

00561

4 2ej



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

UN MODELO CON DENSODEPENDENCIA PARA
POBLACIONES ESTRUCTURADAS

T E S I S

Que para obtener el Grado de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Biología)

p r e s e n t a

ALICE IVONNE ALTESOR HAFLIGER

México, D. F.

1989

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I N D I C E

Introducción	1
Capítulo I Antecedentes históricos de la dinámica de poblaciones en ecología	3
Capítulo II Regulación poblacional: Procesos dependientes de la densidad	16
Acerca de la polemica	33
Algunos comentarios acerca de la revisión bibliográfica	38
Capítulo III Planteamiento del modelo	42
Análisis de los puntos de equilibrio	47
Análisis de la estabilidad del punto de equilibrio de periodo uno	53
Análisis geométrico de la primera bifurcación	61
Puntos de equilibrio de periodos mayores a uno. Bifurcaciones, Caos determinístico	66
Capítulo IV Conclusiones	83
Apéndice	91
Referencias bibliográficas	95

INTRODUCCION

El presente trabajo consta de tres capítulos y un anexo. Los dos primeros capítulos son resultado de la revisión bibliográfica, recopilación y ordenación de temas tales como la historia de la ecología poblacional y la regulación de los tamaños poblacionales. En el tercer capítulo se propone y desarrolla un modelo matemático para representar el crecimiento de una población.

El objetivo fundamental del trabajo es proponer y desarrollar un modelo teórico de crecimiento de una población, cuando ésta es regulada por algún mecanismo dependiente de la densidad. Resaltan dos aspectos en este planteamiento, que en realidad corresponden a dos grandes campos de trabajo en la ecología contemporánea. el primero se refiere al desarrollo de modelos matemáticos en la ecología de poblaciones, el segundo, es el tema de la regulación de las poblaciones.

Dedicamos el primer capítulo a una breve revisión histórica acerca de los estudios demográficos. en particular al surgimiento y desarrollo de los modelos matemáticos aplicados al estudio de la biología de poblaciones.

Se identifican distintas líneas de trabajo en la modelación matemática, dirigidas todas al entendimiento del flujo numérico en las poblaciones, pero enfocando alternativamente distintos aspectos de la biología, como son la limitación de los recursos y del espacio, la presencia de otras poblaciones de diferente especie, las diferencias demográficas dentro de las poblaciones, la heterogeneidad espacial, etc.

Dichas líneas surgen como modelos clásicos de crecimiento poblacional, que comparten un origen común en el modelo de Malthus. (ver cuadro 1). Se exponen sus principales planteamientos y desarrollo, tratando de respetar el orden cronológico.

El segundo capítulo aborda un tema de central importancia en el modelo propuesto, es precisamente una de sus premisas fundamentales: la regulación dependiente de la densidad. Se revisan los principales mecanismos reguladores que presentan las poblaciones tanto animales como vegetales, se intenta exponer los conceptos y argumentos básicos acerca del tema, dándoles un seguimiento histórico, para finalmente abordar someramente la polémica aún vigente entre los ecólogos acerca de la capacidad de las poblaciones para regularse. Por último, a manera de conclusión se discute el tema de la regulación, planteando la validez de buscar la representación de patrones de comportamiento complejos en lenguaje matemático.

En el Capítulo III se expone el planteamiento de un modelo estructurado y con regulación dependiente de la densidad. El desarrollo matemático comprende los siguientes puntos:

- 1) Presentación de la matriz de población con la correspondiente identificación de cada uno de sus parámetros, así como del sistema de ecuaciones resultante de la proyección de la matriz una unidad de tiempo.
- 2) Análisis de los puntos de equilibrio del sistema.
- 3) Estudio analítico de la estabilidad del punto de equilibrio de periodo uno. Análisis geométrico de la primera bifurcación.
- 4) Empleo de métodos numéricos para el estudio de los puntos de equilibrio de periodos mayores a uno. Construcción del espacio de parámetros y el diagrama de bifurcaciones.

Utilización de la función de autocorrelación y del espectro de potencias para demostrar la existencia de caos determinístico.

En el capítulo IV se exponen las conclusiones del trabajo.

En el anexo se desarrollan las definiciones matemáticas de algunos conceptos presentes en el trabajo, así como la demostración de alguno de sus resultados.

CAPITULO I
ANTECEDENTES HISTORICOS DE LA
DINAMICA DE POBLACIONES EN ECOLOGIA

Algunas definiciones:

La palabra ecología deriva de la raíz griega "oikos", que significa "casa", así literalmente la ecología es el estudio de la "casa", o más ampliamente del medio ambiente. Sin embargo el término abarca más aún, se trata del estudio de los patrones o leyes que gobiernan la naturaleza, o sea que nos explican cómo crecen e interactúan con su medio los individuos y las poblaciones. Cómo y qué tipo de interacciones surgen entre las poblaciones, ya sea de la misma o de diferentes especies, a través de cadenas alimenticias, competencia e inclusive cooperación. En todos los casos se trata de descubrir los principios o leyes que regulan estas relaciones.

En este contexto la ecología poblacional y más específicamente la dinámica poblacional, se ocupa de describir y explicar los cambios numéricos de las poblaciones y de los procesos particularmente biológicos que determinan dichos cambios a través del tiempo. Entendemos por población al conjunto de individuos de la misma especie, que interactúan y se reproducen entre sí, compartiendo un espacio determinado y que normalmente no establecen contactos con otros grupos de su especie (Nicholson, 1957).

Antecedentes históricos:

La ecología poblacional tiene un desarrollo muy particular, sus ideas básicas provienen de las ciencias sociales, especialmente de la demografía humana.

Para hablar acerca del nacimiento y desarrollo de la demografía humana debemos considerar que esta se relaciona estrechamente con el periodo de tránsito hacia el capitalismo y con el desarrollo económico y social de las sociedades urbanas más ricas.

A finales del siglo XVI y comienzos del XVII en las naciones del mundo europeo imperaba el mercantilismo como práctica y teoría económica y política. Esta concepción vinculada al fortalecimiento del poder del Estado, consistía esencialmente en hacer mayor la producción de la población y la cantidad de población activa, estableciendo flujos comerciales que posibilitaran el mayor ingreso.

Con esta perspectiva Inglaterra, Francia y Austria comenzaron a calcular la fuerza activa de sus poblaciones, y es así como se establecen las primeras estadísticas de nacimiento y mortalidad. A partir de estos registros surgen los primeros estudios y reflexiones teóricas acerca del crecimiento poblacional.

En 1662 se publica "Natural and Political Observations mentioned in a following index and made upon the Bills of Mortality" (Observaciones naturales y políticas que se mencionan en el índice que sigue y basadas en las declaraciones de mortalidad), de John Graunt quien era un comerciante británico. En este libro se analizan las diferentes causas de muerte y se hace la primera estimación teórica de la tasa de aumento de la ciudad de Londres, a partir de la proporción de personas en edad reproductiva y de su supuesta fertilidad. Una consideración importante acerca de su trabajo es que Graunt especula que si efectivamente la población creciera con dicha tasa, la densidad poblacional sería varias veces superior a la existente, lo cual indica que Graunt estaba familiarizado con la idea del crecimiento geométrico potencial y con una cierta limitación impuesta a tal aumento. (Hutchinson, 1981)

A partir de aquí y fundamentalmente durante el siglo XVIII, son muchos los autores que se interesan y aportan consideraciones importantes sobre el tema, fundamentalmente desde perspectivas económicas y políticas.

A finales del siglo XVIII el problema de la población es enfocado de manera mas precisa por el economista británico Thomas Robert Malthus. La primera versión de su obra es publicada anónimamente en 1798 con el nombre de " Ensayo sobre los principios de la población" y tiene un gran impacto en todo el mundo intelectual. En este trabajo, Malthus expone su idea apocalíptica acerca del crecimiento y futuro de la población humana, cuyo crecimiento tiende a ser geométrico, mientras que los recursos alimentarios crecen aritméticamente.

