

Un modelo discreto bi-dimensional con denso-dependencia en la sobrevida¹

Jorge González-Guzmán

Instituto de Matemáticas, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile

Resumen. *En este trabajo presentamos resultados de un modelo poblacional de dos dimensiones (juveniles-adultos) donde el coeficiente de sobrevida presenta una denso dependencia de tipo lineal. Se identifican condiciones necesarias y suficientes para la existencia de soluciones acotadas y se estudian las condiciones de existencia y estabilidad de los puntos de equilibrio. Además se estudia el problema bioeconómico de optimización de la captura sostenible.*

Abstract. *In the present paper we show some results about a density-dependent two dimensional (juvenile-adult) population model in which survival coefficient is a linear function of population size. We identify necessary and sufficient conditions for the existence of bounded solutions and we study the existence and stability of the equilibrium points. We also study the bioeconomical problem of optimization of sustainable yield.*

Introducción

El estudio de modelos matriciales denso-dependientes ha sido abordado por diversos autores. Una buena introducción al tema incluyendo la discusión de resultados de varios trabajos de interés, puede encontrarse en Caswell (1989). En la mayoría de los casos la denso-dependencia se encuentra en las fertilidades, las cuales incluyen la sobrevida de los huevos y larvas hasta la primera clase de edad. Estos modelos se adaptan bien a las poblaciones de peces (Levin 1980). El comportamiento cualitativo de la dinámica de estos modelos puede ser extremadamente compleja, incluyendo ciclos de diferente longitud y el caos (Guckenheimer et al. 1977). Un estudio reciente acerca de este tema puede encontrarse en Silva y Hallan (1993). En la mayoría de estos casos el análisis es de tipo local (cerca del equilibrio). En Allen (1989) se aborda el análisis global del modelo propuesto, para un caso especial de denso dependencia.

En el presente trabajo se estudia un modelo bidimensional (juveniles-adultos) donde la denso-dependencia (de tipo compensatorio) se supone en el coeficiente de sobrevida. La dependencia que se estudia es de tipo lineal, dejando constantes las fertilidades. Esto plantea de partida el problema del dominio de existencia del modelo como modelo poblacional, puesto que para ciertos tamaños de la población el coeficiente de sobrevida podría ser mayor que 1 o negativo. Este problema puede ser obviado redefiniendo la función sobrevida como uno o cero (u otras constantes adecuadas) en las zonas respectivas. En este caso la dinámica del modelo se hace más compleja, dando la posibilidad de ciclos e inclusive el caos. Se ilustrará este comportamiento mediante simulaciones computacionales.

En todo caso este es un trabajo teórico de tipo exploratorio, que no está basado en una población real específica. De lo que se trata es de averiguar qué dinámica sería esperable si acaso hubiese una competencia intraespecífica que afectara la sobrevivencia de los juveniles que pasan a adultos. La linealidad de la denso-dependencia puede ser considerada como una primera aproximación.

¹Trabajo presentado en el Tercer Congreso Latinoamericano de Ecología Matemática, Luján, Argentina, agosto de 1994.

El modelo

Sea $x(t)$ la biomasa de la población juvenil, $y(t)$ la de la población adulta, f_1, f_2 fertilidades de juveniles y adultos respectivamente, que serán consideradas constantes, $s(x,y)$ la sobrevivencia de los juveniles en la unidad de tiempo. Debe notarse que estos coeficientes de fertilidad *incluyen* la sobrevivencia de huevos y larvas hasta la primera clase de edad, es decir, aunque haya una gran producción de huevos por parte de los x juveniles y los y adultos, solamente llegan a la clase de los juveniles f_1x+f_2y ejemplares. La dinámica está dada por el siguiente sistema dinámico discreto, del tipo Leslie:

$$\begin{pmatrix} x(t+1) \\ y(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ s(x,y) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} \tag{1}$$

donde $s(x, y) = a-b(x+y)$, $a, b > 0$, $t = 0,1,2\dots$

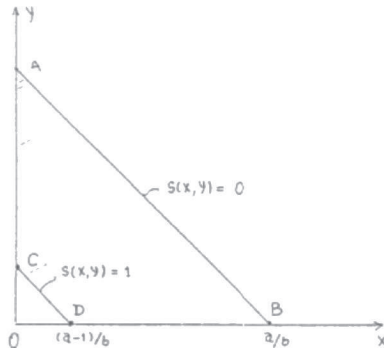


Figura 1. Espacio de fase del modelo (1).
Figure 1. Phase space of model (1).

