para estas dos temporadas es mayor que uno. La densidad de plantas juveniles alcanzan el quilibrio aproximadamente después del segundo año, ya que en el tercer año las últimas plantas jóvenes pasan a ser adultas, la densidad de plantas adultas siempre es mayor que la densidad de plantas jóvenes para las

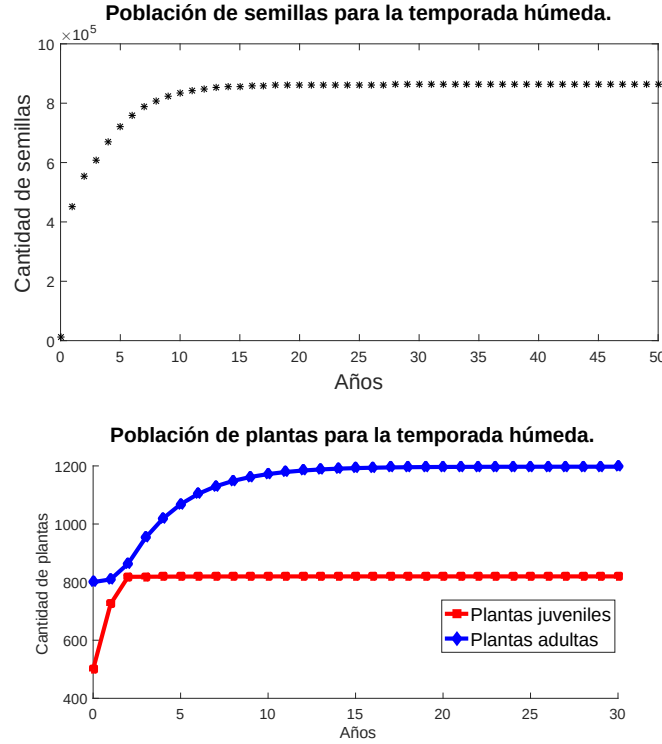


Figura 3–6: Simulación determinística asumiendo condiciones húmedas durante varios años.

dos temporadas. Es evidente que la estación húmeda le favorece más a los individuos de *Espeletia grandiflora*, si calculamos los equilibrios de la población durante estas dos temporadas numéricamente, se tiene que, para la temporada normal, como ya mencionamos anteriormente, el punto de equilibrio de coexistencia es $\mathbf{E}_N = (786340, 170, 50, 330)^T$, mientras que el equilibrio de coexistencia para la temporada húmeda es $\mathbf{E}_H = (788420, 490, 330, 1090)^T$. Los autovalores asociados para la temporada normal y temporada húmeda son $\lambda_N = (0.0384i, -0.0384i, 0.2303, 0.7135)$ y $\lambda_H = (-0.0001 + 0.0155i, -0.0001 + 0.0155i, 0.2327, 0.4458)$, respectivamente, con lo que comprobamos que los equilibrios para las dos temporadas son asintóticamente estables numéricamente.

Dado que los individuos de *Espeletia grandiflora* son tan vulnerables por las condiciones climáticas tan extremas en las que viven, es muy común usar el trasplante o reubicación de plantas adultas como estrategia de restauración ecológica [39]. Nuestro modelo predice que si tomamos una población de individuos adultos de *Espeletia*

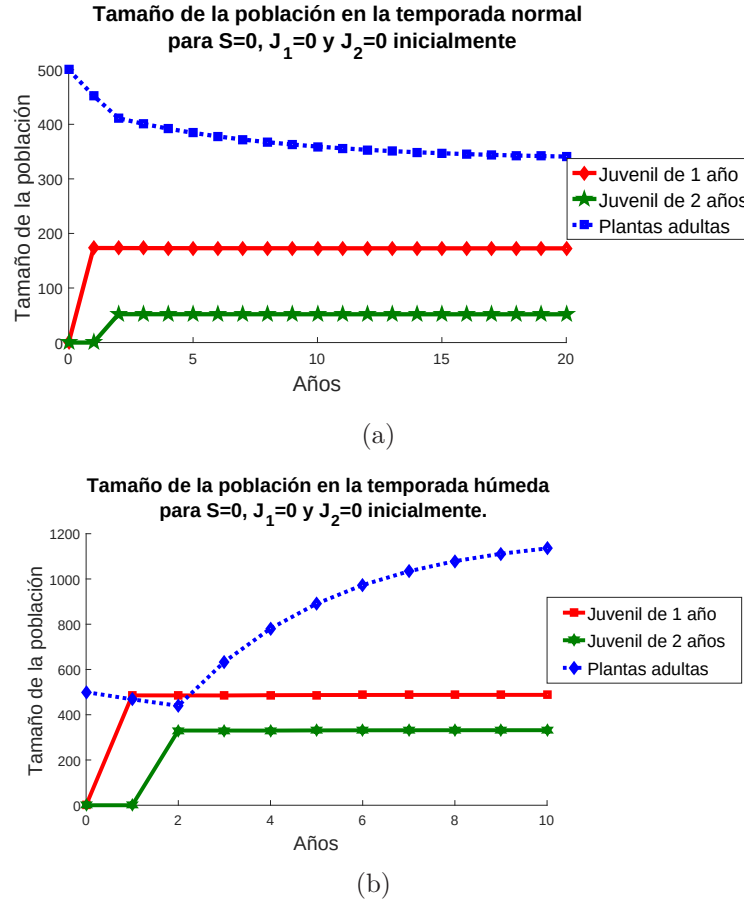


Figura 3–7: Simulación determinística para una población con $S = 0$, $J_1 = 0$, $J_2 = 0$, y $J_3 = 0$ inicialmente y condiciones climáticas favorables, el eje horizontal representa el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la densidad de plantas, tal que $R_{DS} > 1$

grandiflora reubicados, es decir, sin banco de semillas ni plantas juveniles inicialmente, los adultos que sobreviven a la reubicación van a producir generaciones nuevas de individuos que van a prevalecer en el tiempo bajo condiciones climáticas favorables. La Figura 3–7 es la Simulación determinística de una población inicial de frailejones que solo cuenta con plantas adultas, en condiciones climáticas favorables, es decir, R_{DS} siempre es mayor que uno, el eje horizontal representa el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la cantidad de población resultante, se representa en rojo a la densidad de plantas juveniles de la primera etapa, en verde a la densidad de plantas juveniles de la segunda etapa y en azul a la densidad de plantas adultas. De

la Figura 3-7(b) podemos ver que efectivamente el juvenil 2 solo es distinto de cero después de que hallan transcurrido tres años. Similarmente, la población de plantas adultas decrece de forma menos acelerada después de los dos años y va a ser mayor que la población de plantas juveniles. En cuanto a los valores del equilibrio de no extinción y su estabilidad, van a estar dados por los mismos valores de la temporada normal.

Para hacer las simulaciones más reales, estudiamos el cambio del clima durante un año, esto es, dado que un año no es constantemente seco, normal o húmedo, si no que hay cambios de las temporadas climáticas dentro de este año. Dividimos el año trimestralmente, según la cantidad de precipitación que halla, basándonos en el histograma de precipitación de la Figura 1-1. Nuestro modelo, empieza en marzo, para nosotros este sería el primer mes y tenemos que este es un mes de precipitación normal hasta el mes de mayo que sería el tercer mes (primer trimestre). Junio ya es un mes húmedo y este corresponderá a el cuarto mes, hasta el sexto mes que es agosto (segundo trimestre). Por otro lado, septiembre que sería el séptimo mes, también pertenece a la temporada normal hasta el noveno mes que es noviembre (tercer trimestre). Finalmente el cuarto trimestre compuesto por los meses de diciembre a febrero, pertenecen a la temporada seca. Este ciclo vuelve y se repite en los siguientes años, así que, de esta manera, obtenemos las siguientes sucesiones para cada temporada del año. La temporada normal está compuesta por los trimestres $N = \{1, 3, 5, 7, \dots\}$, la temporada húmeda por los trimestres $H = \{2, 6, 10, 14, \dots\}$ y la temporada seca por los trimestres $S = \{4, 8, 12, 16, \dots\}$. Realizamos las simulaciones teniendo en cuenta lo anterior y obtuvimos las simulaciones que se muestran en la Figura 3-8.

La Figura 3-8 es la simulación determinística del efecto de variar las condiciones climáticas trimestralmente sobre el tamaño de la población de plantas juveniles y adultas, el eje horizontal representa al tiempo transcurrido por trimestres, mientras

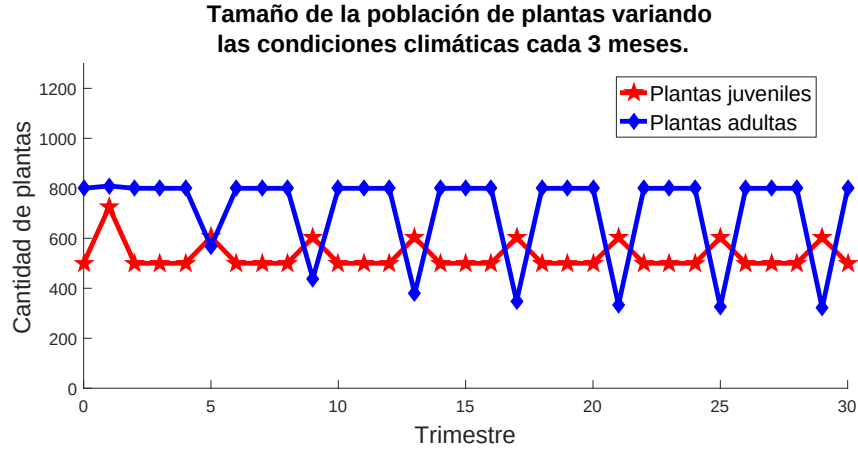


Figura 3–8: Efecto de variar las condiciones climáticas trimestralmente sobre el tamaño de la población de plantas juveniles y plantas adultas

que el eje vertical representa a la cantidad de plantas obtenidas, en rojo simulamos a la densidad de plantas juveniles y en azul a la densidad de plantas adultas. De esta gráfica se puede interpretar que la variación climática es un factor muy importante en la densidad de la población de plantas. En la Figura 3–8 podemos ver que esta variación climática afecta mucho más a las plantas adultas que a las juveniles. Sin embargo, cada cuatro trimestres, que corresponden a la finalización de un ciclo o año, la densidad de la población de plantas adultas permanece mayor a la de plantas jóvenes.

3.3.7. Análisis de sensibilidad

Para el Modelo 3.23 del frailejón con banco de semillas, determinamos cuál de los parámetros tiene la mayor influencia sobre los valores del número de reproducción demográfico básico de este modelo (R_{DS}), en otras palabras queremos estudiar como pequeñas perturbaciones en el valor de los parámetros pueden producir pequeñas perturbaciones en el valor de R_{DS} . Para esto realizamos un análisis de sensibilidad, el cual nos provee una aproximación para determinar cuales parámetros tienen el mayor o el menor efecto sobre los valores de R_{DS} .

Dado que el número de reproducción demográfico básico es diferenciable con respecto a los parámetros (p), para realizar un análisis de sensibilidad calculamos las derivadas $\frac{\partial R_{DS}}{\partial p}$ y se define el índice de sensibilidad normalizado [3]

$$S_p = \left(\frac{p}{R_{DS}} \right) \frac{\partial R_{DS}}{\partial p},$$

Índices de Sensibilidad	Seca	Normal	Húmeda
$S_{\rho_1}, S_{\rho_2}, S_{\mu}, S_f$	0	0.9981	0.9999
S_{γ}	0	0.9169	0.9177
S_{σ}	1	-0.2068	-0.2079
S_g	0	0.0811	0.0822
S_{ρ_A}	0	18.9636	57.8202

Cuadro 3-5: Índices de sensibilidad para el número de reproducción demográfico básico R_{DS} .