Las ideas de Malthus tuvieron un gran impacto en el concepto darwiniano de la lucha por la existencia. Fue original en proponer dicho concepto , aunque su uso e interpretación distaba de aquél desarrollado luego por Darwin (1859). Para Malthus la lucha por la existencia ocurría entre una clase social y el medio del cual obtenía sus recursos, no era un fenómeno individual y por lo tanto no lo interpretaba como el medio por el cual se pudiera mejorar las condiciones de vida de la sociedad. (Sarukhán, 1988) Por el contrario, esta concepción conlleva a la inevitable catástrofe demográfica, cuyas expresiones iniciales serán , según Malthus, la miseria, el vicio, las enfermedades, las guerras, etc. Así la doctrina malthusiana consiste esencialmente en descartar la atención de los factores socio-económicos, de la miseria y desocupación, para fijarla en los problemas de crecimiento de la población. (D. Valente, 1978)

Lyell (1830), quien también adoptó el concepto de la lucha por la existencia, tampoco le otorgó un papel generador de cambios que condujesen a la evolución, por el contrario en el contexto de sus ideas esta lucha es una de las causas de extinción de los organismos. Para Darwin la lucha por la existencia se da en el ámbito individual. (Sarukhán, 1988) Por lo tanto tiene como resultado la adaptación diferencial, que da pie a la teoría de la

selección natural, que conducirá a la transformación y evolución de las especies.

Los supuestos biológicos fundamentales para concebir un crecimiento poblacional ilimitado como el propuesto en el modelo de Malthus son:

- Medio y alimento ilimitado, no hay limitaciones de espacio ni de recursos.
- Población aislada, o sea no hay inmigración ni emigración.
- Población homogénea, desde el punto de vista demográfico la población se comporta como una unidad.
- Medio homogéneo, o sea que el medio ambiente no presenta discontinuidades, parches, refugios, etc., por lo tanto la distribución de la población es homogénea.

Tomando como ciertas todas estas premisas, la hipótesis aritmética más importante que plantea el modelo malthusiano, es el crecimiento poblacional a tasa constante.

Durante el siglo XIX continuaron los avances en explorar posibilidades de una representación matemática para el crecimiento poblacional, siempre con ideas provenientes de las ciencias sociales y físicas.

Así podemos mencionar como los exponentes más importantes de este período a Michel Sadler, Adolph Quetelet, Fourier y particularmente Verhulst, quien propuso la famosa ecuación logística de la que hablaremos más adelante.

A comienzos del siglo XX los responsables del establecimiento y difusión de la ecología poblacional fueron los ecólogos de campo y de laboratorio, mientras que su contenido teórico continuó postergado por algún tiempo.

En esta primera etapa es importante destacar los trabajos de Braislford Robertson, fisiólogo que en 1908 publicó dos artículos en los cuales aplicaba la curva sigmoidal de crecimiento logístico a varios casos de crecimiento individual en animales. Así como a Mc'Kendrick y Kesava Pai quienes en 1911 trabajaron con

poblaciones de bacterias en un medio limitado, constituyen los antecedentes inmediatos al redescubrimiento de la logística realizado por Pearl y Reed en 1920. (Hutchinson, 1981)

La Primera Guerra Mundial intensificó el trabajo de los entomólogos, especialmente en las áreas relacionadas con el control de plagas, almacenamiento de granos y producción de cosechas. Se desarrolla la entomología económica a través de la creciente aceptación del control biológico y se estimula el estudio de las poblaciones animales en el laboratorio. Otro importante efecto de la guerra sobre muchos de los que estaban atentos a los problemas del crecimiento poblacional fue por un lado, reforzar la idea de que las guerras son el resultado directo o indirecto de las presiones de la población sobre los medios de subsistencia. Por otra parte, también se afirma la necesidad de contar con información estadística de las poblaciones, como condición para dar respuesta efectiva a la situación creada después de la guerra. (Kingland, 1984)

EL MODELO LOGISTICO

Raymond Pearl, quien desde 1917 trabajaba como jefe de la División de Estadística del Programa de Administración de Alimentos Herbert Hoover, salió de la guerra con estas dos ideas muy afirmadas y comenzó a estudiar su impacto sobre las tasas de nacimiento y mortalidad en los países europeos. Fue en 1920, cuando junto a su colega Lowell J. Reed, publicaron una serie de artículos acerca de la tasa de crecimiento poblacional. Más tarde descubrieron que ochenta años antes se había llegado a la misma ecuación y adoptaron el término utilizado por Verhulst en 1830, llamándole curva logística de crecimiento poblacional. Renace de esta forma una de las líneas más importantes en el desarrollo de los modelos matemáticos en la ecología de poblaciones: la logística.

La forma diferencial de la ecuación logística es:

$$N = K N (N_0 - N)$$

donde $K N_0$ es la tasa de crecimiento ilimitado del modelo de Malthus, llamado parámetro malthusiano. N es el tamaño de la población y N_0 es la capacidad de carga del medio, definida como el número máximo de individuos que puede soportar cierto ambiente y establecida por la disponibilidad de nutrientes, el espacio, la acumulación de productos de excreción u otros factores dependientes de la densidad. El modelo conserva los supuestos malthusianos, excepto aquél que plantea el medio y alimento ilimitados.

El término $(N_0 - N)$ expresa la limitación al crecimiento poblacional dependiente de la densidad. Si N es mayor que N_0 , el término retroactivo se hace negativo y la población cae asintóticamente hasta N_0 . Cuando N es menor que N_0 la población crece, la curva integral de la población en crecimiento es sigmoide, aumenta primero lentamente, pero cada vez con mayor rapidez, haciendo una inflexión cuando $N = N_0 / 2$ y luego acercándose más lentamente a la asíntota N_0 .

Lotka, en esa misma época, correspondiente a los años veintes, trabajaba una gran cantidad de temas, que abarcaban desde estudios demográficos de distribución de edades, tasas de nacimiento y mortalidad, estudios cuantitativos en epidemiología, hasta trabajos de carácter evolutivo. Ya en 1907, estudiando el crecimiento poblacional, Lotka separaba ejemplos en los cuales el crecimiento era exponencial y ejemplos en los cuales la población se encontraba en estado estacionario, sin combinar ambos comportamientos en una sola ecuación. Fue recién en 1923, cuando Lotka se convence del carácter general de la ecuación logística. En su libro, "Elementos de la Biología Física" (1924), Lotka expone su concepción acerca de la evolución desde un enfoque sistémico, constituyéndose en el primer antecedente de la teoría de sistemas

desarrollada en los años cincuentas por Ludwin von Bertalanffy. (Kingland, 1964)

MODELOS CON RELACIONES INTERESPECIFICAS

Otro aspecto importante y que marcó el comienzo y desarrollo de otra línea de modelación matemático en la ecología de poblaciones, fue la descripción de las interacciones entre las especies como un sistema de ecuaciones diferenciales simultáneas. Lotka propuso las ecuaciones correspondientes al tipo de interacción parásito-hospedero, depredador-presa y competencia, demostrando que condiciones iniciales diferentes daban lugar a modelos distintos. Encontró ejemplos para sus modelos en los análisis sobre la malaria de Ross (1911). También recogió y desarrolló los trabajos del entomólogo William Robin Thompson, quien trabajó modelos de interacción parásito-hospedero con generaciones discretas. (Lotka, 1956)

Contemporáneamente a la publicación del libro de Lotka, Vito Volterra publica un artículo acerca de las interacciones entre especies que viven en asociación biológica. Volterra estaba interesado en la aplicación de las matemáticas a las ciencias biológicas y sociales. Fue a través de su yerno, un biólogo marino llamado Umberto D'Ancona, que se plantea el problema de las interacciones entre poblaciones. D'Ancona estudiaba las pesquerías del mar Adriático y encontró que durante los años de guerra, época en que la pesca había disminuido notablemente, se dió un incremento inusual de ciertas especies depredadoras. Analizando el problema de las pesquerías, Volterra llega a las mismas ecuaciones y resultado de oscilaciones periódicas en ambas poblaciones, a las que había llegado Lotka unos años antes.