El dominio de existencia de este modelo, como modelo poblacional, está determinado por la condición: $0 \leq s(x, y) \leq 1$ (Figura 1).

Los resultados obtenidos acerca del comportamiento cualitativo de este modelo pueden agruparse en el siguiente Teorema:

Teorema 1

Caso 1: $a \leq 1$

Entonces el dominio $D = \{(x,y): 0 \leq x+y \leq a/b, 0 \leq x,y\}$ es *invariante* bajo la transformación definida por (1) *si y solo si:*

- i) $f_1 \leq 1$; ii) $f_2 \leq 1$

En este caso el punto $(0,0)$ es siempre un punto de equilibrio. Si además $f_1 + af_2 \leq 1$, $(0,0)$ es el *único* punto de equilibrio y es localmente estable. Si $1 < f_1 + af_2$, entonces existe un *único* punto de equilibrio no trivial el cual está dado por:

$$x^* = \frac{f_1 + af_2 - 1}{b(1 - f_1 + f_2)}, \quad y^* = \frac{(1 - f_1)(f_1 + af_2 - 1)}{f_2 b(1 - f_1 + f_2)} \tag{2}$$

En este caso el punto de equilibrio no trivial es localmente estable, mientras el de equilibrio trivial es inestable.

Caso 2: $a > 1$

Entonces el dominio $D = \{(x,y): (a-1)/b \leq x+y \leq a/b, 0 \leq x,y\}$ es *invariante* bajo la transformación definida por (1) *si y solo si:*

- i) $a \leq (3+5)/2$; ii) $f_2 = 1$; iii) $1-1/a \leq f_1 \leq 2\sqrt{a-a}$

En este caso $(0,0)$ *no es un punto de equilibrio* (ni siquiera está en el dominio de existencia) mientras que el punto dado por (2) siempre lo es.

Demostración

Caso 1: Sea $a \leq 1$

La necesidad de las condiciones $f_1 \leq 1; f_2 \leq 1$ para la invariancia del dominio $(x,y): 0 \leq x+y \leq a/b, 0 \leq x,y$ resulta directamente al aplicar la transformación dada por (1) a los puntos extremos del dominio. Para demostrar la suficiencia se analiza el comportamiento de la transformación sobre el borde completo del dominio. Es fácil comprobar que los trazos OA y AB (ver Figura 1) se aplican *dentro* del dominio D . Para el trazo OB se demuestra que la suma de las componentes de la transformación tiene su máximo en el punto $x=(f_1+a)/(2b)$ y por lo tanto, si ocurre en el interior del trazo OB, entonces el valor máximo de esa suma es $(f_1+a)^2/4b$ que es menor o igual que alb . Finalmente, para demostrar que los puntos del interior de D también se aplican dentro del dominio D , se observa que, para cada x fijo, la suma de las componentes de la transformación es una función *lineal* de y , por lo tanto, sus extremos deben estar en el borde, que ya ha sido comprobado. Los puntos de equilibrio de (1) se obtienen resolviendo el sistema:

$$\begin{aligned} f_1x + f_2y &= x \\ (a - b(x+y))x &= y \end{aligned}$$

Además de la solución trivial, existe una solución no nula dada por (2).

Puesto que $x^* + y^* = (f_1 + af_2 - 1)/b$ esta solución se encuentra en el interior del dominio D si y solo si: $1 < f_1 + af_2$. La matriz jacobiana del sistema (1) evaluada en $(0, 0)$ es:

$$\begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ a & 0 \end{pmatrix}$$

Aplicando el test de Jury se tiene que este punto es localmente estable si y solo si $f_1 + af_2 < 1$. La matriz jacobiana evaluada en el punto (x^*, y^*) es:

$$\begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ \frac{m(m+2-a)}{1+m} & \frac{m-a}{1+m} \end{pmatrix}$$

donde $m = (1 - f_1)/f_2$. El test de Jury permite demostrar, después de alguna manipulación algebraica, que este punto es estable si y solo si $f_1 + af_2 > 1$.