El Cuadro 3-5 muestra el valor del índice de sensibilidad para el número de reproducción demográfico básico R_{DS} en las diferentes temporadas del año. Encontramos que $S_{\rho_1} = S_{\rho_2} = S_{\mu} = S_f$ para las diferentes temporadas del año, de este análisis podemos concluir que para temporadas secas el único parámetro que puede determinar la prevalencia de la población es la viabilidad de las semillas en el banco de semillas. Por otro lado, del Cuadro 3-5, encontramos que para la temporada normal y húmeda el parámetro σ tiene un efecto inverso sobre los valores de R_{DS} , es decir, entre más grande sea el valor de σ , más rápido decrece el valor de R_{DS} . Esto puede ser causado dado que, si las semillas permanecen mucho tiempo en el banco de semillas, no va a ver germinación, ni producción de nuevas semillas, por tanto no habrá nueva descendencia por parte de un individuo adulto. Dado que, lo que nos interesa es determinar cuales parámetros tienen mayor influencia para obtener un valor de R_{DS} mayor que uno y así garantizar que existe un equilibrio distinto al de extinción, encontramos que la probabilidad de sobrevivencia de la planta adulta es el parámetro que más influye en R_{DS} , un resultado que era de esperarse, aunque

también encontramos una importante influencia de los parámetros de la probabilidad de sobrevivencia de las plantas juveniles, de la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas y del número promedio de semillas producidas por la planta adulta.

Dado que, con el análisis de sensibilidad determinamos cuales parámetros tienen mayor influencia sobre el valor de R_{DS} , numéricamente determinamos además, cuales parámetros tienen más influencia sobre el valor de los equilibrios de la población. La Figura 3–9 muestra el efecto que tiene σ sobre el tamaño del equilibrio de no extinción para la población de plantas en la temporada normal, esto es, la población de plantas juveniles de la etapa uno, más la población de plantas juveniles de la etapa dos, más la población de plantas adultas. En esta gráfica, el eje horizontal es el transcurso del tiempo en años y el eje vertical es la cantidad de plantas obtenidas, podemos observar que variaciones en el valor de la probabilidad de que una semilla sea viable en el banco de semillas (σ), no tiene ningún efecto sobre el valor del equilibrio de la población de plantas, es decir, al parecer el equilibrio de no extinción no depende del parámetro σ , en general, encontramos que los parámetros de fecundidad, estos son σ , g , γ y f , no tienen ningún efecto sobre el valor del equilibrio de la población en temporadas normales y húmedas.

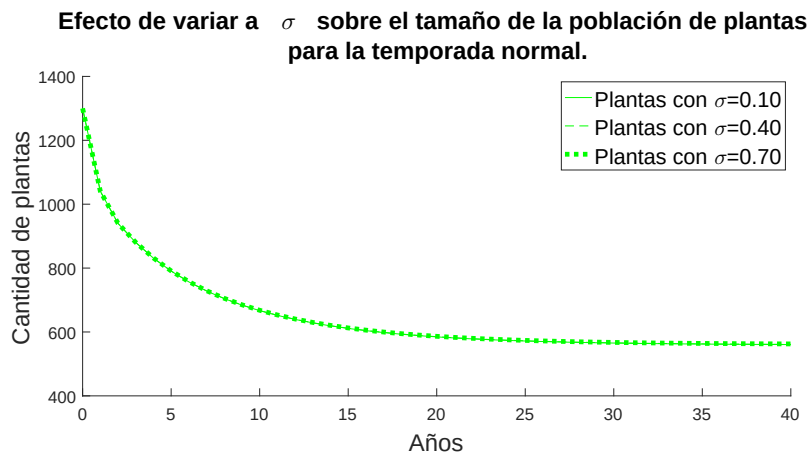


Figura 3–9: Efecto de variar a la viabilidad de las semillas en el banco de semillas σ sobre la población de *Espeletia grandiflora*

La Figura 3–10 muestra el efecto de variar al valor de la probabilidad de sobrevivencia de la planta adulta (ρ_A) sobre el tamaño de la población de plantas en la temporada normal, el eje horizontal es el transcurso del tiempo en años y el eje vertical es la densidad de la población de plantas. Variamos a los valores de ρ_A , tomando a $\rho_A = 0.95$, $\rho_A = 0.75$ y $\rho_A = 0.35$, obtuvimos que variaciones en el valor de ρ_A produce cambios en el valor de los equilibrios de la población, a medida que crece el valor de ρ_A , crecerá la densidad de población de la plantas en temporadas normales y temporadas húmedas, por tanto, este parámetro tiene efectos sobre el valor del equilibrio de coexistencia en la población de frailejones, encontramos que en general todos los parámetros de sobrevivencia tienen efectos sobre el valor del equilibrio de coexistencia, estos parámetros son: μ , ρ_1 , ρ_2 y ρ_A .

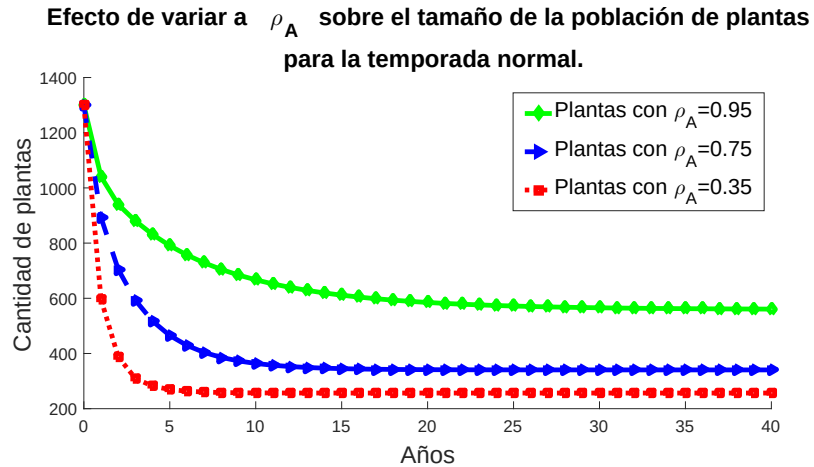


Figura 3–10: Efecto de variar a la viabilidad de las semillas en el banco de semillas σ sobre la población de *Espeletia grandiflora*

La Figura 3–11 muestra el efecto de variar el valor de la competencia inter-edad plántula con plántula sobre el tamaño de la población de plantas, el eje horizontal es el transcurso del tiempo en años y el eje vertical es la densidad de la población de plantas, variamos al valor del parámetro α_P , tomando a $\alpha_P = 0.001$, $\alpha_P = 0.005$ y a $\alpha_P = 0.01$, obtuvimos que variaciones en el valor del parámetro α_P produce cambios numéricamente en el valor del equilibrio de no extinción, de tal forma que, a medida

que el valor de α_P decrece, aumenta la densidad de la población de plantas y por tanto el valor de su equilibrio para temporadas normales y húmedas, encontramos además que todos los parámetros de competencia tienen efecto sobre el valor del equilibrio de la población de plantas, esto parámetros son: $\alpha_P, \alpha_J, \alpha_A$ y β .

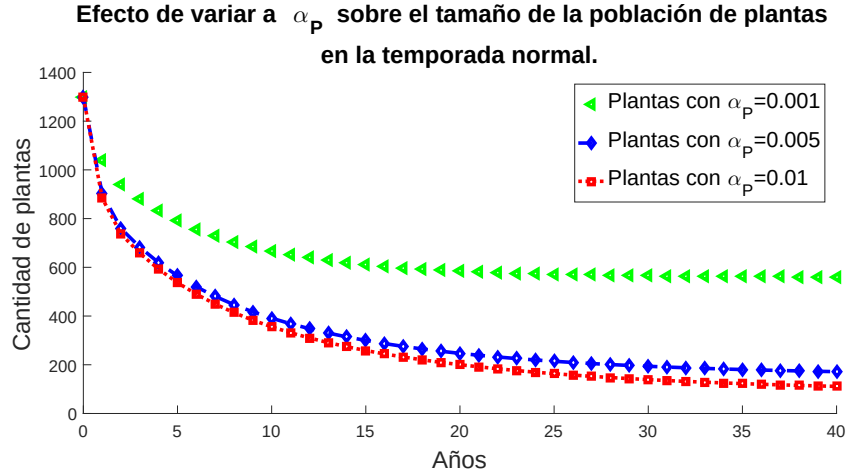


Figura 3–11: Efecto de variar a la competencia inter-edad plántula-plántula α_P sobre la población de *Espeletia grandiflora*

La Figura 3–12 muestra el efecto de variar al parámetro α_P sobre el tamaño final de la población después de 1000 años en temporadas normales, es decir, estamos simulando el efecto que tiene α_P sobre una población en equilibrio, tengamos en cuenta que para temporadas normales el valor de R_{DS} es mayor que uno, por tanto, existe numéricamente un equilibrio de coexistencia localmente asintóticamente estable, en la Figura 3–12 el eje horizontal es el cambio de α_P tomando valores desde 0.0001 a 0.01 y el eje vertical es el tamaño de la población total después de 1000 años, con esto podemos concluir que cambios en el valor del parámetro de competencia α_P , produce cambios en el valor del equilibrio de la población de plantas. De esto podemos concluir que a pesar de que los parámetros de competencia no tienen ningún efecto sobre el valor de R_{DS} , estos parámetros influyen en el valor del equilibrio de coexistencia de la población de plantas. Obtuvimos el mismo comportamiento, variando al valor de los parámetros de los demás términos de competencia.

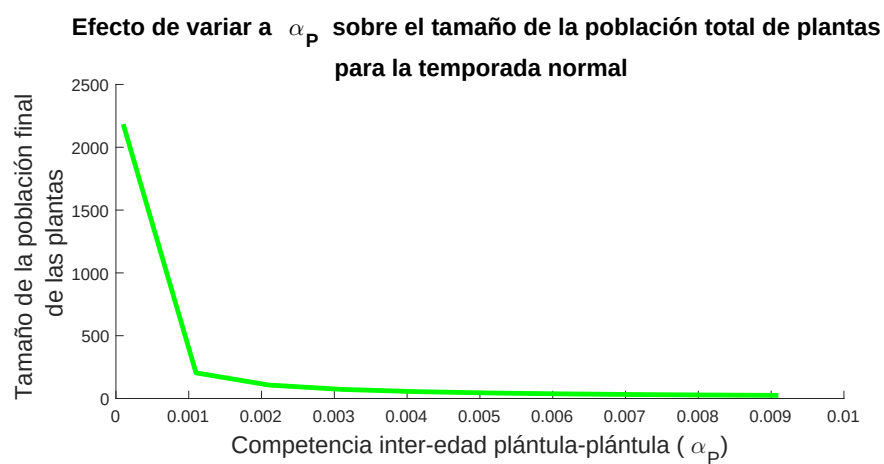


Figura 3–12: Efecto de variar a la competencia inter-edad plántula-plántula α_P sobre el tamaño de la población total de *Espeletia grandiflora*

Capítulo 4

MODELO FRAILEJÓN - ALEVILLA

En este capítulo estudiaremos la interacción entre los individuos de *Espeletia grandiflora* y la alevilla que la consume, *Oidaematophorus espeletiae*. Igualmente que en el modelo del ciclo de vida de la *E. grandiflora* las generaciones son medidas en años. En nuestro modelo solo consideraremos al estado larval dado que en ese único estado la alevilla consume a la planta y apesar de que hay 4 estadíos larvales distintos según [34] no hay diferencia significativa entre los estadíos y el consumo al frailejón, por tanto las consideraremos como una sola.