Identificamos en los trabajos de estos autores el nacimiento de otra línea de desarrollo en los modelos de ecología de poblaciones. En estos modelos ya no se trata del estudio de una

población aislada, sino de la interacción entre dos poblaciones que compiten por algún recurso, o en la cual una de ellas es parasitada o depredada; por lo demás se mantienen los supuestos del modelo malthusiano.

Uno de los primeros modelos que describen la interacción entre un insecto parasitoide y su hospedero, expresado en generaciones discretas, fue planteado por Nicholson y Bailey en 1935. Contribuciones muy importantes al desarrollo de este tipo de modelos fueron hechas por Kostitzin (1936), quien trabajó el tema de las interacciones poblacionales, específicamente la simbiosis. Fue el primero en plantear un modelo análogo al de Volterra para describir la selección natural debida a la competencia y depredación en poblaciones interactuantes. (Scudo y Ziegler, 1978)

Otro tipo de interacción, que ha sido ignorado por mucho tiempo es el mutualismo, en este caso las dos especies se ven beneficiadas. Aparentemente el primero que utiliza el término mutualismo fue Pierre Van Beneden en su libro "Les commensaux et les parasites", publicado simultáneamente en Alemania e Inglaterra en 1875. En 1902, con la publicación del libro "Mutual aid: A factor in evolution", de Peter Kropotkin, la analogía del mutualismo con la cooperación en las sociedades humanas adquiere importancia política y provoca la respuesta de los darwinistas sociales. Sin embargo el gran desarrollo de los años veinte y treinta para la ecología que se mantiene en el olvido hasta los años setentas en los que el mutualismo vuelve a ser objeto de interés para los ecólogos. (Boucher D., 1982)

Los pocos centros de investigación que tenían una precaria existencia durante los años treinta, encontraron una posición segura después de la segunda guerra mundial. La ecología teórica comienza a ganarse un lugar en la literatura ecológica, aunque su integración con las observaciones de campo y de laboratorio recién empieza a cobrar fuerza en los años cincuenta.

MODELOS CON ESTRUCTURA

Es en 1945 cuando Patrick Leslie plantea un modelo en el cual se resaltan las diferencias demográficas entre las distintas clases de edad de una población. Lotka aportó el punto de partida para este tipo de modelos a través de sus análisis de poblaciones estables, de la tasa intrínseca de crecimiento y de la estructuración de la población en base a clases de edad. De manera inversa a la ecuación logística que asume que tanto la tasa de mortalidad como la de natalidad son independientes de la distribución de edades de la población, aunque sí están en función de su tamaño, en el caso del modelo de Leslie la distribución de edades es lo determinante en el crecimiento poblacional. Haciendo referencia nuevamente a los supuestos biológicos de Malthus, en el caso de los modelos con estructura se elimina el supuesto de homogeneidad en la población. En el caso particular del modelo de Leslie, la estructuración es en función de las clases de edad que componen una población, sin embargo en términos generales la división puede darse en función de cualquier otra característica de los individuos. Los demás supuestos malthusianos como medio y alimento ilimitado, población aislada y cerrada, se mantienen como premisas de los modelos con estructura. Más adelante trataremos con mayor detalle este tipo de modelos poblacionales, ya que es precisamente en esta línea que se enmarca el presente trabajo.

MODELOS CON DIFUSION

Los trabajos de dispersión aleatoria en ecología tienen sus bases en las líneas que establecieron Lotka (1924) y Volterra (1926) en sus trabajos originales sobre las relaciones de competencia y depredador-presa, expresados en términos de ecuaciones diferenciales no lineales y simultáneas. La teoría de la caminata aleatoria en los organismos es iniciada por Pearson y Blakeman en 1906 y Brownlee en 1911. (Okubo, 1981)

Fisher, Haldane (1937), Kolmogorov y Petrovsky (1937) y Kendall (1948), desarrollaron modelos de dispersión de genes y de epidemias. Con el trabajo de Skellam (1951), se sientan las bases de la teoría de la dispersión aleatoria en las poblaciones biológicas. En cuanto a la investigación experimental, se desarrolló primero en insectos, con los trabajos de los entomólogos japoneses como Watanabe (1952), Kono (1952), Ito y Morisita (1952). (Okubo, 1981) Este tipo de modelos se utilizan cuando se elimina de las premisas malthusianas aquella que plantea la homogeneidad del medio. Se han desarrollado dos formas de modelar el fenómeno de difusión, los modelos que introducen la variación continua en tiempo y espacio (ecuaciones de reacción-difusión), y aquellos que introducen la heterogeneidad ambiental en términos discretos, o distribución por parches, de esta manera hay una variación continua en el tiempo y discreta en el espacio.

En los años setentas han destacado en este campo los trabajos de Levin, en relación a la dispersión e interacción poblacional (1974); así como de Okubo (1981) en sistemas de reacción-difusión. Ya en la década de los sesentas la ecología de poblaciones entra en una nueva etapa, en la cual su desarrollo es más acelerado, se registran en la literatura nuevas aportaciones en cada una de las líneas de desarrollo que hemos mencionado.

Así por ejemplo en el campo de la logística, surgen aportaciones importantes, así como una serie de aplicaciones a casos particulares. En 1963, Smith plantea una nueva ecuación que describe el aumento en la tasa de alimentación (F), hasta un máximo (K), en lugar del aumento en número de individuos o en biomasa. El resultado es una curva asimétrica, cuyo tratamiento matemático se complica considerablemente. (Hutchinson, 1981)

Otra variante importante es la logística con retardo, en este tipo de modelos se toma en consideración que el proceso de reproducción no es instantáneo, sino que hay un lapso de tiempo entre la fecundación y la eclosión, en el cual las condiciones ambientales pueden cambiar. Este tipo de modelos aparecen por

primera vez en la economía, y posteriormente en la ecología de poblaciones a través de los trabajos de Hutchinson (1948), de Wangersky y W.J.Cunningham (1957).

La introducción de variaciones aleatorias en el medio ambiente conduce a la logística estocástica, desarrollada fundamentalmente por Feller (1938), Pielou (1969), Roughgarden (1975) y Leigh (1975).

Otra variante de la logística surge a partir del problema de la simetría perfecta de la curva clásica alrededor de $N = N_0 / 2$. la cual implica que las fuerzas que producen el aumento de la tasa hasta el máximo son iguales y opuestas a las que causan el retardo subsiguiente de la tasa de crecimiento. Gilpin y Ayala (1973) incorporan una constante en la ecuación que varía de un grupo de organismos a otro y modifica el punto de inflexión de la curva.

