XI CONGRESO LATINOAMERICANO
DE BIOLOGÍA MATEMÁTICA
SoLaBIMa 2019
Universidad Católica del Maule
22-25 de Octubre de 2019, Talca, Chile

Asignación constante hacia funciones de historia de vida en dinámica consumidor-recurso. Implicancias en la persistencia y el tamaño poblacional.

Rodrigo Gutiérrez*
Universidad Católica del Maule,Talca, Chile.

Resumen

El modo en que los individuos asignan los recursos energéticos (limitados) hacia las diferentes funciones de historia de vida (e.g., reproducción, crecimiento y sobrevivencia) es el resultado de presiones selectivas que actúan sobre la imposibilidad de maximizar conjuntamente estas funciones. Asimismo, poseen claras implicancias a nivel individual siendo un componente clave en la historia de vida de los organismos, desconociéndose la influencia de las estrategias de asignación en el tamaño y dinámica de las poblaciones. En este trabajo, proponemos un modelo consumidor-recurso basado en ecuaciones diferenciales impulsivas (también denominadas modelos semi-discretos) incorporando la asignación del recurso, como flujo energético, hacia funciones de reproducción y mantención (sobrevivencia). Nuestro objetivo es investigar como la abundancia y la dinámica de poblaciones que habitan en ambientes estacionales, con disponiblidad constante de recursos, depende de las estrategias de asignación.

Trabajo realizado en conjunto con:
Fernando Córdova-Lepe[1], Universidad Católica del Maule,Talca, Chile.
Nelson A. Velásquez[2], Universidad Católica del Maule,Talca, Chile.
FFelipe N. Moreno-G ómez[3], Universidad Católica del Maule,Talca, Chile.

*Financiado beca doctoral UCM, e-mail: rodrig.gutierrez.1880@alu.ucm.cl
[1]e-mail: fcordova@ucm.cl
[2]e-mail: nvelasquez@ucm.cl
[3]e-mail: f.n.moreno.gomez@gmail.com

Introducción

La calidad y cantidad de los recursos (e.g., flujo de energía, nutrientes u otra población) disponibles para el consumo de una determinada población son atributos que influyen en su abundancia y en el surgimiento de relaciones intraespecíficas (e.g., competencia) [14]. Asimismo, los recursos son necesarios para el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de los organismos y por lo tanto, son un componente clave en la historia de vida de estos. La historia de vida de los organismos es el resultado de presiones selectivas que impiden maximizar conjuntamente las funciones de crecimiento, reproducción y sobrevivencia, etc., debido al surgimiento de costos atribuibles al beneficio de una función en perjuicio de otra, llamados trade-off [13]. Sin embargo, la teoría de la evolución predice el surgimiento de estrategias relacionadas la óptima asignación y uso de la energía que maximicen el fitness en las restricciones existentes.

Los modelos consumidor-recurso son utilizados con el objetivo de determinar y describir el cambio en el número de individuos consumidores que explotan un determinado recurso a lo largo del tiempo [5]. En el marco de los modelos basados en ecuaciones diferenciales ordinarias, utilizados para representar la relación consumidor-recurso (e.g., [10]) destacan los modelos de biomasa conversión (BC) y de sobrevivencia individual (IS) [12]. Estos modelos difieren en la representación de la tasa per capita de crecimiento poblacional de los consumidores. El primero asume una tasa dependiente del consumo de los recursos, relacionando de este modo la disminución en la densidad de los recursos con el aumento de la biomasa del consumidor. Mientras que el segundo, considera una tasa dependiente de la densidad consumidores y restringida por interacciones intraespecíficas (e.g., en el modelo logístico la tasa per capita de crecimiento poblacional es inversamente proporcional al factor de competencia intraespecífico). Sin embargo, en sus correspondientes tasas per capita de crecimiento poblacional subyace un componente de formulación común, rasgos de historia de vida de los organismos (e.g., eficiencia de depredación, tiempo de búsqueda y manejo de la presa, número promedio de progenie, probabilidad de sobrevivir hasta alguna edad concreta).