Caso 2: Sea $a > 1$

En este caso el dominio es $D = \{(x,y): (a-1)/b \leq x+y \leq a/b, 0 \leq x,y\}$. Aplicando la transformación (1) a los cuatro puntos A,B,C,D (Figura 1) se obtienen directamente las condiciones de invariancia: $f_2 = 1; 1 - 1/a \leq f_1 \leq 1$ y $f_1 \leq 1/(a-1)$. De las dos últimas se deduce la condición necesaria: $a \leq 3 + \sqrt{5}/2$. Al imponer la condición de invariancia al trazo DB, de modo análogo al caso anterior, se obtiene la condición: $f_1 \leq 2\sqrt{a-a}$. Pero se puede demostrar que, para $a \geq 1, 2\sqrt{a-a} \leq 1/(a-1)$. Para demostrar la suficiencia de las tres condiciones de invariancia se procede como en el caso 1: la transformación aplica el borde del dominio D en el dominio D y, para cada x fijo la suma de las componentes de la transformación es una función lineal de y .

Observación

En ambos casos el dominio presentado es el *máximo dominio* donde el modelo tiene sentido biológico. El primer caso, $a \leq 1$, corresponde a una situación *normal*, donde el modelo admite biomazas pequeñas. El segundo, $a > 1$, corresponde a una situación *singular*, donde el modelo exige la condición límite $f_2 = 1$ y *no tiene sentido* para biomazas pequeñas. No debe confundirse este caso con el *efecto Allee*, donde la población tiene tan tamaño crítico bajo el cual va a la extinción. Las figuras (2) y (3) ilustran el comportamiento del modelo para dos juegos de parámetros. El valor umbral $f_1 + af_2$ corresponde a la *tasa neta reproductiva*, denotada usualmente por R_0 , para población muy pequeña (en rigor: cero) o bien, sin considerar competencia intraespecífica.

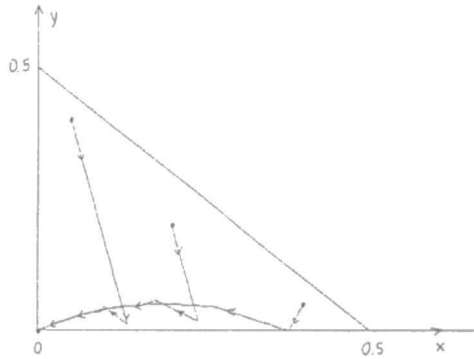


Figura 2. Trayectorias de (1) en el espacio de fase para $a=0.5, b=l, f_1=0.7, f_2=0.5$. En este caso $f_1 + af_2 = 0.95$ y por lo tanto 0 es atractor.

Figure 2. Phase space trajectories of (1) for $a=0.5, b=l, f_1=0.7, f_2=0.5$. In this case $f_1 + af_2 = 0.95$, therefore 0 is an attractor.

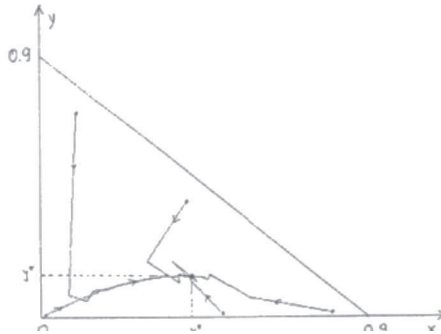


Figura 3. Trayectorias de (1) en el espacio de fase para $a=0.9, b=l, f_1=0.7, f_2=0.9$. En este caso $f_1 + af_2 = 1.51$ y por lo tanto (x^*, y^*) es un atractor. $x^*=0.3, y^*=0.14$.

Figure 3. Space trajectories of (1) for $a=0.9, b=l, f_1=0.7, f_2=0.9$. In this case $f_1 + af_2 = 1.51$ therefore (x^*, y^*) is an attractor. $x^*=0.3, y^*=0.14$.