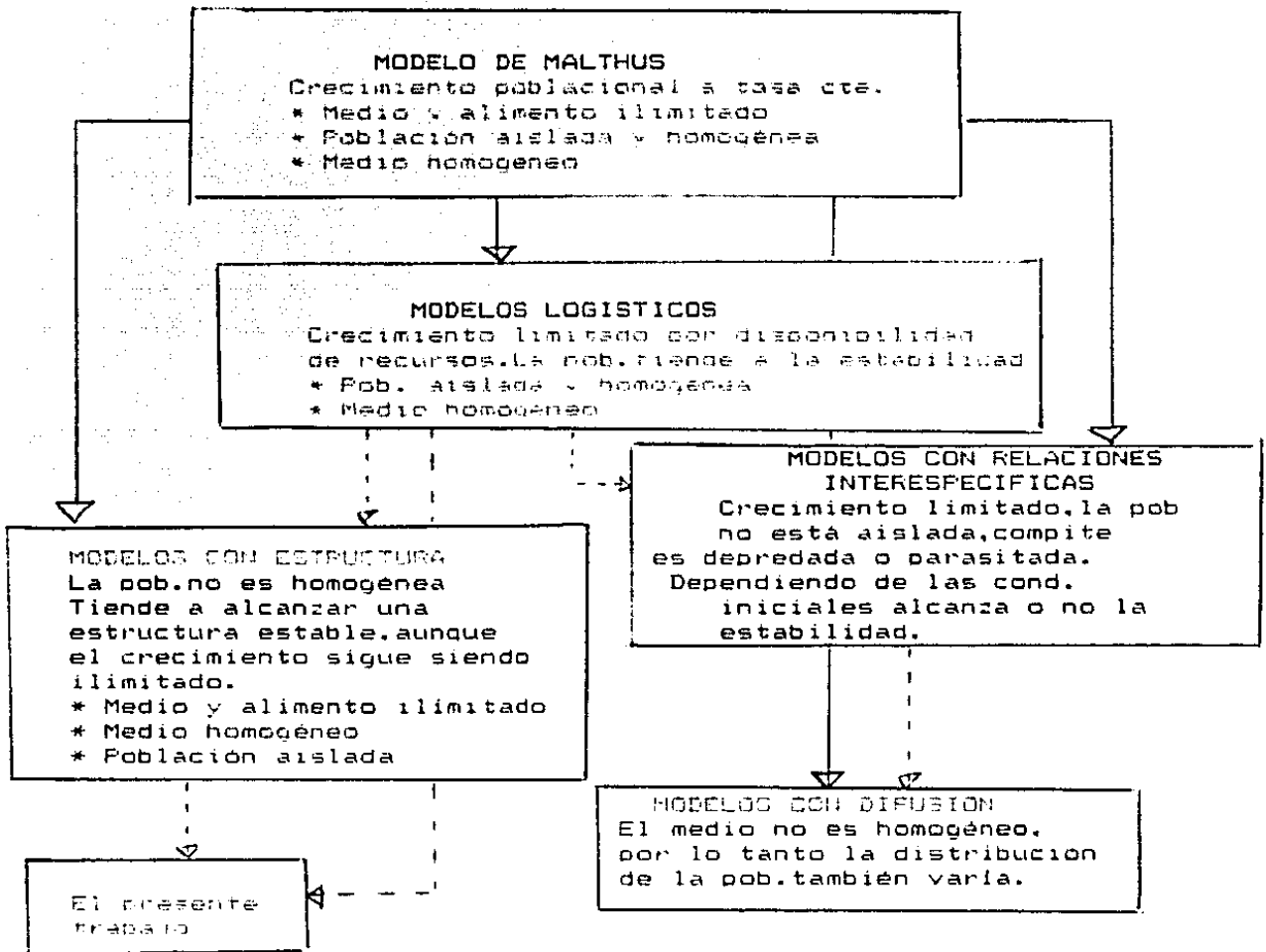
Por último la logística que utiliza ecuaciones en diferencias, en lugar de funciones continuas, constituye un aporte importante pues da como resultado comportamientos dinámicos muy complicados como oscilaciones con ciclos de periodo 1, 2, 4, 8, 16, e inclusive regímenes caóticos e irregulares.

Los principales trabajos en este campo han sido publicados por Maynard Smith y Slatkin (1973), May (1974), Li y Yorke (1975), May y Oster (1976). Bellows (1981) hace una revisión de los trabajos de varios autores y estudia comparativamente una serie de modelos que describen la regulación dependiente de la densidad.

También los modelos con relaciones interespecificas se han desarrollado en los últimos años. Se introducen nuevas variantes al clásico modelo de competencia de Lotka y Volterra, por ejemplo tasas de crecimiento per cápita que son funciones no lineales de la disponibilidad de recursos, planteadas por Armstrong y Mc Gehee (1980).

La introducción de la heterogeneidad espacial, estudiada por varios autores, entre ellos Levin (1975) y Hansky (1981), constituye otra importante variante cuya consecuencia es

que especies similares pueden coexistir regionalmente. Hassell y Comins (1974) plantean un modelo de competencia expresado en ecuaciones en diferencias y estructuran las poblaciones en dos clases de edad. Otro aporte importante ha sido el trabajo de Resigno y Richardson, publicado en 1967, que analiza en detalle las premisas del modelo depredador-presa, de competencia y de simbiosis; introduce modificaciones sencillas cuyo resultado es la posibilidad de coexistencia de ambas especies bajo ciertas condiciones. Modelos que introducen el tiempo de retardo también han sido estudiados, un ejemplo es el trabajo de Caswell (1972). En cuanto a los modelos con estructura, han sido planteadas las versiones estocásticas por Sykes (1969) y Pollard (1966, 1973). En 1965 Lefcovitch plantea un modelo estructurado no por edades, sino por estadios de desarrollo, particularmente adecuado para poblaciones de insectos, plantas, corales, etc. El presente trabajo está enmarcado en ésta línea de desarrollo, e introduce el problema de la densodependencia a un modelo con estructura.



CUADRO 1

En este cuadro se resumen las principales características de los modelos de crecimiento poblacional, esquematisando cuatro líneas de desarrollo y esbozando las relaciones entre las mismas, así como su origen común en el modelo malthusiano.

(Comunicación verbal Miramontes, F: Sánchez F. 1987).

CAPITULO II

REGULACION POBLACIONAL : PROCESOS DEPENDIENTES DE LA DENSIDAD

La densidad poblacional, entendida como el número promedio de organismos por unidad de área, ha sido estudiada por muchos autores en poblaciones naturales y en el laboratorio, explorando diferentes comportamientos dinámicos, sus causas y consecuencias.

Definiciones y antecedentes históricos.

Los mecanismos que presentan las poblaciones para regular su tamaño cuando alcanzan densidades críticas, son muy variados y tienen lugar ya sea a través de tasas de mortalidad o natalidad dependientes de la densidad, emigración e inmigración, así como también a través de mecanismos extrínsecos como interacciones del tipo depredador-presa y parásito-hospedero.

Los primeros antecedentes datan de 1830 ,cuando Michel Thomas,propuso la llamada "ley de poblacion", que postulaba que la proliferación de los seres humanos varia inversamente a su número. Su aporte es importante por ser el primer planteo formal de densodependencia.

En 1833, un matemático de origen belga llamado Pierre Francois Verhulst, construye el modelo más simple de una población que crece continuamente con un limite superior. El modelo plantea una tasa de aumento máxima (K/N) y una función de N (tamaño poblacional), que reduce esta tasa. Verhulst le llamó "curva logística", palabra usada en Francia del siglo XIX para referirse al arte del cálculo, en oposición a la aritmética teórica, y aplicada a los logaritmos utilizados en los cálculos astronómicos. El fundador de la teoría logística muere en 1849 y sus trabajos se mantienen ignorados por más de setenta años.

Dependencia e independencia de la densidad

En 1911 L.D.Howard y W.F.Fiske fueron los primeros en plantear el punto de vista de que la natalidad o mortalidad densodependientes deberian contribuir a la estabilidad de las poblaciones.

En su clásico estudio con la polilla ("gipsy moth") y la polilla cola de café("brown tailed moth"), ellos distinguieron tres factores de mortalidad:

En primer término los llamados "factores facultativos", responsables del balance en la naturaleza y cuya acción aumenta en proporción al número de organismos. En segundo lugar, los "factores catastróficos", que representan la destrucción ejercida por las tormentas, bajas o altas temperaturas u otras condiciones climáticas.

Por último se refieren a la destrucción causada por otros agentes, como depredadores generalistas, que no son afectados directamente por la escasez o abundancia de la presa y provocan una mengua más o menos constante en la población.

En el año 1928 Thompson utilizó los términos "individuales" y "generales" para referirse a "facultativos" y "catastróficos". Chapman (1931), planteó el concepto de "la resistencia ambiental", haciendo una analogía entre el flujo de corriente eléctrica y la tasa de crecimiento de la población. Dicho concepto fue retomado por Gause (1934), restringiéndolo al caso particular de la influencia del tamaño de la población sobre la tasa de crecimiento, en concordancia con la teoría logística. Smith (1935), tomó el término "resistencia ambiental", sugiriendo que podría ser analizada y clasificada en dos componentes: factores de mortalidad densodependientes y densoindependientes. Planteó un modelo aritmético: $m = aD + b$, donde m es la tasa de mortalidad, D es la densidad, b es el componente densoindependiente y a es el componente densodependiente.