El surgimiento de patrones dinámicos se vinculan con la historia de vida de los organismos [2], particularmente, con el modo en que los individuos asignan sus los recursos hacia diferentes funciones de historia de vida [1, 6, 4, 7, 8, 11]. Nuestro objetivo es analizar la persistencia de poblaciones que habitan en ambientes estacionales a partir de la relación consumidor-recurso, incorporando estrategias constantes de asignación energética hacia funciones de reproducción y mantención (sobrevivencia).

El modelo

Proponemos un modelo consumidor-recurso basado en ecuaciones diferenciales impulsivas [3, 9], definido por el sistema (1) cuyas variables y parámetros son presentados en el Cuatro 1. En cada ciclo de duranción temporal $\tau > 0$, la temporada reproductiva comprende un periodo relativamente pequeño, que representada puntualmente, queda determinada por instantes de tiempo $t_n = n\tau$, $n \geq 0$. De este modo, el desarrollo de temporadas no reproductivas es considerado en el intervalo $(n\tau, (n+1)\tau]$.

$$
\left\{
\begin{array}{l}
\left.
\begin{array}{lcl}
E_r'(t) & = & \alpha\left[R_{max}\dfrac{R(t)}{r_0P(t)+R(t)}\right]R(t)\\
E_m'(t) & = & (1-\alpha)\left[R_{max}\dfrac{R(t)}{r_0P(t)+R(t)}\right]R(t)\\
R'(t) & = & -\dfrac{R_{max}R(t)}{r_0P(t)+R(t)}R(t)P(t)\\
P'(t) & = & 0
\end{array}
\right\}\quad \text{If}\quad t\in(n\tau,\,(n+1)\tau\,],\\
\left.
\begin{array}{lcl}
E_r(t^+) & = & 0\\
E_m(t^+) & = & \dfrac{E_m(t)}{1+E_r(t)}\exp\{-\varphi\tau\}\\
R(t^+) & = & R_0\\
P(t^+) & = & \left[1-\mu+\gamma E_r(t)\dfrac{E_m(t^+)}{e_{1/2}+E_m(t^+)}\right]P(t)
\end{array}
\right\}\quad \text{If}\quad t=n\tau.
\end{array}
\right. \tag{1}
$$

En el sistema (1), las relaciones entre las variables de estado son las mismas cada τ unidades de tiempo siendo posible relacionar a través de una transformación el vector $(E_r, E_m, R, P)((n+1)\tau^+)$ con $(E_r, E_m, R, P)(n\tau^+)$ tal que $(n+1)\tau^+ - n\tau^+ = \tau$. Esta relación determina la siguiente discretización del sistema impulsivo (1):

$$
\left\{
\begin{array}{lcl}
E_m((n+1)\tau^+) & = & \dfrac{E_m(n\tau^+)+(1-\alpha)\phi_\alpha(P(n\tau^+))}{1+\alpha\phi_\alpha(P(n\tau^+))}\exp\{-\varphi\tau\},\\[2ex]
P((n+1)\tau^+) & = & \left[1-\mu+\gamma\dfrac{\alpha\phi_\alpha(P(n\tau^+))E_m((n+1)\tau^+)}{e_{1/2}+E_m((n+1)\tau^+)}\right]P(n\tau^+),
\end{array}
\right. \tag{2}
$$

$E_r(n\tau^+) = 0$ y $R(n\tau^+) = R_0$ para todo $n \geq 0$.

Para cada $\alpha \in (0,1)$ definimos la función $\phi_\alpha : [0, R_0/A) \to \mathbb{R}$ tal que

$$
\phi_\alpha(p) = \left\{
\begin{array}{ll}
R_{max}R_0\tau & ,\ \text{if}\, p = 0,\\
\dfrac{R_0-\Gamma(p)}{p} & ,\ \text{if}\, p \neq 0.
\end{array}
\right.
$$

donde

$$
A = \frac{1}{2}\Theta_\beta(\alpha) + \frac{1}{2}\sqrt{\Theta_\beta(\alpha)^2 + 4[\Theta_\beta(\alpha)-\Theta_1(\alpha)]/\alpha},
$$

$\Theta_z(\alpha) = \mu(e_{1/2}\alpha z + 1 - \alpha)/[\gamma\alpha(1-\alpha)]$ con $z > 1$ y $\beta = \exp\{\varphi\tau\}$, $\Gamma(p) = \Phi_x^{-1}\left[\Phi(R_0, p) - R_{max}\tau p\right]$ y $\Phi(x,y) = -r_0 y/x + \ln x$ con $x > 0,\ y \geq 0$.