Modelamos la dinámica de la planta y el herbívoro a través de sus cambios de biomasa. Fagua y Gonzáles [18] evidencian una posible sincronía entre los estados de desarrollo hospedero-herbívoro. En marzo cuando empieza el desarrollo de la inflorescencia disminuye la presencia de larvas, debido a que los herbívoros continúan su ciclo de vida al estado de pupa y adulto. En esta fase en la que termina la herbivoría por parte de las larvas, se inicia la diferenciación a estructuras reproductoras en los frailejones [40]. En septiembre, que como mencionamos anteriormente, es el inicio de la época seca, la hembra copula y deposita de uno a dos huevos en las hojas centrales de la planta, estos eclosionan y se convierten en larva. La etapa larval es la etapa de nutrición y crecimiento del ciclo de vida, limitándose a alimentarse y crecer. Por ende, es durante este estado de desarrollo que se presenta la herbivoría ([40]). Las larvas se alimentan de las hojas del meristemo apical (las hojas mas tiernas que están en el centro de la roseta de la planta) causándole un daño severo a las

estructuras vegetales [22], , la Figura 4–1 representa la dinámica del frailejón con herbivoría.

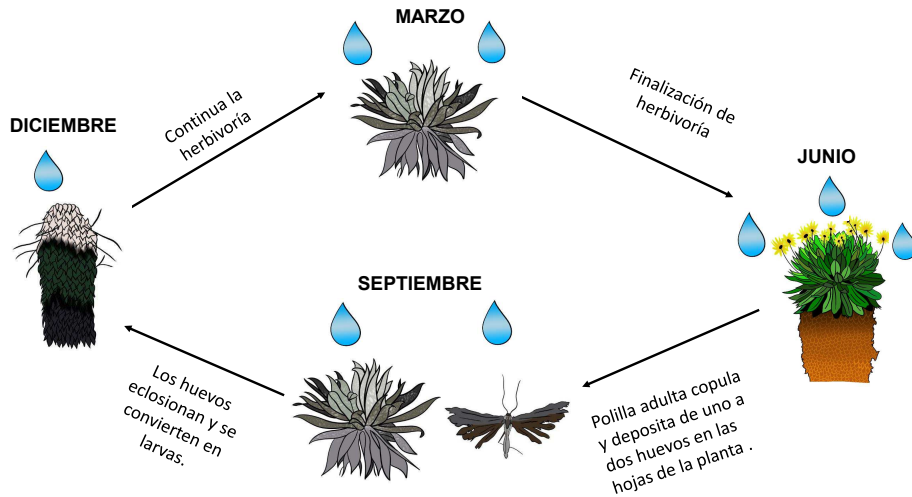


Figura 4–1: Fenología de un frailejón con herbivoría.

Para el desarrollo de nuestro modelo se tuvo en cuenta que las larvas de *O. espetiae* solo atacan a las plantas con una altura mayor de 10 *cm*. Dado que el frailejón crece aproximadamente 7 *cm* al año [18], consideramos para el Modelo 3.1-3.4 que solo hay herbivoría en la etapa 2 del juvenil y en el adulto. También tenemos en cuenta que los individuos adultos tienen mayor incidencia de afectación y que la población de afectados tiene una distribución aleatoria por lo que cualquier planta tiene la misma probabilidad de ser hospedera.

Hacemos las siguientes premisas:

1. Dado que el herbívoro solo ataca al juvenil de la segunda etapa y al adulto (J_2 y A), entonces $J_2(n)$ y $A(n)$ representan la biomasa nutritiva de la población de plantas después de los ataques del herbívoro pero antes de su defoliación. $L(n)$ representa la biomasa del herbívoro antes de que mueran en el final de la temporada n .
2. En ausencia del herbívoro, la biomasa del juvenil de etapa 2 y la biomasa de la planta adulta siguen las dinámicas del Modelo 3.1-3.4. Para este capítulo la

dinámica del modelo frailejón-alevilla determina la cantidad de nuevas hojas viables para el consumo del herbívoro.

3. Asumimos que el herbívoro busca la comida aleatoriamente. El área de la hoja consumida es medido por el parámetro a_J y a_A , esto es, a_J y a_A son una constante que correlaciona la cantidad total de biomasa de la planta joven y de la planta adulta que consume un herbívoro, respectivamente.

Después del ataque por el herbívoro, la biomasa en la población de las plantas es reducido a una fracción $\exp(-aL_n)$. La cantidad de biomasa que decrece en las plantas se convierte en biomasa del herbívoro, modelos de este tipo los podemos ver en ([23]). Así que basándonos en estas suposiciones y en el modelo de Nicholson-Bailey a continuación:

$$P_{n+1} = \lambda P_n f(P_n, H_n), \quad (4.1)$$

$$H_{n+1} = c\lambda P_n [1 - f(P_n, H_n)], \quad (4.2)$$

construimos nuestro modelo. En el Modelo 4.1-4.2, P representa la biomasa de la población de las plantas y H la biomasa de la población del herbívoro en generaciones sucesivas n y $n + 1$. Por otro lado, λ es la razón de crecimiento inherente de la planta en ausencia del herbívoro, c es la constante de conversión de biomasa y f es la función que define la fracción de plantas que sobrevivieron al parasitismo. Por conveniencia, asumimos que el parámetro de conversión de biomasa es 1 ($c = 1$).

Para nuestro modelo frailejón-alevilla las Ecuaciones 4.3-4.5 son iguales a las Ecuaciones 3.1-3.3 del Capítulo 5, la Ecuación 4.6 establece que la densidad de biomasa de las plantas adultas de la generación $n + 1$, $A(n + 1)$, estará determinada por la densidad de biomasa de las plantas juveniles de la generación n en la segunda etapa, $J_2(n + 1)$, que sobrevivieron de juvenil de 2 años a planta adulta a una probabilidad ρ_2 , sobrevivieron a la competencia por recursos con las plantas juveniles y con las

plantas adultas ya establecidas a una probabilidad α_J y β respectivamente y que además han escapado del parasitismo a una probabilidad $e^{-a_J L(n)}$, más las plantas adultas de la generación n , $A(n)$, que sobrevivieron a la generación $(n+1)$ con una probabilidad ρ_A , sobrevivieron a la competencia por recursos con las plantas adultas ya establecidas a una probabilidad α_A y que además han escapado del parasitismo a una probabilidad $e^{-a_A L(n)}$. Mientras que, la biomasa de herbívoros de la generación $(n+1)$, $L(n+1)$, estará determinado por la biomasa de las plantas juveniles de la generación n en la segunda etapa, $J_2(n+1)$, que no escaparon del parasitismo a una probabilidad $(1 - e^{-a_J L(n)})$, más la biomasa de las plantas adultas de la generación n , $A(n)$, que no escaparon del parasitismo a una probabilidad $(1 - e^{-a_A L(n)})$. Así que el modelo que proponemos está dado por:

$$S(n+1) = (1 - \gamma)fA(n) + (1 - g)\sigma S(n), \quad (4.3)$$

$$J_1(n+1) = \frac{\mu\gamma f}{1 + \alpha_P G_P} A(n) + \frac{\mu g \sigma}{1 + \alpha_P G_P} S(n), \quad (4.4)$$

$$J_2(n+1) = \rho_1 J_1(n), \quad (4.5)$$

$$A(n+1) = \frac{\rho_2 e^{-a_J L(n)}}{1 + \alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} J_2(n) + \frac{\rho_A e^{-a_A L(n)}}{1 + \alpha_A A(n)} A(n), \quad (4.6)$$

$$y \quad L(n+1) = \frac{\rho_2 (1 - e^{-a_J L(n)})}{1 + \alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} J_2(n) + \frac{\rho_A (1 - e^{-a_A L(n)})}{1 + \alpha_A A(n)} A(n), \quad (4.7)$$

donde

$$G_P = \gamma f A(n) + g \sigma S(n).$$

El Cuadro 4-1 hace la descripción de todos los parámetros que se usaron en el modelo frailejón-alevilla.

Variable	Descripción
f	Número promedio de semillas producidas por un adulto (Fecundidad.)
$(1 - \gamma)$	Probabilidad de que la semilla que proviene de la planta adulta no germine inmediatamente.
$(1 - g)$	Probabilidad de que la semilla en el banco de semillas no germine en el tiempo $n + 1$.
σ	Probabilidad de sobrevivencia en banco de semillas
μ	Probabilidad de sobrevivencia de plántula a juvenil con 1 año de edad.
ρ_1	Probabilidad de sobrevivencia de juvenil con 1 año de edad a juvenil de dos años.
ρ_2	Probabilidad de sobrevivencia de juvenil con 2 años de edad a planta adulta.
ρ_A	Probabilidad de que una planta adulta sobreviva al siguiente año.
α_P	Competencia intra-edad (plántula con plántula).
α_J	Competencia intra-edad (juvenil con juvenil)
α_A	Competencia intra-edad (adulto con adulto).
β	Competencia inter-edad (joven con adulto).
a_J	Media de encuentros de la planta joven con la alevilla
a_A	Media de encuentro de la planta adulta con la alevilla

Cuadro 4-1: Definición de parámetros para el modelo frailejón-alevilla.

Del Sistema 4.3-4.7 obtenemos el siguiente sistema matricial no lineal

$$\begin{bmatrix} S(n+1) \\ J_1(n+1) \\ J_2(n+1) \\ A(n+1) \\ L(n+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (1-g)\sigma & 0 & 0 & (1-\gamma)f & 0 \\ \frac{\mu g \sigma}{1 + \alpha_P G_P} & 0 & 0 & \frac{\mu \gamma f}{1 + \alpha_P G_P} & 0 \\ 0 & \rho_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\rho_2 e^{-a_J L(n)}}{1 + \alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} & \frac{\rho_A e^{-a_A L(n)}}{1 + \alpha_A A(n)} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\rho_2 (1 - e^{-a_J L(n)})}{1 + \alpha_J J_2(n) + \beta A(n)} & \frac{\rho_A (1 - e^{-a_A L(n)})}{1 + \alpha_A A(n)} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} S(n) \\ J_1(n) \\ J_2(n) \\ A(n) \\ L(n) \end{bmatrix}$$

este sistema se puede escribir de forma reducida como

$$\mathbf{P}(t+1) = \mathbf{\Sigma P}(t) \quad (4.8)$$

Se puede observar que cuando $L \rightarrow 0$, obtenemos el mismo Modelo 3.1-3.4 de la *Espeletia grandiflora* en la ausencia de herbivoría.

4.0.8. Equilibrios

Para encontrar los equilibrios del Sistema 4.8, se debe resolver la ecuación $H(\mathbf{E}^*) = \mathbf{E}^*$, donde $\mathbf{E}^* = (S^*, J_1^*, J_2^*, A^*, L^*)^T$, procediendo de la misma manera que con el Modelo sin banco de semillas 3.10-3.13 del Capítulo 5, se tiene que,

$$S^* = \frac{(1-\gamma)fA^*}{1-(1-g)\sigma}, \quad (4.9)$$

$$J_1^* = \frac{\mu f(\gamma(1-\sigma) + g\sigma)A^*}{1 + \alpha_P f(\gamma(1-\sigma) + g\sigma)A^* + \sigma(g-1)}, \quad (4.10)$$

$$J_2^* = \frac{\rho_1 \mu f(\gamma(1-\sigma) + g\sigma)A^*}{1 + \alpha_P f(\gamma(1-\sigma) + g\sigma)A^* + \sigma(g-1)}, \quad (4.11)$$

$$A^* = \frac{\rho_2 e^{-a_J L(n)}}{1 + \alpha_J J_2^* + \beta A^*} J_2^* + \frac{\rho_A e^{-a_A L(n)}}{1 + \alpha_A A^*} A^* \quad (4.12)$$

$$y \quad L^* = \frac{\rho_2(1 - e^{-a_J L(n)})}{1 + \alpha_J J_2^* + \beta A^*} J_2^* + \frac{\rho_A(1 - e^{-a_A L(n)})}{1 + \alpha_A A^*} A^*, \quad (4.13)$$

notemos del Sistema 4.9-4.13 que cuando $A \rightarrow 0$, $L \rightarrow 0$, luego existe siempre un equilibrio de extinción que va a estar establecido de la misma manera que el equilibrio de extinción del Sistema 3.23. Sin embargo, dado que el Sistema 4.9-4.13 no se puede reescribir con respecto a una sola variable, no es posible encontrar un polinomio con el que podamos establecer las condiciones umbrales para que exista un equilibrio distinto al de extinción, es decir del Modelo 4.8 no podemos establecer analíticamente el valor del número de reproducción demográfico básico (R_{DS}).