La captura sostenible

En esta parte utilizaremos la conceptualización dada por Clark (1990) y que ha sido adoptada por la mayoría de los autores. En particular el concepto de *rendimiento biológico sostenible (MSY)*, que es el que utilizaremos en este trabajo. Se trata aquí de estimar la máxima biomasa que es posible extraer sin que la población disminuya su tamaño. Del mismo modo, estimar el tamaño de la población que es capaz de producir tal biomasa. Este es un problema típico que se plantea cuando la población presenta fenómenos de competencia intraespecífica: si la población es muy grande, la competencia será muy grande y la biomasa *excedente* a capturar será muy pequeña. Sea h_1, h_2 el número de juveniles y adultos capturados por unidad de tiempo respectivamente (reducidos a biomasa) μ_1, μ_2 las biomasa unitarias económicamente utilizables (en promedio) de juveniles y adultos. Entonces el rendimiento biológico será: $B = \mu_1 h_1 + \mu_2 h_2$, en cada unidad de tiempo. Usaremos la siguiente condición de *sostenibilidad fuerte*:

$$\begin{pmatrix} x(t+1) \\ y(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ s(x,y) & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} h_1 \\ h_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} \tag{3}$$

Esta condición de sostenibilidad significa que la captura mantiene estable en el tiempo no solamente la biomasa total sino también la estructura etaria de la población. Los resultados obtenidos al respecto se resumen en el siguiente Teorema:

Teorema 2

Sea $a \leq 1$

El dominio de sostenibilidad fuerte no es vacío si y solo si: $f_1 + af_2 > 1$. Si se cumple esta condición el máximo rendimiento biológico sostenible (MSY) tiene las siguientes propiedades: a) Si $\mu_2 \geq \mu_1 f_2$, entonces el MSY se obtiene con $h_1 = 0$ (no es óptimo capturar juveniles). En este caso el tamaño óptimo de la población es:

$$x(MSY) = \frac{a-m}{2b(1+m)}, \quad y(MSY) = \frac{m(a-m)}{2b(1+m)} \tag{4}$$

donde $m = (1 - f_1) / f_2$. Además el máximo rendimiento sostenible es:

$$MSY = \frac{(a-m)^2}{4b(1+m)} \tag{5}$$

b) Si $\mu_2 \leq \mu_1 f_2$, entonces se distinguen 3 casos:

i) Si

$$\frac{1+a}{1+m} \leq \frac{2\mu_1 f_2}{\mu_2} - 1$$

entonces el MSY se obtiene con $h_2 = 0$ (no es óptimo capturar adultos)

ii) Si

$$\frac{2\mu_1 f_2}{\mu_2} - 1 < \frac{1+a}{1+m} < \left(\frac{\mu_1 f_2}{\mu_2}\right)^2$$

entonces el MSY se obtiene con $h_1 = 0$ o bien con $h_2 = 0$

iii) Si

$$\left(\frac{\mu_1 f_2}{\mu_2}\right)^2 \leq \frac{1+a}{1+m}$$

entonces el MSY se obtiene con $h_1 = 0$ (no es óptimo capturar juveniles)

Demostración

El dominio de sostenibilidad queda determinado por las inecuaciones:

$$\begin{aligned} h_1 &= f_1 x + f_2 y - x \geq 0 \\ h_2 &= (a - b(x + y))x - y \geq 0 \end{aligned} \tag{6}$$

En la Figura 4 se esquematiza este dominio. La tangente a la parábola $h_2 = 0$ en $x = 0$ es $y'(0) = a$ mientras que la recta $h_1 = 0$ tiene pendiente $m = (1 - f_1) / f_2$. Por lo tanto este dominio será no vacío si y solo si: $m < a$, es decir si: $f_1 + af_2 > 1$. Introduciendo las capturas sostenibles $h_1(x,y); h_2(x,y)$ dadas por (6) en la biomasa total capturada $B(x,y)$, se obtiene:

$$B(x,y) = -b\mu_2 x^2 + (a\mu_2 - (1-f_1)x + \mu_1 f_2 - \mu_2)y - b\mu_2 xy \tag{7}$$

Luego, el problema a resolver es encontrar el máximo de $B(x,y)$ con x,y sujetas a (6).