Regulación y capacidad de carga

Howard y Fiske(1911), Nicholson(1933), Smith(1935) y muchos autores posteriores coincidieron en plantear que las poblaciones se "regulan" a través de mecanismos o de factores dependientes de la densidad de individuos.

Eisenbergh(1966), define el término "regulación", como la permanencia del número de animales de una población natural dentro de cierto rango, dicho rango es determinado por el medio en su conjunto y es alcanzado a través de mecanismos densodependientes. Begon y Mortimer(1981), entienden por "regulación" la habilidad de una población para disminuir su tamaño cuando se encuentra por encima de cierto umbral, así como también la capacidad de incrementarse cuando la población está por debajo de dicho nivel. A este nivel se le conoce como "capacidad de carga": K

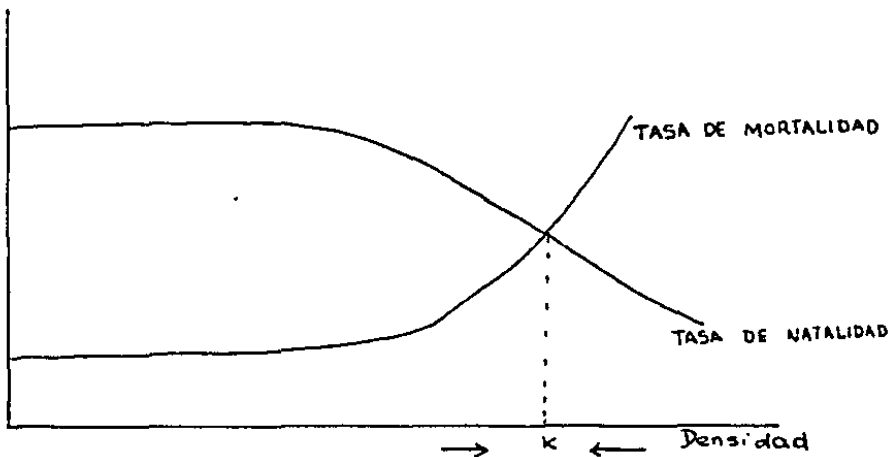


Fig. 1 Tasa de natalidad y mortalidad vs. densidad.

Varley, Gradwell y Hassell (1984) también se refieren a las

poblaciones reguladas, como aquellas que tienden a regresar a la densidad de equilibrio (K) siempre que se hayan alejado de éste. Nicholson(1957) prefiere sustituir los términos densodependientes y densoindependientes por "factores denso-gobernantes" y "factores no reactivos".

Nicholson distingue entre los factores que "gobiernan la densidad poblacional" y aquellos que determinan la distribución de la población. Por ejemplo los factores climáticos, ó la intensidad de ataque de los depredadores pueden determinar la distribución, sin embargo dentro del área favorable la densidad poblacional puede ser gobernada por otros factores tales como la cantidad de alimento o de refugios.

El papel de la competencia intraespecífica

La teoría básica de Nicholson se resumió en dos artículos publicados en 1933 y 1935. Nicholson sostuvo siempre la idea de que las densidades poblacionales tendían hacia un nivel estable en relación con las fluctuantes condiciones ambientales, y que el único factor que puede ejercer ese control es la competencia intraespecífica.

Sus observaciones lo llevaron a pensar que el éxito de las especies era de algún modo independiente de la presencia de alguna característica adaptativa. Que la competencia actuaba como una contrafuerza a la selección natural en la fijación de rasgos genéticos en el curso de la evolución. El planteaba los siguientes argumentos:

Cuando aparecen individuos con características adaptativas tienden a ser preservados por la selección natural, sin embargo esto causa

un incremento poblacional hasta llegar al punto en que la competencia es tan intensa que regule a la población. De esta manera la selección natural favorece nuevos tipos que desequilibran el balance de la naturaleza, y la competencia mantiene y restablece este balance durante y después de la selección.

Para Nicholson la competencia depende de dos propiedades básicas: la capacidad de crecimiento de la población y la capacidad de los organismos para explotar el medio. La densidad a la cual actúa la competencia estará en función de estas características.

Begon, Harper y Townsend definen a la competencia como el tipo de interacción que se da entre individuos llevados a un límite en el requerimiento de recursos cuya disponibilidad es limitada. El resultado es una reducción en la sobrevivencia, en el crecimiento y/o en la reproducción.

Bakker (1961, 1969) se refiere a la competencia como una "...manifestación de la lucha por la existencia en la cual dos o más organismos influencia negativa o desventaja sobre el otro, debido a que sus demandas exceden la disponibilidad de sus recursos comunes"

Definiciones similares fueron dadas por Solomon (1949), Andrewartha y Birch (1954), Milne (1957), todos se refieren al daño que se ocasionan los organismos que se disputan un recurso limitado.

Características de la competencia intraespecífica

Begon, Harper y Townsend señalan cuatro características de la competencia intraespecífica:

a) El efecto último de la competencia es una disminución de la adecuación, o sea una disminución de la contribución de los organismos a la siguiente generación.

b) La competencia se establece por un recurso limitado. (luz, alimento, espacio, parejas, etc.).

c) Los efectos de la competencia sobre los individuos no siempre son recíprocos, debido en gran medida a que si bien se trata de individuos de la misma especie, éstos no son completamente equivalentes.

d) La competencia puede incrementar la adecuación de ciertos individuos. Esta característica surge precisamente de la no equivalencia entre los individuos. Así un competidor "fuerte" tiene la posibilidad, en condiciones de competencia, de que su contribución a la siguiente generación sea proporcionalmente mayor.

La competencia puede dar lugar a distribuciones sesgadas dentro de una población, exagerando las diferencias individuales. Esta asimetría tiende a reforzar la capacidad regulatoria de la competencia intraespecífica.

Los efectos densodependientes de la competencia intraespecífica son de central importancia en la dinámica de las poblaciones naturales.

Competencia "scramble" y "contest"

Existe un gran espectro de interacciones y de efectos, pero Nicholson (1954) plantea ciertos estándares de formas extremas de competencia, a las cuales denomina competencia "scramble" y "contest". A bajas densidades no hay competencia, o sea todos los organismos obtienen ya sea el alimento necesario, la pareja, el espacio adecuado, etc. A partir de cierto umbral de densidad, la

situación cambia y comienzan a observarse los efectos de la competencia. En la llamada competencia "scramble" todos los individuos continúan obteniendo una cantidad de alimento equivalente, aunque no satisface el mínimo necesario para sobrevivir y en consecuencia todos mueren. En términos de fecundidad, por encima del umbral se deja de producir crías. En la competencia de tipo "contest", una vez que la densidad poblacional excede el umbral, cierto número de individuos continúa obteniendo la cantidad requerida del recurso para satisfacer las necesidades mínimas y logran sobrevivir, mientras que el número excedente muere.

Para visualizar estos dos extremos de competencia, graficaremos la mortalidad en términos de valores k versus el logaritmo del tamaño poblacional. Se define el valor k como el logaritmo del cociente entre el número de organismos en la clase x y el número de organismos en la clase $x+1$. ($k = \log(n_x/n_{x+1})$, Haldane, 1949; Varley y Gradwell, 1970)

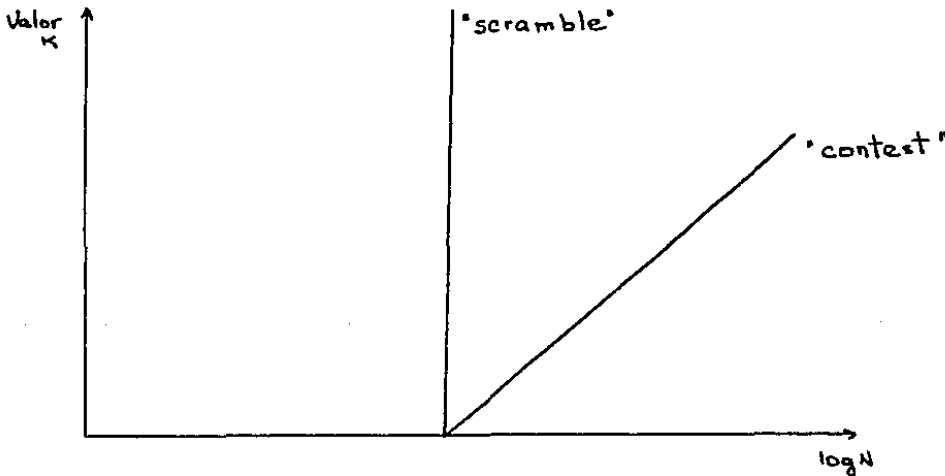


Fig. 2 Mortalidad vs. tamaño poblacional.