Así que, para encontrar un punto de equilibrio distinto al de extinción, solucionamos el sistema numéricamente por el método numérico de aproximaciones sucesivas, de la misma forma como en el Capítulo 5. La aproximación establece un equilibrio de

coexistencia dado por $\mathbf{E}_1 = (13719, 98, 29, 6, 20)^T$, para valores de los parámetros dados por el Cuadro 3-3 con $a_J = 0.09$ y $a_A = 0.04$. Sin embargo, gracias a las simulaciones podemos detectar posibles ciclos en el Sistema 4.8. Si linealizamos el sistema para estudiar la estabilidad de ese equilibrio, encontramos que la matriz Jacobiana evaluada en el punto $\mathbf{E}_1$ está dada por

$$V(\mathbf{E}_1) = \begin{bmatrix} 0.2 & 0 & 0 & 1800 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6.7 & 0 \\ 0 & 0.3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1 & 0.4 & -0.3 \\ 0 & 0 & 0.6 & 0.5 & 0.2 \end{bmatrix}$$

Las soluciones de la ecuación característica asociada al equilibrio de no extinción, están dados por $\lambda = (-0.3627 + 0.6484i, -0.3627 + 0.6484i, 0.7012 + 0.4965i, 0.7012 - 0.4965i, 0.1738)$, dado que el valor absoluto de la parte real de todos los autovalores para este equilibrio son menores que uno, nuestro equilibrio de coexistencia es localmente asintóticamente estable numéricamente, esto para temporadas normales, recordemos que para esta temporada el valor de R_{DS} es mayor que uno, esto lo vamos a tener en cuenta dado que se van a establecer las mismas condiciones de estabilidad del equilibrio de extinción del Sistema 3.23 del Capítulo 5 a las del Sistema frailejón - alevilla 4.8, ya que para el equilibrio de extinción los dos modelos son iguales.

Para estudiar numéricamente la estabilidad del equilibrio de extinción $\mathbf{E}_0 = (0, 0, 0, 0, 0)$, tomamos los valores de los parámetros asociados a la temporada seca del Cuadro 3-3, para estos valores se tiene que $R_{DS} < 1$. La matriz jacobiana evaluada en el punto $\mathbf{E}_0$ está dada por

$$V(\mathbf{E}_0) = \begin{bmatrix} 0.2 & 0 & 0 & 3270 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5 & 0.8 & -0.1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

y las soluciones de la ecuación característica asociada al equilibrio de extinción está dado por $\lambda = (0.2402, 0.8499, 0, 0)$, dado que el valor absoluto de todos los autovalores para este equilibrio es menor que uno, podemos establecer que el equilibrio de extinción es localmente asintóticamente estable numéricamente, tengamos en cuenta que para estos parámetros el valor de R_{DS} es menor de uno.

La Figura 4-2 muestra las trayectorias de las soluciones del Sistema 4.8. El eje horizontal es el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la densidad de la población total $S + J_1 + J_2 + A$, presentamos al valor de la densidad de plantas en escala logarítmica ya que el tamaño de la población cubre un amplio rango de valores, la escala logarítmica me permite reducir el rango y que las trayectorias sean más fáciles de visualizar, así que para la Figura 4-2 igual que en el Capítulo 5 tomamos diferentes condiciones iniciales en el tamaño de la población para observar el comportamiento de las trayectorias en el transcurso de varios años, se tomaron 6 condiciones iniciales distintas para S, J_1, J_2, A y L aleatoriamente, para la Figura 4-2(a) tomamos el valor de los parámetros del Cuadro 3-3 y del Cuadro 4-2 para la temporada seca, en esta temporada $R_{DS} < 1$, podemos ver que igual que en el Capítulo 5, las trayectorias de la población rápidamente se van al equilibrio de extinción, esto sucede ya que para el valor de estos parámetros tenemos un equilibrio $\mathbf{E}_0$ el cual resulta ser localmente asintóticamente estable.

La Figura 4-2(b) muestra las trayectorias de la densidad de la población total en el transcurso de varios años en temporadas normales según el valor de los parámetros en

esta temporada del Cuadro 3-3 y $a_J = 0.09$ y $a_A = 0.04$, de esta figura se puede ver que con diferentes supuestos del tamaño de la población inicial, existe un equilibrio de coexistencia asintóticamente estable, esto se da ya que para esta temporada el valor de equilibrio de no extinción es localmente asintóticamente estable y además el valor de $R_{DS} > 1$, mientras que la Figura 4-2(c) muestra que para diferentes condiciones iniciales en el transcurso de varios años en temporadas normales pero con $a_J = 0.25$ y $a_A = 0.18$, hay fluctuaciones en el tamaño de la densidad de la población, obteniendo de esta forma una solución periódica, lo que implica que dependiendo de los valores que tome a_J y a_A vamos a obtener una única solución del Sistema 4.8 distinta a la de extinción ó vamos a obtener una solución periódica (ver Sección 2.2.2).

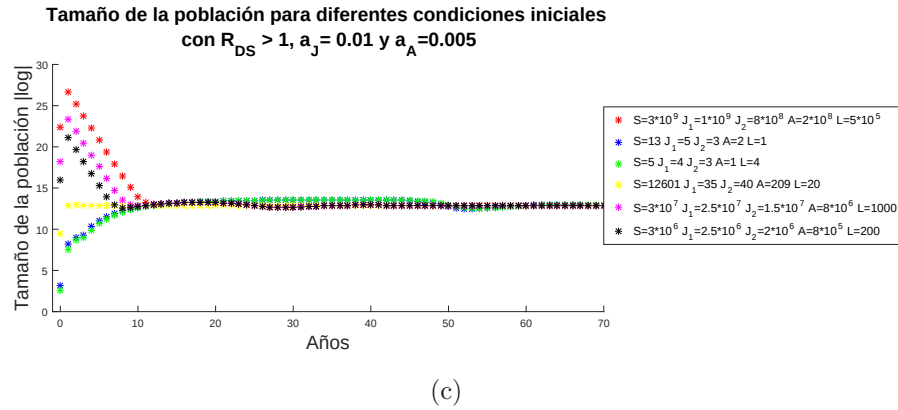
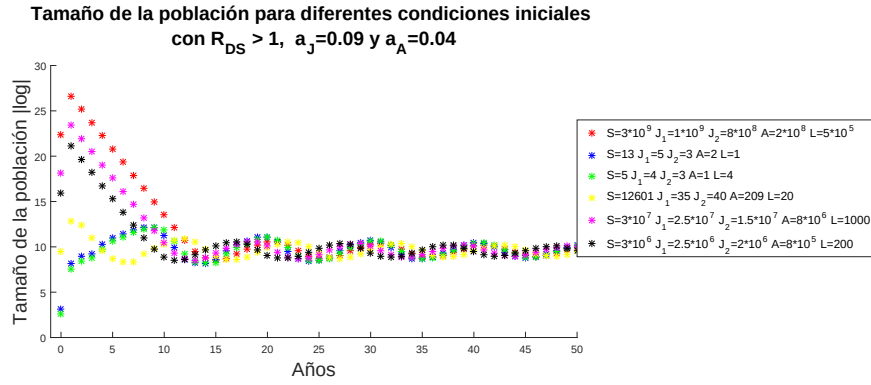
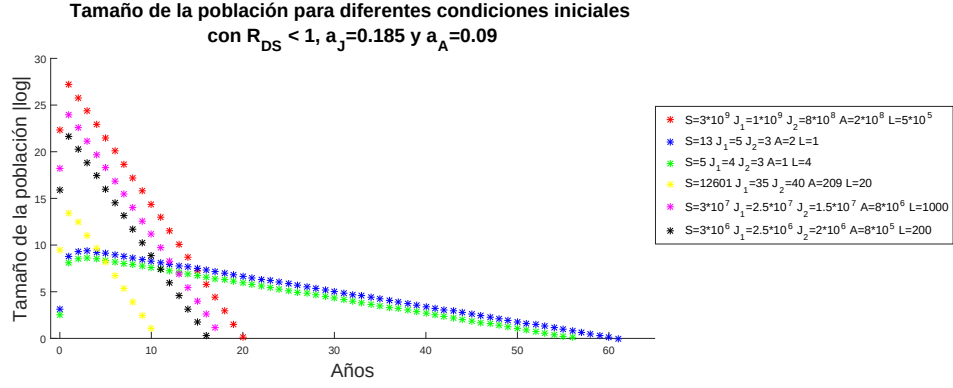


Figura 4-2: Simulación de las soluciones del modelo para varias condiciones iniciales. La gráfica 4-2(b) muestra el tamaño de la población a través del tiempo si $a_J = 0.05$ y $a_A = 0.08$ y la gráfica 4-2(c) muestra el tamaño de la población si $a_J = 0.10$ y $a_A = 0.15$. El eje vertical indica la densidad de la población total $S + J_1 + J_2 + A + L$ en escala log y el eje horizontal es el tiempo en años.

4.0.9. Parámetros

Para establecer el valor de los parámetros del Modelos con herbivoría 4.8 se clasificaron las temporadas del año de la misma forma que en el Capítulo 5, dado que asumimos que hay una sincronía entre los estados de desarrollo de la alevilla, con los estados de desarrollo de la población de las plantas ([40])

En la Sección 1.3.4, mencionamos que el grado de afectación por herbivoría fue clasificado en 6 grupos para las diferentes clases de tamaño. Esto gracias al trabajo de Torres [44] quien demostró que hay diferencias entre el grado de afectación en las plantas jóvenes y en las plantas adultas. Entre sus resultados Torres [44] obtuvo grado 3 de afectación en la mayoría de las plantas jóvenes ($G3 = 13-24\%$) y grado 2 de afectación para la mayoría de las plantas adultas ($G2 = 6-12\%$), como se ve en el Cuadro 1-1. Por tanto, consideraremos al promedio del grado de afectación en cada uno de los intervalos para a_J y a_A en la temporada seca y para la temporada normal tomamos como grado de afectación a la mitad de los valores de la temporada seca. Salinas demostró en [40], que no hay herbivoría en los meses de mayor precipitación, por tanto vamos a considerar que para la época húmeda a_J y a_A es igual a cero.

El Cuadro 4-2 provee una lista de los valores de los parámetros de herbivoría para diferentes condiciones ambientales

Parámetro	Lluviosa	Normal	Seca	Reference
a_J	0	0.09	0.185	[44], [40]
a_A	0	0.04	0.09	[44], [40]

Cuadro 4-2: Valores del parámetro a_J y a_A para diferentes épocas del año

4.0.10. Simulaciones del modelo con herbivoría

En esta sección, igualmente como en el Capítulo 3, estudiamos la dinámica global del Sistema 4.8 numéricamente, esto con la intención de estudiar el comportamiento general de la interacción frailejón-alevilla a lo largo de varios años. De nuevo se hicieron las simulaciones en el programa Matlab. Realizamos simulaciones de la

población con herbivoría para temporadas normales y secas durante varios años, dado que no hay ataque de la alevilla sobre el frailejón en temporadas húmedas aunque consideramos la precipitación todo el año para efecto de las simulaciones. Los valores de los parámetros los tomamos de los Cuadros 3-3 y 4-2 y tomamos como condición inicial de $S((0), J_1(0), J_2(0), A(0), L(0) = (12601, 350, 150, 800, 100))$.