Sea $\mu_2 \geq \mu_1 f_2$. Obsérvese que, para x fijo, $B(x,y)$ es una función lineal de y . Además, en este caso se tiene:

$$\frac{\partial B}{\partial y} = \mu_1 f_2 - \mu_2 - \mu_2 b x \leq 0$$

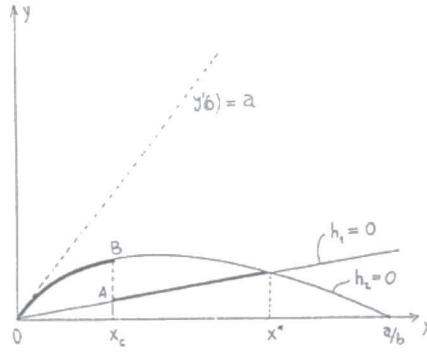


Figura 4. Dominio de sostenibilidad fuerte para el modelo con captura (3). Se destaca en negrita el conjunto de puntos donde $B(x,y)$ torna su máximo.

Figure 4. Strong sustainability domain for model (3).

Luego, $B(x,y)$ toma su máximo sobre la recta $h_1=0$. Sustituyendo $y=mx$ en $B(x,y)$ se obtiene el MSY dado en (4). El máximo rendimiento sostenible será entonces:

$$MSY = h_2(x(MSY), y(MSY)) = \frac{(a-m)^2}{4b(1+m)}$$

Sea ahora $\mu_2 < \mu_1 f_2$. Entonces $\partial B / \partial y$ se anula para

$$x = x_c := \frac{\mu_1 f_2 - \mu_2}{b \mu_2}$$

por lo tanto el máximo de B será tomado *el borde superior* ($h_2=0$) para $x < x_c$ y en *el borde inferior* para $x > x_c$. (Figura 4). Para $x = x_c$ la función B no depende de y . Veremos que también en este caso el máximo se obtiene en alguno de los extremos del trazo AB. Distinguiremos tres situaciones:

Caso i

$$\frac{1+a}{1+m} \leq \frac{2\mu_1 f_2}{\mu_2} - 1$$

La función B , restringida al borde superior del dominio ($h_2=0$) toma su máximo en el punto:

$$x = \frac{1}{b} \left(\sqrt{\frac{(a+1)}{(m+1)}} - 1 \right)$$

que se encuentra en el intervalo $[0, x_c]$. Además la función B restringida al borde inferior del dominio ($h_1=0$) resulta ser decreciente en el intervalo $[x_c, x^*]$. Luego el MSY se obtiene con $h_2=0$ y para el valor de x antes señalado.

Caso ii

$$\frac{2\mu_1 f_2}{\mu_2} - 1 < \frac{1+a}{1+m} < \left(\frac{\mu_1 f_2}{\mu_2} \right)^2$$

En este caso cada tramo tiene su propio máximo y es preciso compararlos. El máximo no se encuentra en x_c pues B restringida al borde inferior es *estrictamente* creciente en x_c

Caso iii

$$\left(\frac{\mu_1 f_2}{\mu_2} \right)^2 \leq \frac{1+a}{1+m}$$

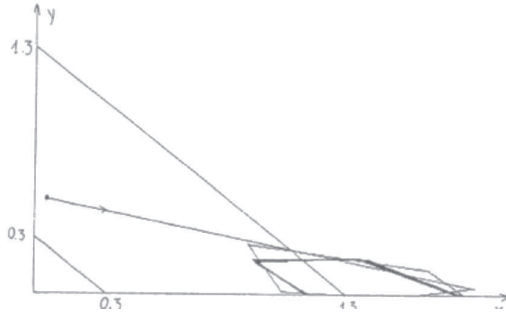


Figura 5. Trayectorias del sistema extendido exhibiendo ciclos para $a = 1.3, b = 1, f_1 = 0.8, f_2 = 3.6$; 2000 iteraciones.

Figure 5. Trajectories of the extended system exhibiting cycles for $a = 1.3, b = 1, f_1 = 0.8, f_2 = 3.6$; Nuber of iterations 2000.

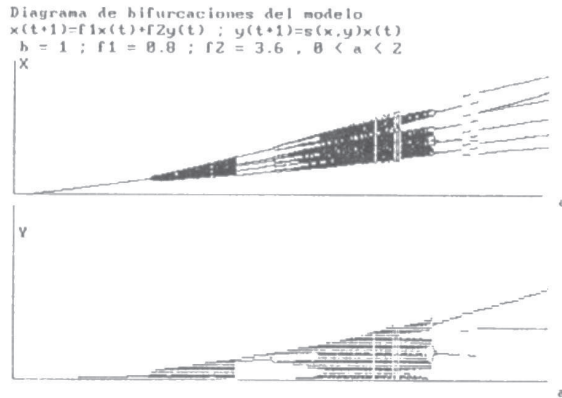


Figura 6. Diagrama de bifurcaciones del sistema para $b = 1, f_1 = 0.8, f_2 = 3.6$ y el parámetro de bifurcación $a: 0 \leq a \leq 2$.