En el caso de la competencia tipo "scramble" la pendiente de la recta tiende a ∞ y en la competencia tipo "contest" la pendiente

se aproxima a la unidad.

Un ejemplo de estos tipos de competencia corresponde al experimento de Bakker (1961), con larvas de *Drosophila melanogaster*, citado por Varley, Gradwell y Hassell (1973).

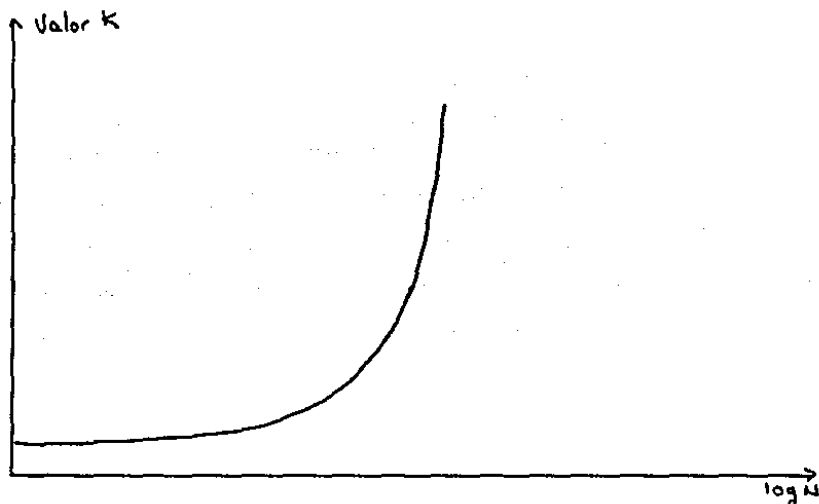


Fig. 3 Mortalidad de larvas. Valores k vs. tamaño poblacional.

El experimento consiste en variar el número de larvas dejando fija la cantidad de alimento o viceversa. Los autores reexpresan los datos de Bakker en términos de valores k, versus el logaritmo de la densidad de larvas por mg. de alimento. Cuando se alcanza 0.3 mg o menos de alimento por larva, no hay suficiente comida para que sobreviva ninguna larva y la curva resultante es de tipo scramble o de "sobrecompensación".

Es usual graficar la densidad poblacional y la mortalidad en coordenadas logarítmicas e interpretar la pendiente de la curva resultante, como un indicador de la "fuerza" o "debilidad" del factor de mortalidad dependiente de la densidad.

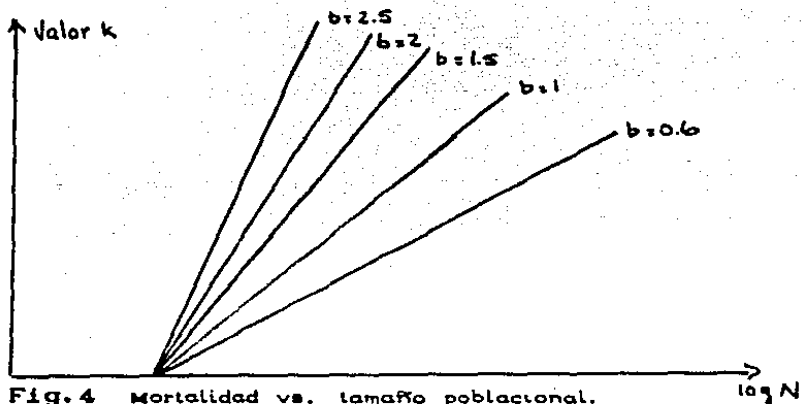


Fig. 4 Mortalidad vs. tamaño poblacional.

Cuando la pendiente tiene valores entre 0 y 1, se da una subcompensación de la mortalidad sobre el incremento poblacional. Cuando la pendiente es la unidad, se da una compensación exacta y la población recupera su nivel de equilibrio luego de sufrir cualquier disturbio, en una sólo generación. Es equivalente a la competencia del tipo contest. Si la pendiente toma valores mayores que uno, el concepto de una densidad estable ajustada a una "capacidad de carga", pierde sentido ya que pueden aparecer dinámicas poblacionales más complejas, con patrones de oscilaciones cíclicos estables e inclusive fluctuaciones irregulares y aparentemente caóticas.

Esto sucede cuando el efecto densodependiente es muy fuerte, o sea cuando se da un fenómeno de sobrecompensación.

Un ejemplo clásico de comportamiento oscilatorio es el estudio de Nicholson con una población de *Lucilia cuprina*.

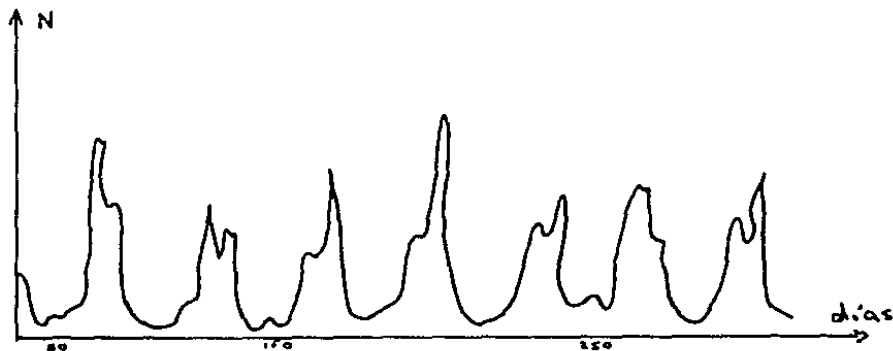


Fig. 5 Tamaño poblacional vs. tiempo. Tomado de May (1976).

Los diferentes grados de incidencia del fenómeno densodependiente sobre el tamaño poblacional se ejemplifican en el experimento con *Tribolium confusum* (Bellows, 1981), citado por Begon, Harper y Townsend.

El experimento consistió en hacer crecer cohortes del escarabajo a diferentes rangos de densidad, registrándose el número de individuos que sobrevivían y llegaban al estado adulto. Los resultados se expresaron en términos de los efectos de la densidad sobre la tasa de mortalidad per cápita, número de muertes, y número de sobrevivientes.

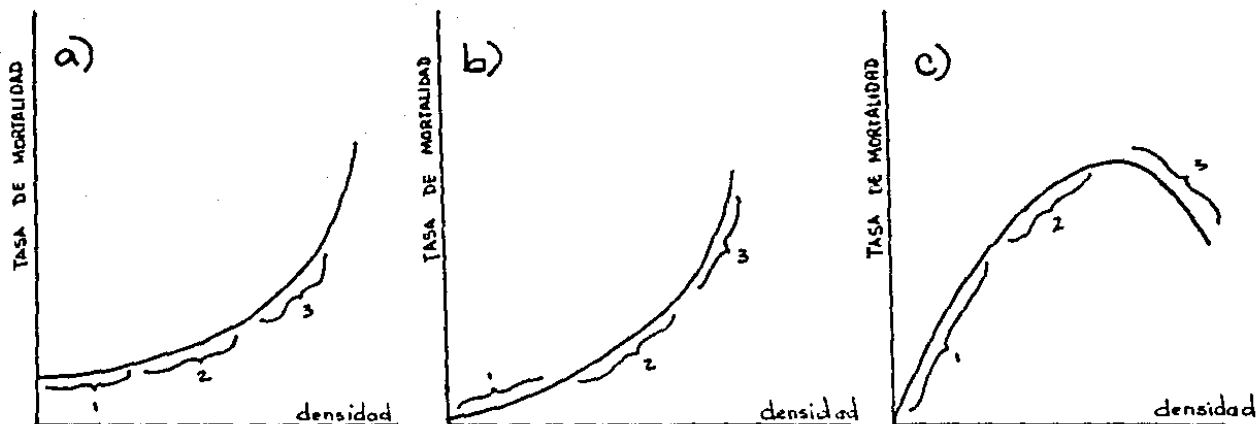


Fig. 6 a) Tasa de mortalidad vs. densidad poblacional.

b) Número de muertes vs. densidad poblacional.

c) Número de sobrevivientes vs. densidad.