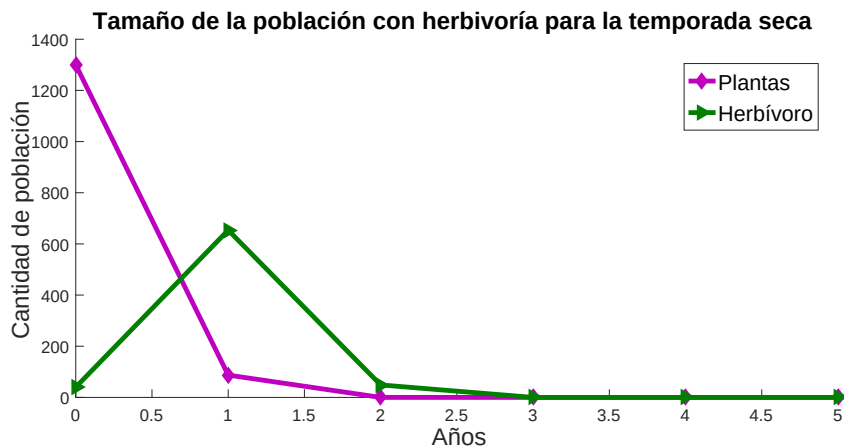
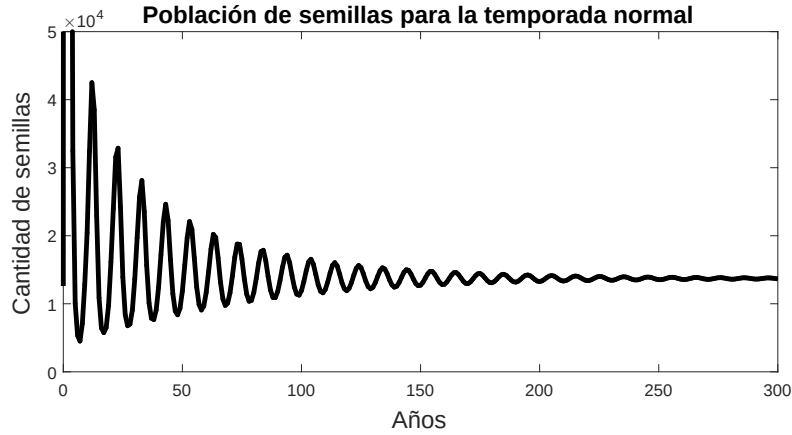


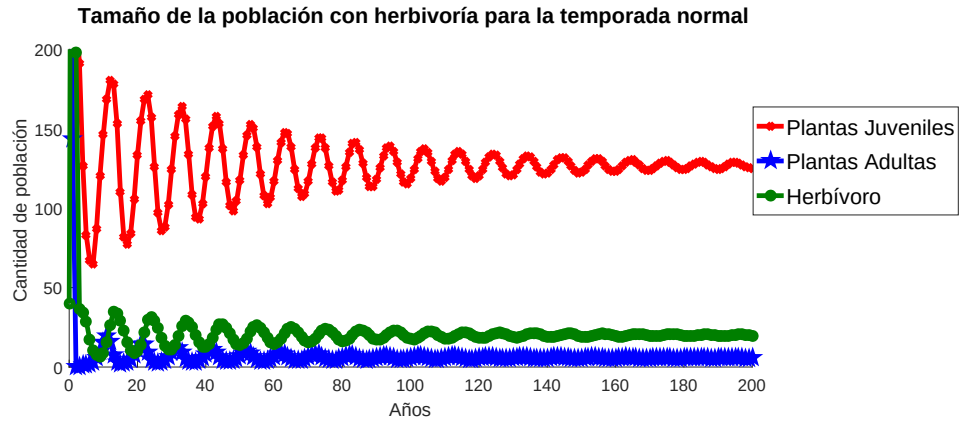
Figura 4-3: Simulación del tamaño poblacional de plantas y herbívoros asumiendo temporadas secas durante varios años. a la densidad de plantas nos referimos a la densidad de $J_1 + J_2 + A$

La Figura 4-3 muestra la densidad de la población de plantas y de herbívoros asumiendo temporadas secas durante varios años, el eje horizontal es el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la cantidad de la población, la población marcada en color magenta es la densidad de plantas, donde plantas es $J_1 + J_2 + A$ y la población marcada en color verde es la densidad de herbívoros, la figura muestra que la densidad de plantas en una población con herbivoría asumiendo condiciones secas durante varios años, se extingue mucho más rápido que la población de la *E. grandiflora* sin herbivoría. La densidad de herbívoros crece rápidamente en el primer año, dado que en la temporada seca es el periodo de tiempo en donde la probabilidad de herbivoría aumenta, pero ya que al segundo año, las plantas se extinguen y por lo tanto la población de herbívoros no tienen de que alimentarse, la población de larvas

se va a extinguir al siguiente año. A partir de las simulaciones pudimos encontrar que para la temporada seca el equilibrio de extinción dado por $\mathbf{E}_0 = (0.00007, 0, 0, 0, 0)^T$, es localmente asintóticamente estable, ya que $\rho(V(\mathbf{E})_0) < 1$, donde los autovalores están dados por $\lambda_S = (0.2402, 0.8499, 0, 0)$, notemos que el valor de λ_S obtenido es igual, al valor de los autovalores para la temporada seca en el Modelo del frailejón 3.23 del Capítulo 5.



(a)



(b)

Figura 4-4: Simulación del tamaño poblacional incluyendo herbivoría asumiendo temporadas normales durante varios años.

La Figura 4-4 muestra la densidad de la población de semillas, plantas juveniles, plantas adultas y herbívoros asumiendo temporadas normales durante varios años, al igual que en la Figura 4-3, el eje horizontal es el tiempo transcurrido en años y el

eje vertical es la cantidad de la población ya sea de las semillas, las plantas juveniles, las plantas adultas o de los herbívoros. la Figura 4-4(a) muestra la población de la densidad de semillas para una población con herbivoría, en ella podemos observar que la densidad de la población de semillas oscila. El mecanismo que causa los ciclos es la incorporación de la herbivoría. La densidad de la población de semillas en este caso va a estar regulada por la efectividad de consumo que tenga el herbívoro, al comparar con la densidad de semillas de la población sin herbivoría de Capítulo 5, se puede notar que la densidad de semillas decrece considerablemente. Para el Modelo 4.3-4.7 el tamaño poblacional de semillas se estabiliza después de que se halla estabilizado el tamaño poblacional de las plantas adultas (ver la Figura 4-4(b)), esto se puede dar ya que a mayor cantidad de plantas adultas, mayor va a ser la cantidad de semillas producidas. De la Figura 4-4(a) también podemos observar que cada cierto tiempo encontraremos un máximo y un mínimo tal que, este máximo va a ser cada vez menor a medida que transcurre el tiempo, y el valor del mínimo va a ser cada vez mayor a medida que transcurre el tiempo, produciendo que eventualmente el tamaño poblacional llegue a un punto estable, en el que no hay ni máximos, ni mínimos.

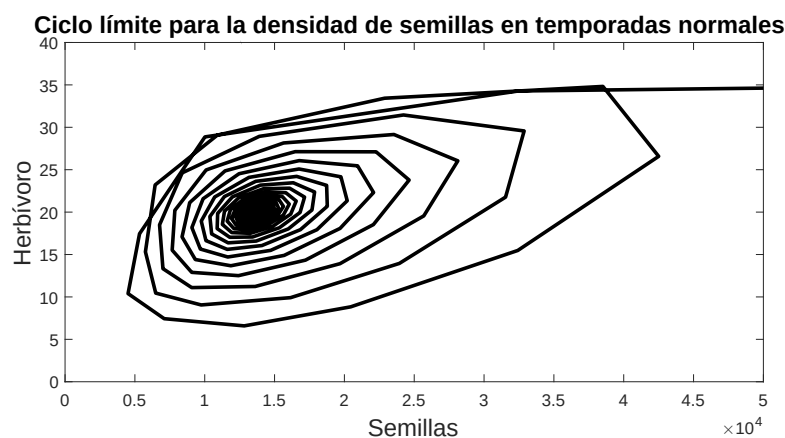


Figura 4-5: Ciclo límite de la dinámica frailejón-alevilla para la densidad de semillas en épocas normales

La Figura 4-5 muestra la dinámica de la densidad poblacional de semillas versus la densidad poblacional de herbívoros para temporadas normales, el eje horizontal es la densidad de semillas y el eje vertical es la densidad de herbívoros en el transcurso de 300 años, produciendo un ciclo límite asintóticamente estable, que converge a un sólo punto de equilibrio, es decir se obtiene una trayectoria cerrada en el espacio (Semillas, Herbívoro), tal que cualquier trayectoria que se encuentre cerca al sistema se va a aproximar al ciclo límite. Esto implica que la densidad de la población de semillas eventualmente encontrará un equilibrio estable.

La Figura 4-4(b) muestra la densidad de la población de plantas juveniles, plantas adultas y herbívoros. La figura muestra que tanto la densidad de plantas jóvenes como la densidad de herbívoros supera a la densidad de plantas adultas. Esto se puede deber a que aunque el grado de afectación es mayor en la plantas juveniles que en las adultas, el herbívoro sólo ataca a una de las etapas del juvenil, lo que implica que en realidad la herbivoría afecta más a la densidad de las plantas adultas, lo que coincide las investigaciones de Figueroa [19]. Podemos notar además, que aunque la densidad de semillas disminuyó, aún con herbivoría hay un tamaño considerable de semillas, lo que permite que ellas germinen, nazcan bastantes plantas jóvenes que se convertirán en adultas, pero que eventualmente van a ser atacadas por las larvas de la alevilla, lo que conlleva a que hallan más plantas juveniles que adultas.

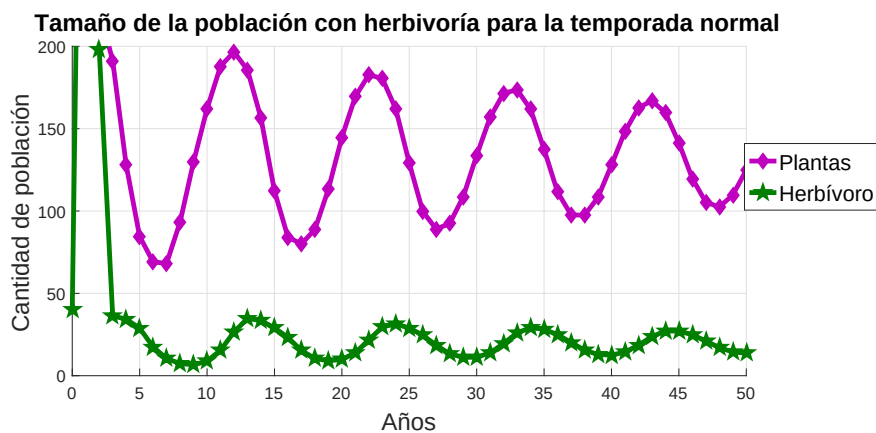


Figura 4-6: Dinámica de la planta y el herbívoro

La Figura 4–6 muestra la densidad de la población de plantas, esto es $J_1 + J_2 + A$, y la densidad de la población de herbívoros asumiendo temporadas normales durante varios años, el eje horizontal es el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la cantidad de la población, de esta figura podemos ver que la densidad de la población de plantas de la *E. grandiflora* independientemente de si son juveniles o adultas, es mayor que la densidad de herbívoros, lo que compensa a la densidad de la población para evitar su extinción, aún así el tamaño poblacional decrece bastante si asumimos que hay herbivoría comparada con la población de plantas sin herbivoría.