Figure 6. Bifurcation diagram of system for $b = 1, f_1 = 0.8, f_2 = 3.6$. Bifurcation parameter $a: 0 \leq a \leq 2$.

De modo análogo se demuestra que B toma su máximo en el borde inferior del dominio en el punto:

$$x = \frac{a - m}{2b(1 + m)}$$

es decir, el MSY se obtiene con $h_1 = 0$

Observación

El modelo (1) puede ser extendido a todo el primer cuadrante del espacio de fase definiendo el coeficiente de sobrevida del siguiente modo:

$$s(x,y) = \begin{cases} 1 & , x+y \leq (a-1)/b \\ a-b(x+y) & , (a-1)/b < x+y < a/b \\ 0 & , a/b \leq x+y \end{cases}$$

En este caso la dinámica resultante puede ser cualitativamente bastante más compleja. En particular es fácil obtener oscilaciones no amortiguadas (ciclos) usando valores pequeños de f_1 (menores que 1) y grandes de f_2 (mayores que uno). Esto se debe a que hemos considerado que es el coeficiente de sobrevida juvenil-adulto el que disminuye al aumentar la población. Si, por ejemplo $f_1 > 1$, entonces la población aumentaría indefinidamente, aún en ausencia de adultos. Por el contrario, si ambas fertilidades son pequeñas, entonces la población tiende a la extinción sin presentar ciclos sostenidos. Este tipo de

comportamiento se ilustra en la Figura 5.

Finalmente agregamos en la Figura 6 un diagrama de bifurcaciones del sistema exhibiendo los diferentes ciclos posibles hasta llegar al caos. Se ha elegido como parámetro de bifurcaciones el parámetro a , el cual se ha hecho variar entre los valores 0 y 2. La elección de otros parámetros conduce a resultados similares.

Conclusiones

El presente modelo estudia, desde un punto de vista teórico, la dinámica de poblaciones que presentan algún tipo de competencia intraespecífica que afecta al coeficiente de sobrevivencia de los juveniles que pasan a adultos. Esta competencia puede incluir competencia por espacio, nutrientes y aún canibalismo, ya sea de adultos hacia juveniles o entre juveniles. En este modelo se ha incluido todo esto en un mismo sistema, considerado como una suerte de *promedio* de todos esos efectos. Diversos autores han estudiado modelos que separan los efectos antes mencionados. En particular, por ejemplo Cushing (1991) estudia el efecto específico del canibalismo, Ebenman (1988) el caso de la competencia *entre adultos y juveniles*. Según nuestros resultados, los efectos denso-dependientes resultan ser estabilizadores, a menos que los valores de los parámetros sobrepasen ciertos umbrales.

Agradecimientos. Este trabajo fue parcialmente financiado por DGIP, Proyecto 124.744194

Bibliografía

- Allen, L. 1989. A density-dependent Leslie matrix model. *Math. Biose.* 95:179-187.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. Pp. 230-256.
- Clark, C. 1990. *Mathematical Bioeconomics*. J. Wiley. New York. Pp. 9-23.
- Cushing, J.M. 1991. A simple model of cannibalism. *Math. Biosci.* 107:47-71.
- Ebenman, B. 1988. Competition between age classes and population dynamics. 1. *Theor. Biol.* 131:389-400.
- Guckenheimer, J., G. Oster Y A. Ipaktchi. 1977. The dynamics of density dependent population models. *J. of Math. Biol.* 4:101-147.
- Levin, S.A. y P. Goodyear. 1980. Analysis of an age-structured fishery model. *J. of Math. Biol.* 9:245.
- Silva, J. y T. Hallam. 1993. Effects of delay, truncations and density dependence in reproduction schedules on stability of nonlinear Leslie matrix models. *J. of Math. Biol.* 31:367-395.

Recibido: Febrero 17, 1995

Aceptado: Abril 17, 1996