En las tres gráficas se distinguen 3 regiones:

En la región 1, la mortalidad es independiente de la densidad. Hay individuos que mueren, pero la probabilidad individual de sobrevivir y llegar a adulto se mantiene constante.

En la región 2, se hacen evidentes los efectos dependientes de la densidad. La tasa de mortalidad se incrementa pero aún "subcompensa" los incrementos en el tamaño poblacional.

En la región 3 la competencia se hace más intensa y el incremento en la tasa de mortalidad "sobrecompensa" cualquier incremento en la densidad.

El ejemplo correspondiente a la "compensación exacta", es citado por Hassell, 1976 y corresponde al experimento de Le Cren, 1973 con truchas. Aquí el efecto de la mortalidad dependiente de la densidad compensa exactamente el incremento en el tamaño poblacional.

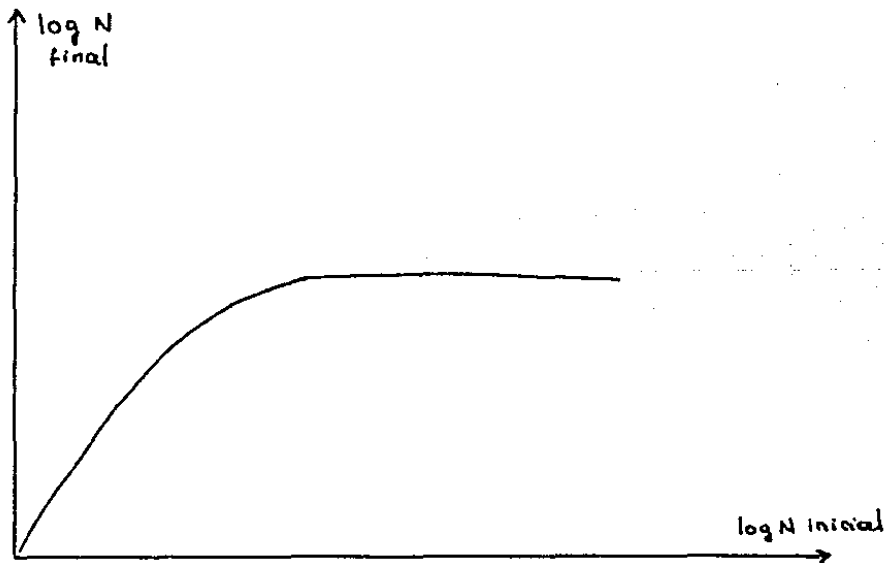


Fig. 7 tamaño poblacional al tiempo $t+t$ vs. tamaño poblacional al tiempo t .

Mc.Cauley y Murdoch (1987), analizando poblaciones de campo y experimentales de *Daphnia* y de fitoplancton, observaron varias clases de dinámica resultado de la competencia intraespecífica. Lo interesante fue que observaron que los ciclos eran generados internamente y las distintas dinámicas obedecían a diferencias entre las tasas biológicas o tiempos de retardo y no a condicionantes externas como temperatura, lluvias, etc. Las distintas clases de dinámica ocurrieron en la misma especie, en el mismo medio y en diferentes años, así como en habitats adyacentes o similares en el mismo tiempo. Los ciclos o fluctuaciones de la población, no fueron el resultado de factores externos, sino que estuvieron determinados por los parámetros biológicos intrínsecos. En suma la competencia intraespecífica puede tener un efecto muy marcado sobre el número de individuos de una población, es en este sentido que se habla de su capacidad reguladora. A continuación se exponen una serie de casos que ejemplifican distintos mecanismos que regulan los tamaños de las poblaciones.

Mortalidad dependiente de la densidad: algunas evidencias de campo y de laboratorio

Podemos citar algunos ejemplos en los cuales los efectos de la competencia se manifiestan a través de la mortalidad. Bauer (1985), ejemplifica la regulación a través de la mortalidad dependiente de la densidad en insectos, estudiando dos especies: *Pardis tripunctata* y *Notocella roborana*, encontró que la mortalidad de pupas es el mecanismo regulador que mantiene la densidad de los adultos aproximadamente constante. Se ha demostrado que para un conjunto de especies de insectos, la mortalidad de las pupas en el estiércol es densodependiente, tal es el caso de la polilla (*Operophtera brumata* (1)), estudiada por Varley y Gradwell (1968) y de otras muchas poblaciones entre las que cuentan las estudiadas por Hughes y Mitchell (1960), Mukerji

(1971), Benson (1973), Varley et al. 1975.

En poblaciones de aves se ha encontrado este tipo de mortalidad, un ejemplo es la población de perdices estudiada por Blank et al. (1967) en Hampshire, donde la mortalidad de polluelos durante las primeras cinco semanas de vida, está correlacionada con el tamaño poblacional.

También se han detectado mortalidades dependientes de la densidad en poblaciones de mamíferos, tal es el caso del toro salvaje *Connochaetes taurinus albojubatus*, estudiado por un periodo de cinco a seis generaciones en Serengeti, Tanzania y reportado por Sinclair (1970). En este caso es la mortalidad de adultos por falta de alimento y de recién nacidos causada por desnutrición en las madres las que dependen de la densidad.

Un caso similar, también reportado por Sinclair (1970) es la mortalidad de adultos causada por desnutrición en una población de búfalos (*Synerus caffer Sparrman*) nativa de Serengeti.

En el estudio de Chitty (1952) citado por Andrewartha y Birch (1954), acerca de una población de *Microtus agrestis*, se registraron fuertes fluctuaciones en el tamaño poblacional durante varios años. Dado que las diferencias climáticas entre los años no fueron demasiado significativas, Chitty concluyó que las disminuciones en el tamaño se debían a mortalidad en los jóvenes durante la estación reproductiva.

También se han detectado mecanismos de regulación en poblaciones naturales vegetales, tal es el caso de tres especies del género *Ranunculus*. (Sarukhán, 1971; Sarukhán y Harper, 1973; Sarukhán y Odgill, 1974) En estas poblaciones se encontró que la mortalidad de las plantas maduras estaba relacionada con los ciclos de crecimiento de los individuos en las poblaciones, ocurriendo los máximos riesgos de mortalidad simultáneamente a los periodos de crecimiento más acelerado.

Natalidad dependiente de la densidad

Los efectos sobre la fecundidad y maduración, también están documentados a través de una serie de estudios de campo y de laboratorio.

El efecto más simple de la densidad sobre la natalidad es que las hembras al tener menor cantidad de recursos para alimentarse, producirán un número menor de huevos ó de hijos.

Ohgushi y Sawada (1985), reportaron un trabajo con el escarabajo *Henosepilachna niponica* L., que se alimenta de cardos silvestres. El objeto del estudio fue conocer cómo se regula la población de huevos con respecto a la abundancia de recursos.

Observaron que las hembras reabsorben los ovocitos en desarrollo dentro del ovario, aumentan su dispersión y disminuye su sobrevivencia.

Este mecanismo fisiológico controla la tasa de ovoposición, en respuesta al número de huevos y al grado de deterioro de las hojas.

Un ejemplo similar es el de una población de moscas *Erioschiabrassicae*, se encontró que el factor clave era densodependiente y correspondía a la reducción en la producción de huevos por hembra .(Benson, 1973)

La identificación del factor clave (Podoler, H. y Rogers, D.) consiste en visualizar ya sea de manera gráfica o a través de una prueba de regresión y correlación, cuál es la mortalidad correspondiente a cierto estadio o clase, que contribuye de manera más importante a la mortalidad total y por lo tanto a las variaciones del tamaño poblacional.