El número de larvas emergentes en un año está determinado por la abundancia de la densidad de plantas en el año anterior. Cuándo la densidad de plantas aumenta, aumenta la densidad de herbívoros, mientras que, cuando el tamaño de herbívoros llega a su punto más alto ya ha decrecido la cantidad de plantas debido a la herbivoría. Sin embargo, al decaer la densidad de plantas, empiezan a decaer la densidad de herbívoros, permitiéndole a la densidad de plantas crecer de nuevo dado que no hay quién las consuma. Por otro lado, a medida que el tamaño de plantas crece, crece el tamaño de herbívoros y así obtenemos un ciclo límite numéricamente estable para la temporada normal que converge a un punto de equilibrio como podemos ver en la Figura 4–7, de dónde se puede concluir que hay coexistencia entre las dos especies. Calculando el equilibrio de coexistencia numéricamente para la temporada normal, obtenemos que $\mathbf{E}_N = (13719, 98, 29, 6, 20)^T$. Este equilibrio es asintóticamente estable, ya que $\rho(V(\mathbf{E}_N)) < 1$, donde los autovalores están dados por $\lambda_N = (-0.3627 + 0.6484i, -0.3627 + 0.6484i, 0.7012 + 0.4965i, 0.7012 - 0.4965i, 0.1738)$, recordemos que para la temporada normal el valor de R_{DS} es mayor que uno.

La Figura 4–7 muestra la densidad poblacional de las plantas versus la densidad poblacional de herbívoros para temporadas normales. El eje horizontal es la densidad de plantas, esto es $J_1 + J_2 + A$ y el eje vertical es la densidad de herbívoros después del transcurso de 300 años, esta relación nos produjo un ciclo límite asintóticamente

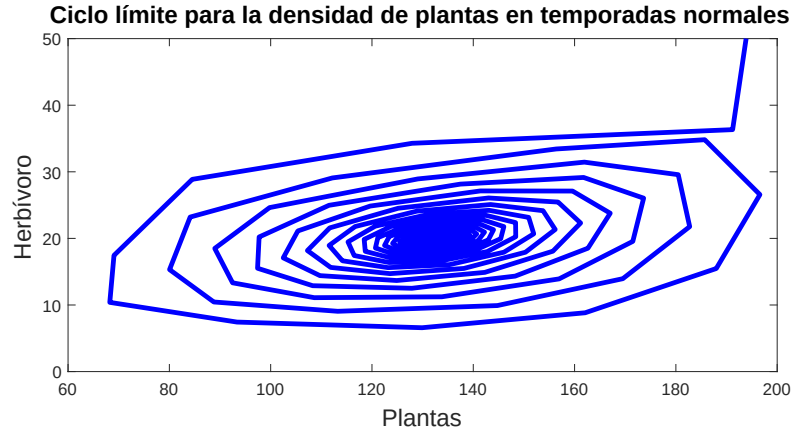


Figura 4–7: Ciclo límite de la dinámica frailejón-alevilla para la densidad de plantas en épocas normales

estable igual que en la Figura 4–5, es decir que para temporadas normales tenemos soluciones periódicas no constantes del Modelo 4.8, un ciclo límite estable implica que todas las trayectorias en la vecindad del ciclo límite converge a él cuando $n \rightarrow \infty$, es decir que para diferentes condiciones iniciales que se tomen, cada solución va a ser atraída al ciclo límite, por tanto el modelo va ser estructuralmente estable. El haber encontrado un ciclo límite nos confirma que la razón de crecimiento del herbívoro es cada vez más bajo si el tamaño poblacional de las plantas es pequeño y aumenta abruptamente con el crecimiento de la densidad de plantas.

Ahora, estudiamos como se comporta el modelo, variando a algunos parámetros. Los parámetros μ, f, ρ_1, ρ_2 y ρ_A están asociados con el crecimiento intrínscico de la densidad de la población de plantas como vimos en el Capítulo 3. La Figura 4–8(a) muestra el efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de la plántula (μ) sobre el tamaño de la población de plantas y herbívoros, el eje horizontal es el transcurso del tiempo en años y el eje vertical es la densidad de la población. De esta figura podemos ver que entre más rápido crezca la densidad de la población de plantas, crecerá más rápido el tamaño de la población de herbívoros, a medida que aumenta μ , la abundancia de herbívoros aumenta y aparentemente aumenta el número de ciclos tanto de la población de plantas como de la población de herbívoros.

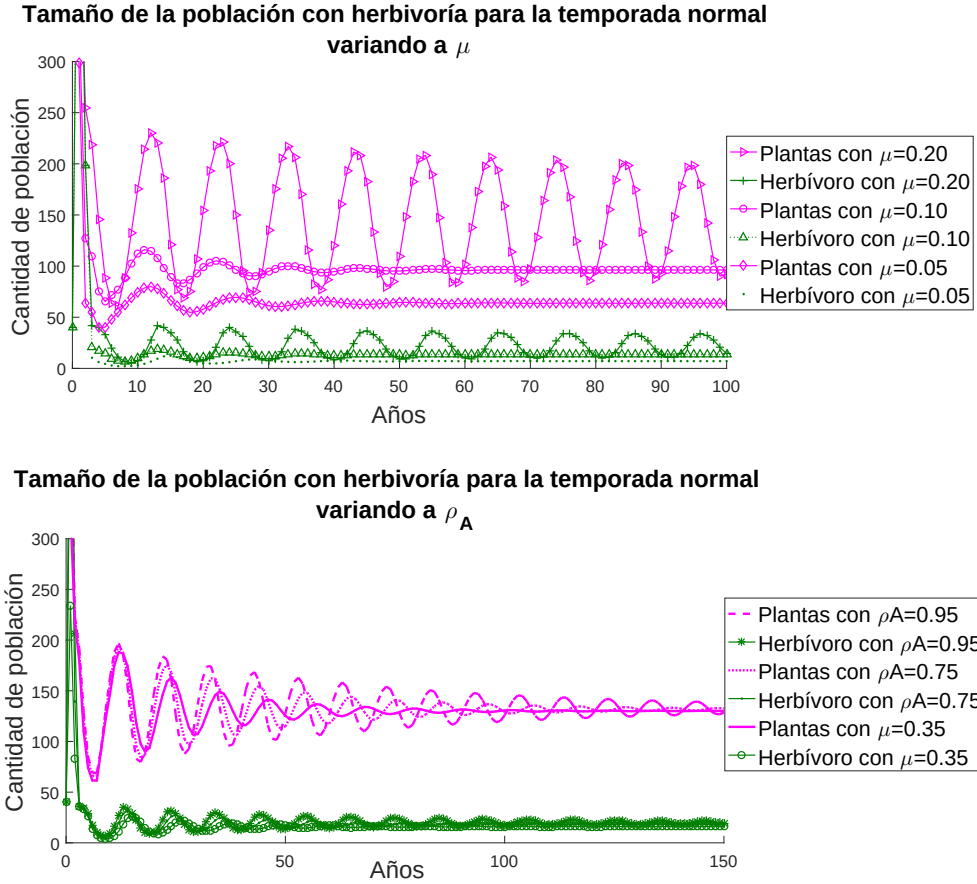


Figura 4–8: Efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas y de la planta adulta, en una población con herbivoría en temporadas normales.

Si variamos a los parámetros f , ρ_1 y ρ_2 , encontraremos comportamientos similares.

La Figura 4–8(b) muestra el efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de la planta adulta (ρ_A), tomando los mismos ejes de la Figura 4–8(a), de esta figura podemos observar que a diferencia de la Figura 4–8(a), si variamos a ρ_A , a pesar de que el crecimiento de la población de plantas también implica el crecimiento de la población de herbívoros, los equilibrios no van a tener un cambio tan brusco de estabilidad.

La Figura 4–9 muestra el efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas sobre el tamaño total de la población después de 500 años en temporadas normales, el eje horizontal es el parámetro μ tomando valores entre cero y uno, y el eje vertical es el tamaño de la población total después de 500 años. De esta gráfica

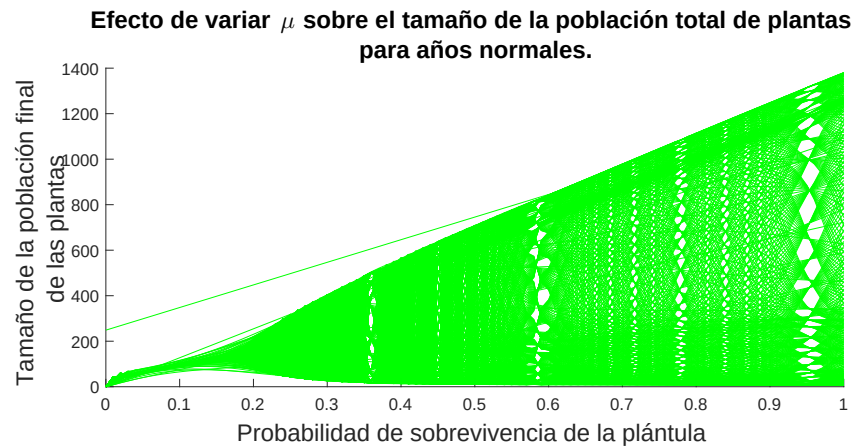


Figura 4–9: Efecto sobre el tamaño poblacional final de la planta al variar la media de encuentros de la planta con la alevilla, en temporadas normales

podemos observar que a medida que crece la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas, aumenta la cantidad de equilibrios, es decir entre mayor sea μ la densidad de la población tendrá un comportamiento más caótico.

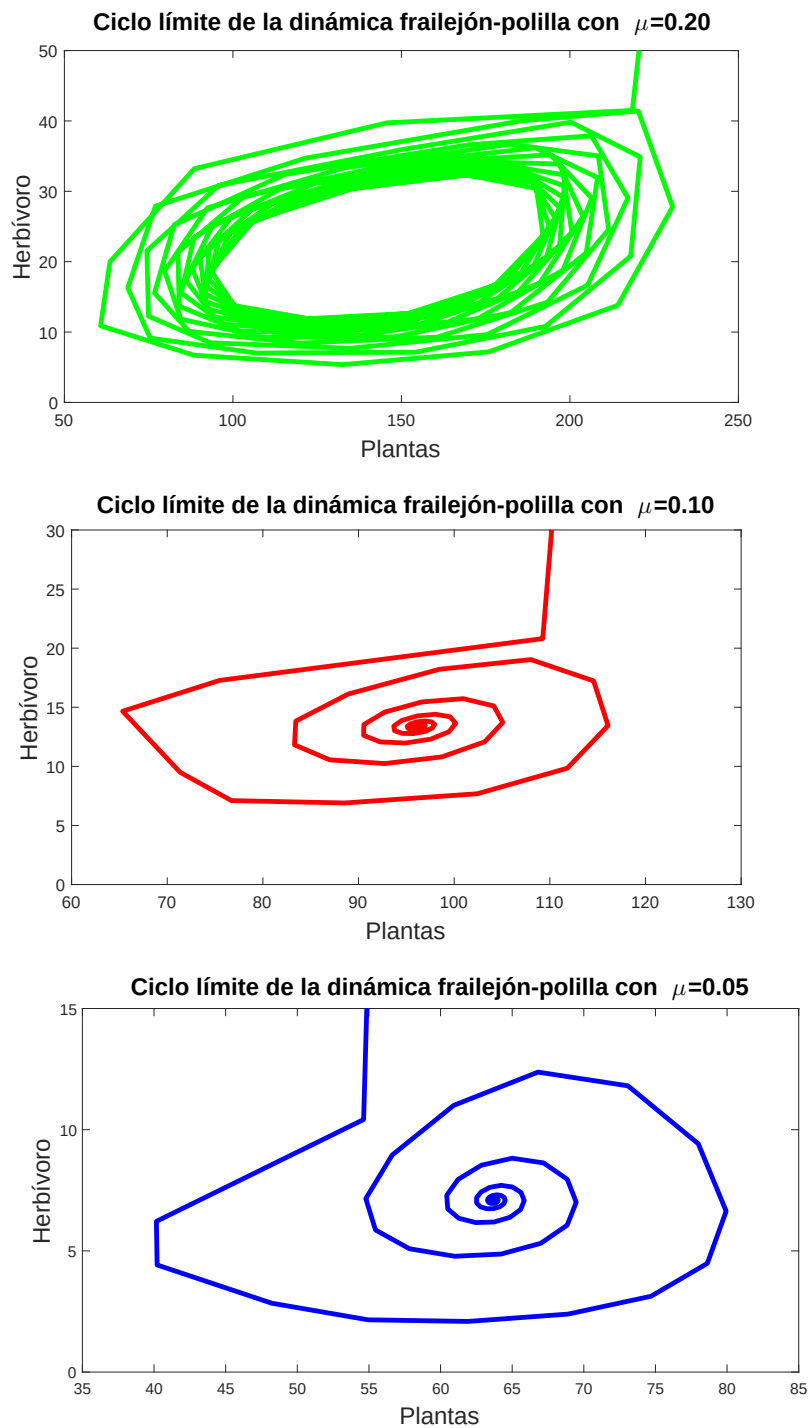


Figura 4–10: Ciclo límite de la dinámica frailejón-alevilla para temporadas normales, variando a la probabilidad de sobre vivencia de la planta adulta.