Resultados

Se establecen dos comportamientos dinámicos para la abundancia poblacional a largo plazo: extinsión (ver Figura 1(a)) y persistencia (ver Figura 1(b)). En la diferenciación de estos, el consumo individual del recurso $A = A(\alpha)$ dependiente de las estrategias de asignación $\alpha \in (0,1)$ posee un rol determinante.

A continuación definimos el valor umbral U, como la razón entre el consumo individual de no persistencia $R_{\text{máx}}\tau R_0$ (Tomando el límite de $[R_0 - \Gamma(p)]/p$ cuando $p \to 0$) y el consumo individual del recurso A:

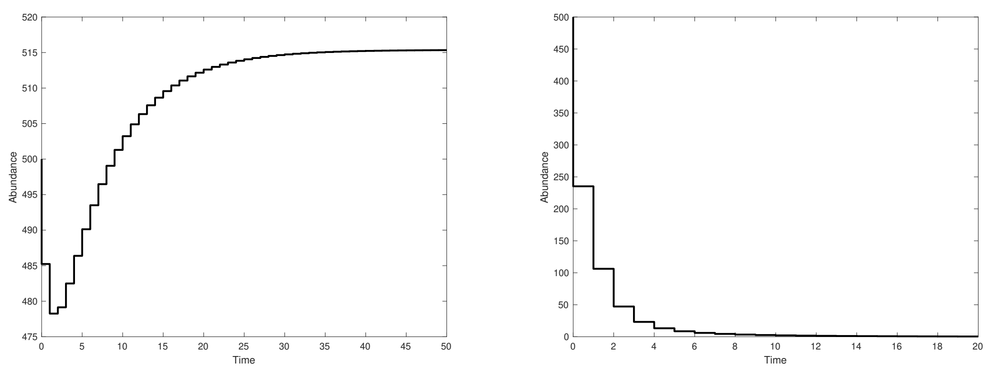
$$
U = \frac{R_{\text{máx}}\tau R_0}{A}.
$$

$\alpha :=$	Fracción de asignación hacia funciones reproductivas.
$R_{max} :=$	Tasa de ingesta máxima individual.
$R(t) :=$	Densidad de recurso.
$R_0 :=$	Densidad de recurso al inicio de cada temporada no reproductiva.
$r_0 :=$	Densidadde recurso para el cual se alcanza una tasa de consumo individual $R_{max}R(t)$.
$P(t) :=$	Abundancia poblacional.
$E_r(t) :=$	Energía destinada a funciones reproductivas.
$E_m(t) :=$	Energía destinada a funciones de mantención.
$e_{1/2} :=$	Energía de mantención necesaria para alcanzar 0.5 probabilidad de sobrevivir hasta la próxima temporada reproductiva.
$\gamma :=$	Número de crías por unidad de energía de reproducción.
$\mu :=$	Fracción de mortalidad natural.
$\varphi :=$	Tasa acumulada de costo energético de mantención.

Cuadro 1: Variables y parḿetros de la dinámica consumidor-recurso dada por el modelo (1).

Por lo tanto,

1. Si $U \leq 1$ entonces, $P(t) \to 0$ cuando $t \to +\infty$.
2. Si $U > 1$ entonces, $P(t) \to \rho$ cuando $t \to +\infty$.



(a) (b)

Figura 1: Dinámica poblacional del sistema (1) considerado parámetros comunes $R_0 = 1000$, $R_{max} = 0.1$, $r_0 = 1$, $\tau = 1$, $e_{1/2} = 4$, $\gamma = 1$ y $\varphi = 0.5$. En (a) mostramos el comportamiento de persistencia de la población a largo plazo considerando $\alpha = 0.3$ y $\mu = 0.1$, mientras que en (b) se observa el comportamiendo de extinsión con los parámetros $\alpha = 0.97$ y $\mu = 0.6$.