La Figura 4–10 muestra la densidad poblacional de las plantas versus la densidad poblacional de herbívoros para diferentes valores de la probabilidad de sobrevivencia

de las plántulas para temporadas normales, en las tres gráficas el eje horizontal es la densidad de plantas, esto es $J_1 + J_2 + A$ y el eje vertical es la densidad de herbívoros después del transcurso de 500 años, a partir de esta gráfica podemos comprobar que a medida que aumenta la probabilidad de sobrevivencia de la plántula, disminuye la estabilidad del ciclo límite. La Figura 4–10(a) es el ciclo límite obtenido con un valor de $\mu = 0.20$ el cual es un valor grande para este parámetro, de esta gráfica podemos ver que en este caso obtenemos un ciclo límite inestable, lo que implica que para diferentes condiciones iniciales en el tamaño de la población obtendremos diferentes oscilaciones. Las Figuras 4–10(b) y 4–10(c) muestran el ciclo límite obtenido para valores de $\mu = 0.10$ y $\mu = 0.005$ respectivamente, podemos observar de estas dos figuras que para estos casos los ciclos límites son estables.

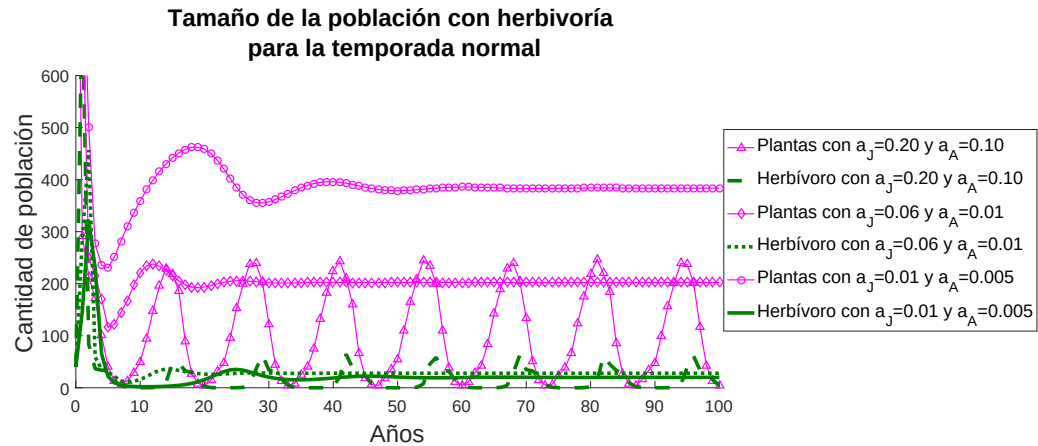


Figura 4–11: Efecto de variar a la media de encuentros de la planta con la alevilla, en una población con herbivoría en temporadas normales.

Los parámetros a_J y a_A describen la eficiencia de búsqueda de alimento del herbívoro, pero también describe la respuesta que tiene la planta al consumo. La Figura 4–11 muestra el efecto de variar a la media de encuentros del herbívoro con la planta juvenil a_J y la media de encuentros del herbívoro con la planta adulta a_A sobre el tamaño de la población de plantas y de herbívoros para la temporada

normal. Como era de esperarse para valores pequeños de a_J y a_A la ingesta de alimentos por herbívoro aumenta lentamente a medida que aumenta la disponibilidad de alimentos, además que converge rápidamente a un sólo equilibrio, sin embargo a medida que aumentan a_J y a_A el sistema converge a un ciclo doble. Lo importante de este resultado es que un herbívoro con alta eficiencia de búsqueda puede reducir el tamaño poblacional de plantas a un nivel relativamente bajo, pero con el costo de adquirir un ciclo doble.

En cuanto a los parámetros de reproducción, estos son σ, g, γ y los de competencia $\alpha_P, \alpha_J, \alpha_A, \beta$, tienden a comportarse de manera similar, sin causar muchos cambios en el valor de los equilibrios del Sistema 4.8, con excepción al parámetro de competencia inter-edad plántula-plántula, ya que pequeños cambios en el valor de este parámetro, provoca grandes fluctuaciones en el sistema. La Figura 4-12 muestra el efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas sobre el tamaño poblacional de plantas y de herbívoros, en el que podemos notar que efectivamente pequeños cambios en el valor de este parámetro me produce grandes cambios en el tamaño poblacional, en el que el eje horizontal es el tiempo transcurrido en años y el eje vertical es la densidad de la población.

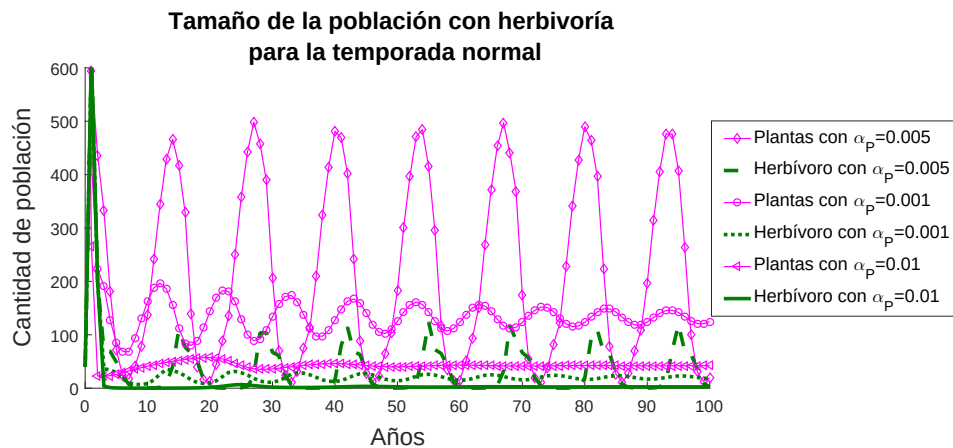


Figura 4-12: Efecto de variar a la probabilidad de sobrevivencia de la planta adulta, sobre el tamaño de la población de plantas y de larvas.

Finalmente, La Figura 4-13 simula la dinámica frailejón - alevilla por trimestres teniendo en cuenta la variación climática del Páramo de Chingaza, clasificamos a los meses como secos, húmedos o normales según la cantidad en milímetros (mm) de precipitación que tengan, esta simulación la hicimos de forma similar a la de la Figura 3-8, tal que el eje horizontal es el tiempo transcurrido en trimestres y el eje vertical es la densidad de la población. La Figura 4-13, nos deja ver con mayor certeza que la densidad de la población de las plantas tiene grandes cambios no sólo por el ataque de la alevilla, si no que también influye bastante el cambio de la cantidad de precipitación anual. En general podemos concluir que hay coexistencia entre las dos especies.

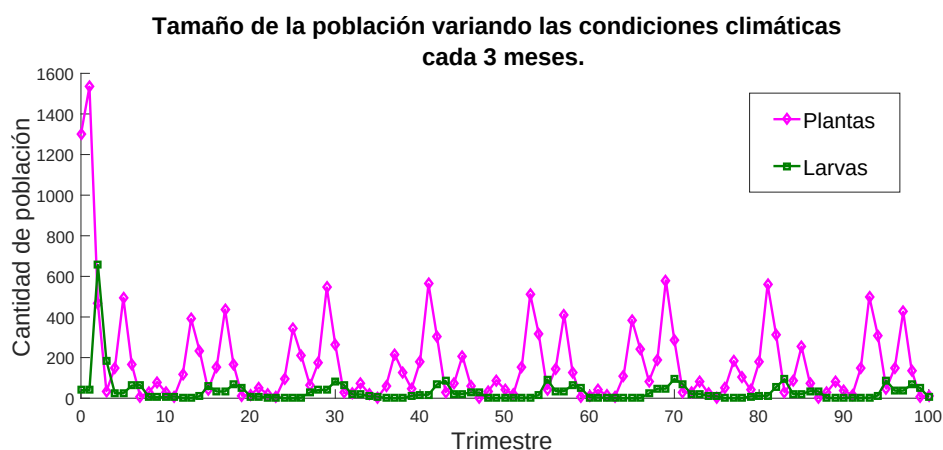


Figura 4-13: Simulación del tamaño poblacional incluyendo herbivoría variando las condiciones climáticas trimestralmente

Capítulo 5

CONCLUSIONES Y TRABAJOS FUTUROS

En este trabajo de investigación, se estudió la interacción entre la alevilla (*Oidematophorus espeletiae*) y el frailejón (*Espeletia grandiflora*) en el páramo de Chingaza. Primero se construyó un modelo matemático discreto para estudiar el ciclo de vida de la planta sin herbivoría. Nuestro modelo matemático de ecuaciones de diferencia no lineal, estructura a la población de plantas por etapas, estas son, semillas, juvenil 1, juvenil 2 y adulta, además que consideramos a la competencia inter e intra etapas que existe en la población de frailejones.

En el análisis del modelo matemático, se calculó el equilibrio de extinción y se obtuvo una expresión para el número de reproducción demográfico básico (R_{DS}), el cual resultó no depender de los parámetros de competencia, es decir, que la competencia entre las etapas del frailejón no van a influir en la extinción o sobrevivencia de la población de plantas. Concluimos que esto se puede deber a que las plantas adultas también tienen un papel muy importante en el cuidado de las plantas más pequeñas, ya que estas las protegen de los fuertes cambios climáticos del páramo. Se estableció, que el equilibrio de extinción será asintóticamente inestable si $R_{DS} > 1$, por esto, esta será la condición umbral para que haya sobrevivencia de la población de plantas. Por otro lado, establecimos que cuando $R_{DS} < 1$ existe un equilibrio de extinción estable, mientras que si $R_{DS} > 1$ el equilibrio de extinción existe y es inestable, y nace un equilibrio de coexistencia que numéricamente resultó ser estable. Encontramos que para las temporadas normales del año, el equilibrio de coexistencia será asintóticamente estable, dado que para esta temporada $R_{DS} > 1$.

El valor de los parámetros que usamos para realizar nuestras simulaciones, los encontramos de la literatura establecida sobre los estudios de la *Espeletia grandiflora*. Dividimos al año en trimestres según la cantidad de precipitación establecida, esta división estuvo compuesta en años húmedos, secos y normales para estudiar la densidad de la población de plantas en la diferentes temporadas del año. Encontramos que para las temporadas secas habrá un equilibrio de extinción estable, mientras que en temporadas normales y húmedas hay un equilibrio de coexistencia estable.

Estudiamos el efecto que tiene sobre el valor del R_{DS} los diferentes parámetros que lo componen, a partir de un análisis de sensibilidad. Encontramos que para temporadas secas la viabilidad de las semillas en el banco de semillas (σ) es el único parámetro que influye en el valor del R_{DS} . Mientras que para temporadas normales y húmedas ρ_A es el parámetro que más influenciaría para tener $R_{DS} > 1$. También estudiamos numéricamente los parámetros que más tendrían influencia en el valor de los equilibrios, ya que no los pudimos encontrar analíticamente. Encontramos que la probabilidad de sobrevivencia de la planta adulta es el parámetro que más influye en el valor de R_{DS} , para obtener un número de reproducción demográfico básico mayor que uno y así garantizar que existe un equilibrio de coexistencia

Después del estudio de la dinámica de la población de plantas sin herbivoría, incluimos sobre nuestro modelo la etapa de interacción entre el frailejón y la alevilla. Encontramos que el valor del R_{DS} para este caso va a ser igual al del modelo sin herbivoría. Por otro lado, a través de métodos numéricos se halló el valor del parámetro de coexistencia y obtuvimos, numéricamente que este sistema va a tener ciclos límites. Simulamos la interacción del frailejón con la alevilla en distintas temporadas del año y encontramos que de igual manera que con el modelo sin herbivoría habrá extinción de las plantas en la temporada seca y prevalencia en temporadas normales y húmedas pero con ciclos dobles. A partir de las simulaciones, estudiamos nuevamente los parámetros que tienen mayor efecto en el valor de los equilibrios en

una población con herbivoría. Los parámetros más influyentes son los parámetros de sobrevivencia, la media de encuentros del frailejón con la alevilla y la competencia inter-edad plántula con plántula.

Esto nos permitió concluir que a mayor cantidad de plantas en la población, mayor será la densidad de herbívoros y el sistema obtendrá ciclos dobles, por tanto, una estrategia de control sería reducir la población de herbívoros por debajo de algún umbral, más no, aumentar la tasa de crecimiento de las plantas. La larva de la alevilla no causa extinción en la población de plantas pero disminuye considerablemente la densidad de la población, esto nos lleva a la conclusión de que la población de plantas y la población de la alevilla pueden coexistir. La dinámica de la alevilla está determinada por la fluctuación en la biomasa de la planta, sin embargo, el número de plantas no solo se determina por la afectación del herbívoro, si no que, la variación climática también tiene una gran influencia, por tanto, existe una relación entre la afectación de los frailejones y la variabilidad climática.

Como trabajos futuros se propone estudiar matemáticamente los ciclos límites encontrados y su estabilidad. También se podrían estudiar posibles bifurcaciones dado los cambios del número de equilibrios encontrados según el valor de algunos parámetros. Para este modelo tuvimos en cuenta la variación climática para el estudio de la interacción entre la alevilla y el frailejón, pero también se podría tener en cuenta, las quemadas frecuentes que hay en estos ecosistemas, se podría realizar un modelo de control sobre la población de la alevilla y se podría incorporar en el modelo otras etapas de la estructura de edad tanto de la planta como de la alevilla. A medida que se avance en los estudios de la biología de la interacción entre la alevilla y el frailejón, se podrán plantear mejores modelos matemáticos que se ajusten más a la realidad, pero nuestro trabajo se considera un primer buen intento.

LITERATURA CITADA

- [1] ALLEN, L. Introduction to mathematical biology. *Pearson/Prentice Hall* (2007), 365 pp.
- [2] ÁLVAREZ NODARSE, R. Modelos matemáticos en biología: un viaje de ida y vuelta. *Boletín de la Sociedad Española de Matemática Aplicada* 35 (2006), 73–112.
- [3] ARRIOLA, L., AND HYMAN, J. M. Sensitivity analysis for uncertainty quantification in mathematical models. In *Mathematical and statistical estimation approaches in epidemiology*. Springer, 2009, pp. 195–247.
- [4] BEVERTON, R., AND HOLT, S. On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries and Food* 19 (1957), 957.
- [5] BRAND, M. Inventario y observaciones del avifauna del páramo El Granizo, Cundinamarca, Colombia. Tech. rep., (1995).
- [6] BRAUER, F., AND CASTILLO-CHAVEZ, C. Mathematical models in population biology and epidemiology. *Springer* 40 (2012), 522 pp.
- [7] CASWELL, H. Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation. *Inc., Sunderland, MA 2nd edition Sinauer Associates* (2001), 722 pp.
- [8] COOK, L. Oscillation in the simple logistic growth model. *Nature* 207, 4994 (1965), 316.
- [9] CRAWLEY, M. Herbivory. the dynamics of animal–plant interactions. *Blackwell Scientific Publications* (1983), 437 pp.
- [10] CUSHING, J., COSTANTINO, R., DENNIS, B., DESHARNAIS, R., AND HENSON, S. Chaos in ecology: experimental nonlinear dynamics. *Elsevier* 1 (2002),

227pp.

- [11] CUSHING, J., HENSON, S., AND ROEGER, L.-I. Coexistence of competing juvenile-adult structured populations. *Journal of Biological Dynamics* 1 (2007), 201–231.
- [12] CUSHING, J., AND YICANG, Z. The net reproductive value and stability in matrix population models. *Natural Resource Modeling* 8, 4 (1994), 297–333.
- [13] DAHLIN, K., KÖNIG, E., LAUBMEIER, A., WEHN, A., AND RIOS-SOTO, K. Competition model between the Invasive Sahara Mustard and Native Plants in the Sonoran Desert. *National Society for Advancement of Chicanos/Hispanics and Native Americans in Science Convention* (2012), 1–38.
- [14] EDELSTEIN-KESHET, L. Mathematical models in biology. *Siam* 46 (1988), 586 pp.
- [15] EDMUNDS, J. A study of a stage-structured model of two competing species. *Disertación doctoral, Universidad de Arizona* (2001), 68 pp.
- [16] EDMUNDS, J., CUSHING, J., COSTANTINO, H., SHANDELLE, M., DENNIS, B., AND DESHARNAIS, R. Park’s *Tribolium* competition experiments: a non-equilibrium species coexistence hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 72, 5 (2003), 703–712.
- [17] ELAYDI, S. An introduction to difference equations. *Springer New York* (2005), 547 pp.
- [18] FAGUA, JC Y GONZALEZ, V. Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant Biology* 9, 1 (2007), 127–135.
- [19] FIGUEROA, L., CÁRDENAS, J., AND ARIAS, L. Aspectos de la propagación sexual de *Espeletia grandiflora* en un sector intervenido del Páramo de Chisacá (PNN Sumapaz, Colombia). *Tesis de maestría, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano* (2017), 119 p.

- [20] GALLEGO, A., AND GÓMEZ, M. Caracterización de micrositios para el establecimiento de plántulas de *Espeletia uribei* (Asteraceae). *Acta Biológica Colombiana* 21, 2 (2016), 387–398.
- [21] GUARIGUATA, M., AND AZOCAR, A. Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. *Biotropica* (1988), 54–59.
- [22] HERNÁNDEZ, C., FUENTES, L., FAJARDO, G., AND MATTHEWS, D. A new species of *Oidaematophorus* (Lepidoptera: Pterophoridae) from Chingaza National Natural Park in Colombia. *Tropical Lepidoptera Research* 24, 1 (2014), 15–21.
- [23] KANG, Y., ARMBRUSTER, D., AND KUANG, Y. Dynamics of a plant–herbivore model. *Journal of Biological Dynamics* 2, 2 (2008), 89–101.
- [24] LESLIE, P., AND GOWER, J. The properties of a stochastic model for two competing species. *Biometrika* 45, 3/4 (1958), 316–330.
- [25] LESLIE, P., PARK, T., AND MERTZ, D. The effect of varying the initial numbers on the outcome of competition between two *Tribolium* species. *Journal of Animal Ecology* 37, 1 (1968), 9–23.
- [26] LOTKA, A. Elements of physical biology. Williams and Wilkins. *Baltimore, Md* (1925), 495 pp.
- [27] LUTEYN, J., CHURCHILL, S., GRIFFIN III, D., GRADSTEIN, S., SIPMAN, H., AND GAVILANES, A. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *New York Bot Gard* 84 (1999), 1–278.
- [28] MAY, R. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186, 4164 (1974), 645–647.
- [29] MAY, R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 5560 (1976), 459.
- [30] MEYER, K. I., AND LI, B. A spatial model of plants with an age-structured

- seed bank and juvenile stage. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 73, 4 (2013), 1676–1702.
- [31] MONTIEL, N., RUGE, N., AND FUENTES, L. Distribución altitudinal y biológica de *Espeletia grandiflora* afectada por *Oidaematophorus espeletiae* en la microcuenca de La Quebrada Calostros (Parque Nacional Natural Chingaza). *Tesis de Maestría, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano* (2017), 90 pp.
- [32] MORAN, P. Some remarks on animal population dynamics. *Biometrics* 6, 3 (1950), 250–258.
- [33] MORENO, L. Estrategias de reclutamiento de *Espeletia killipii* y *Espeletia grandiflora* en el Parque Nacional Natural Chingaza. *Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia*, 238 pp (2008), 238 pp.
- [34] MUÑOZ, CARLOS Y CAMPOS, D. Notas ecológicas sobre la interacción entre *Oidaematophorus espeletiae* Hernández et al.(Pterophoridae) y *espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl.(Asteraceae) en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca, Colombia). *Disertación subgraduada, Universidad Nacional de Colombia* (2015), 80 pp.
- [35] NAGLE, R., SAFF, E., SNIDER, A., AND WEST, B. Fundamentals of differential equations and boundary value problems. *Addison-Wesley* (1996), 893 pp.
- [36] RICKER, W. E. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 11, 5 (1954), 559–623.
- [37] RÍOS, O., AND PEDRAZA, P. El parque nacional natural chingaza. *Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología* (2004), 228 pp.
- [38] RIVERA, D. Páramos de Colombia. *I/M Editores, Banco de Occidente de Colombia* (2001).

- [39] ROJAS, O., INSUASTY, J., DE LOS ÁNGELES, C., AND VARGAS, O. Re-ubicación de plantas de *Espeletia grandiflora* (asteraceae) como estrategia para el enriquecimiento de áreas de páramo alteradas (PNN Chingaza, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 61, 1 (2013), 1–14.
- [40] SALINAS, C., FUENTES, L. S., AND HERNÁNDEZ, L. Caracterización de los lepidópteros fitófagos asociados a la herbivoría de frailejones en la microcuenca de la quebrada Calostros del Parque Nacional Natural Chingaza. *Rev Mutis* 3, 1 (2013), 1–22.
- [41] SMITH, A. P. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* (1981), 1–49.
- [42] STRONG, D., LAWTON, J., AND SOUTH-WOOD, R. Insects on plants. community patterns and mechanisms. *Blackwell Scientific Publications* (1984), 313 pp.
- [43] SÜLI, E., AND MAYERS. An introduction to numerical analysis. *Cambridge university press*, 190 pp (2003), 190 pp.
- [44] TORRES, J. Evaluación del grado de afectación por entorchamiento y herbivoría en una población de *Espeletia grandiflora* Humb. y Bonpl. de la cuenca alta de la Quebrada Calostros del Parque Nacional Natural Chingaza. 41 pp.
- [45] VOLTERRA, V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Animal ecology* (1926), 409–448.

**UN MODELO MATEMÁTICO PARA EVALUAR LOS EFECTOS DE
HERBIVORÍA DE LA ALEVILLA, (*OIDAEMATOPHORUS*
ESPELETIAE HERNÁNDEZ, FUENTES FAJARDO & MATHEWS)
SOBRE EL FRAILEJÓN, (*ESPELETIA GRANDIFLORA* HUMB. &
BONPL.)**

Jessenia Ivonne Quintero Guiza

(787) 219-61-58

Departamento de Departamento de Matemáticas

Consejero: Karen Ríos Soto

Grado: Maestría en Ciencias

Fecha de Graduacion: Mayo 2019