Asimismo, el valor de U responde a la existencia de un rango de tolerancia para la asignación hacia funciones reproductivas α. El comporamiento de persistencia es obtenido con estrategias $\alpha \in (\alpha_m, \alpha_M)$ (ver Figura 2).

En el rango de tolerancia, existe una única estrategia α_{op} que maximiza la abundacia poblacial al minimizar el comsuno individual A. El valor de α_{op} es dependiente de los parámetros del modelo, principalmente de las cantidades $e_{1/2}$ y $\exp\{-\varphi\tau\}$ de tal modo que si $e_{1/2} = \exp\{-\varphi\tau\}$ (igualdad entre la energía de mantención necesaria para alcanzar 0.5 de probabilidad de sobrevivencia y la

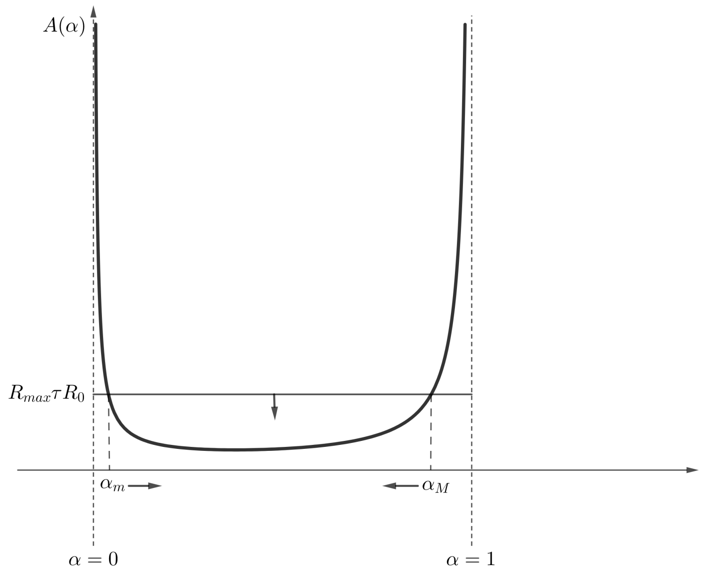
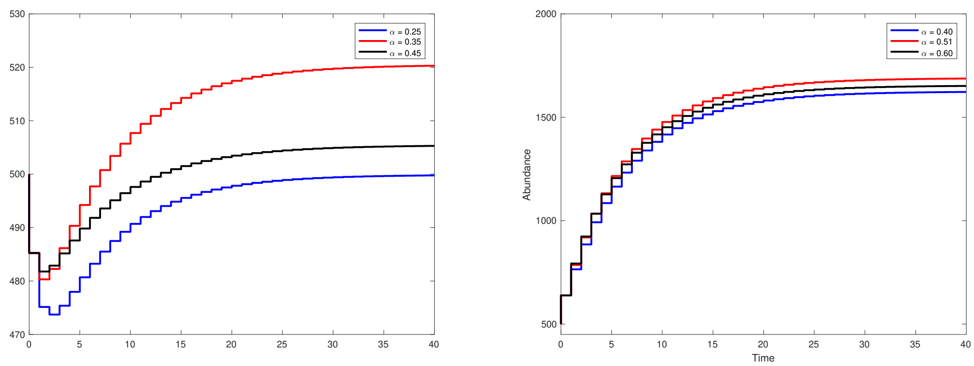


Figura 2: Consumo individual vs asignación energética hacia funciones reproductivas. La dirección de las fechas indica que la disminución del consumo individual de no persistencia ejerce una disminición del rango de tolerancia correspondiente las estrategias de asignación energética hacia funciones reproductivas que establecen la persistencia poblacional.

fracción de energía de mantención posterior al pago de costos de sobreviviencia durante la temporada no reproductiva) entonces, $\alpha_{op} = 0.5$. Contrariamente, si $e_{1/2} < \exp\{-\varphi\tau\}$ (resp. $e_{1/2} > \exp\{-\varphi\tau\}$) se tiene $\alpha_{op} > 0.5$ (resp. $\alpha_{op} < 0.5$) (ver Figura 3).

Conclusión

Hemos propuesto un modelo consumidor-recurso construido a partir de la división del ciclo anual e inversión del recurso, como flujo energético, hacia las funciones de repreducción y de mantención, con el objetivo de investigar como la abundancia de poblaciones en ambientes estacionales depende de las estrategias de asignación constante. Nuestro modelo muestra clásicos comportamientos dinámicos poblacionales, extinsión y persistencia a largo plazo, y en esta oportunidad asociados al modo en que son asignados los recursos hacia funciones reproductivas. La diferenciación de estos comportamientos es posible por la existencia de un rango de tolerancia para las estrategias de asignación, asociadas al consumo per cápita del recurso. Por último, en este existe una única estrategia que maximiza el tamaño de la población a largo plazo, minimizando el consumo per cápita del recurso. La selección de esta estrategia puede responder a comportamientos eusociales. La estrategia de asignación óptima implica privilegio de funciones reproductivas en deprimento de funciones de mantención cuando la energía de mantencín necesaria para alcanzar 0.5 de probabilidad de sobrevivencia es menor al factor de costo de sobreviviencia durante la temporada no reproductiva.



(a) (b)

Figura 3: Comparación entre dinámicas poblacionales del sistema (1) asociadas a diversas estrategias de asignación hacia funciones reproductivas. Son considerados los parámetros comunes $R_0 = 1000$, $R_{max} = 0.1$, $r_0 = 1$, $\tau = 1$, $\mu = 0.1$, $\gamma = 1$ y $\varphi = 0.5$. (a) $\alpha_{op} \approx 0.35$ con $e_{1/2} = 4$, (b) $\alpha_{op} \approx 0.51$ con $e_{1/2} = 0.5$.

Referencias

[1] Akhmetzhanov, A. R., Grognard, F., and Mailleret, L. (2011). Optimal life history strategies in seasonal consumer-resource dynamics. Evolution 65:3113-3125.

[2] Boggs, C. (1992). Resource Allocation: Exploring Connections between Foraging and Life History. Functional Ecology 6:508-518.

[3] Córdova-Lepe, F., Robledo, G., and Cabrera-Villegas, J. (2015). Population growth modeling with boom and bust patterns: the impulsive differential equation formalism. Journal of Biological Systems 23: 135â“149.

[4] Engen, S., and Saether, B. E. (1994). Optimal Allocation of Resources to Growth and Reproduction. Theoretical Population Biology 46:232-248.

[5] Getz, W. M. (2009). Population and Evolutionary Dynamics of ConsumerâResource Systems. In Advanced Ecological Theory, J. McGlade (Ed.).

[6] Kozlowski, J., and Wiegert, R. G. (1986). Optimal allocation of energy to growth and reproduction. Theoretical Population Biology 29: 16-37.

[7] Kozlowski, J. (1992). Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. Trends in Ecology & Evolution 7: 15-19.

[8] Kozlowski, J., Teriokhin, A.T., (1999). Allocation of energy between growth and reproduction: the pontryagin maximum principle solution for the case of age and season-dependent mortality. Evol. Ecol. Res. 1: 423-441.

[9] Lakshmikantham V., Bainov DD., and Simeonov PS. Theory of Impulsive Differential Equations. World Scientific, NJ, 1989.

[10] Pachepsky, E., Nisbet, R. M., and Murdoch, W. W. (2008). Between discrete and continuous: consumer-resource dynamics with synchronized reproduction. Ecology 89:280-288.

[11] Perrin, N., and Sibly, R. (1993). Dynamic Models of Energy Allocation and Investment. Annual Review of Ecology and Systematics 24: 379-410.

[12] Ramos-Jiliberto, R. (2005). Resource-consumer models and the biomass conversion principle. Environmental Modelling and Software 20:85-91.

[13] Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. Functional Ecology 3: 259-268.

[14] White, T. C. R. (2008). The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. Biological Reviews 83: 227-248.