En otra población de insectos, la polilla mediterránea (*Anagasta kuhniella* (Z)), estudios de laboratorio, realizados por Hassell y Huffaker (1969) dieron por resultado la identificación de dos factores claves, uno de ellos dependiente de la densidad y que actuaba sobre la fecundidad y mortalidad de huevos.

En otro estudio, realizado por Stenning, Harvey y Campbell (1988),

sobre una población de urracas (*Ficedula hypoleuca palias*) del bosque de Dean, Gloucestershire, también se aislaron como posibles reguladores de la población la reducción del tamaño de la puesta, y la disminución de la tasa de retorno de las aves maduras al lugar de anidación.

Eisenberg (1966) encontró regulación en una población de caracoles (*Lymnaea elodes*), bajo condiciones naturales, alcanzada a través del ajuste de la fecundidad de los adultos.

La competencia por espacio para desovar también repercute en una reducción de la fecundidad.

Begon y Mortimer (1981) se refieren a una población de langostas (*Chorthippus brunneus*), en donde el efecto de la competencia entre las hembras por encontrar un lugar adecuado para depositar sus huevos, en este caso estiércol que no haya sido ocupado por otra hembra, provoca una disminución en la cantidad de huevos por unidad de tiempo, además de un gasto de energía que irá en decremento del desarrollo de los huevos y por lo tanto disminuirá la viabilidad de éstos.

Otro efecto de la competencia intraespecífica por los recursos, se da sobre las tasas de desarrollo y maduración de los individuos, afectando finalmente su fecundidad. Begon, Harper y Townsend citan a Harper (1961), para dar un ejemplo de este fenómeno en plantas de maíz. Se menciona que a densidades altas las plantas no sólo son más pequeñas, sino que destinan una proporción menor de su biomasa a las semillas, resultando en una disminución de la producción por unidad de área.

Begon y Mortimer (1981), citan a Branch (1975) quien trabajó con una población natural de lapa *Patella cochlear*. La lapa se alimenta de un alga que crece sobre el sustrato rocoso y sobre su propia caparazón, la competencia más intensa es por el alimento y conforme aumenta la densidad, se produce una reducción compensatoria del tamaño de la lapa. Conforme se reduce el tamaño de los individuos de la población, disminuye la cantidad de gametos producidos.

Territorialidad

Regresando a una de las características de la competencia intraespecífica señalada por Begon, Harper y Townsend que es la "asimetría", es importante señalar al comportamiento territorial como una forma de esta competencia y que tiene como una de las consecuencias más importantes la regulación del número de individuos que puede "sostener" un territorio.

El sistema de tomar y mantener territorios asegura posibilidades reproductoras óptimas para aquellos organismos que puedan ocuparlos, al tiempo que impide la reproducción de aquellos otros que no lo consiguen.

Un ejemplo es la población del lagópodo rojo, *Lagopus lagopus scoticus* (Lath.), estudiada durante 13 generaciones, y donde se encontró que el factor clave era densodependiente y correspondía a la mortalidad invernal (Watson, 1971). Al explorar las causas de la mortandad, se encontró que las aves que no alcanzaban a ocupar territorios al comienzo de la estación reproductiva, eran presas de depredadores, enfermedades y hambre. (Watson, 1971)

Cuando el "dueño" del territorio muere, su lugar es ocupado por otro recién llegado. Krebs (1971) encontró en una población de aves (great tit), que los territorios vacantes eran reocupados por aves provenientes de otros lugares (inmigración).

También se señala en algunos ejemplos el proceso inverso, la emigración, en busca de otros lugares de anidación cuando la densidad es muy alta.

En el análisis del factor clave de una población de buhos (*Strix aluco* L. Southern (1970), encontró que el fracaso en la gestación constituía cada año la principal causa de baja en la población. Sin embargo detectó que quien ejercía el papel regulador, compensando estos altibajos, era la emigración de los jóvenes, que abandonaban el territorio antes de la estación reproductiva. Otro caso es la población del escarabajo colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say.), en la cual el factor clave también es densodependiente y corresponde a la emigración de adultos antes

de la hibernación otoñal. El estudio se realizó en Merivale, Ontario, durante seis generaciones y fue reportado por Harcourt (1971).

Otras interacciones

La regulación densodependiente no solamente actúa a través de procesos de competencia intraespecífica, sino que también se manifiesta a través de otros tipos de interacciones como por ejemplo las de depredador-presa o de parásito-hospedero. Ciertos tipos de depredadores o de parásitos, tienen un efecto estabilizador sobre la población de la presa afectando principalmente la sobrevivencia de ésta.

Así Bauer (1985), en su artículo cita a Frank (1967), quien encontró mortalidad dependiente la densidaden pupas de *Operophterabrumata* L., causada por depredadores del género *Abax* sp. (coleóptera, carabidae), *Philonthus decorus* C. (Coleóptera, Staphiniladae), larvas de Elateridae y la musaraña *Sorex araneus*. Otro caso es el de la polilla de pino (*Bupalus piniarius*) estudiada por Klomp (1966) durante 14 generaciones. Encontró que el factor clave era la mortalidad densodependiente de larvas, principalmente causada por parasitismo de Tachinidos como *Eucarcelia rutila* y *Poecilostictus cothurnatus*. Igualmente se trata de parasitismo el caso de *Saccharosydine saccharivora*, población originaria de Jamaica, estudiada por Metcalfe (1972) quien encontró que la regulación se daba en el estadio de huevo. También hay ejemplos de depredación, tal es el caso de la población de polillas (*Operophtera brumata*) en un bosque de Berkshire, estudiada por Varley y Gradwell (1968) en la cual localizaron densodependencia en la depredación de pupas. Hassell (1969) también reporta mortalidad densodependiente por depredación de escarabajos y pequeños mamíferos, en una población de *Cyzenis albicans* (Fall.), de Wytham Woods, Berkshire. El mecanismo de regulación es por agregación de depredadores o parásitos generalistas.

Acerca de la polémica

En la década de los sesentas se dió una intensa polémica acerca de la capacidad de las poblaciones para autorregularse, así como acerca de la capacidad reguladora de factores extrínsecos cuyos efectos se evidencian cuando la población alcanza cierto umbral de densidad.

Hay quienes plantean que carece de sentido hablar de factores dependientes e independientes de la densidad, pues en definitiva la influencia de cualquier factor ambiental estará en relación con la densidad poblacional. (Andrewartha y Birch, 1954)

Murray (1982) polemiza con Charlesworth (1981) y Hassell (1981) en cuanto al uso y significado del término "densodependencia".

Estos últimos plantean que el término densodependencia se refiere a la disminución en las tasas de nacimiento y al incremento en las tasas de mortalidad en poblaciones donde la densidad se incrementa. Murray plantea que la definición es "inadecuada" y "confusa". Inadecuada porque no contempla el caso en que las tasas de natalidad y mortalidad se mantienen constantes en un amplio rango de densidades y es confusa porque no se refiere a las causas que determinan los cambios en dichas tasas.

Plantea que se puede obtener el típico crecimiento sigmoide, aún considerando fecundidades y sobrevivencias constantes. Quien determina el tamaño de la población será la cantidad de alimento, el número de sitios de anidación y el clima y no un incremento en la competencia. (Thompson, 1939, 1956; Andrewartha y Birch, 1954, 1960; Birch, 1958; Schverdfeger, 1958)

Pollard y Dempster (1981), siguiendo esta misma línea establecen las diferencias entre los modelos con un límite superior de recursos en los cuales la población puede fluctuar entre 0 y la capacidad de carga y los modelos del equilibrio en los cuales las fluctuaciones se dan en torno a la población de equilibrio. Sugieren que éste último modelo es totalmente inconsistente. Andrewartha y Birch (1954) encabezan esta corriente de pensamiento

dentro de la ecología. Polemizan con las conclusiones alcanzadas por Nicholson (1933), planteando que éste extrapola erróneamente resultados experimentales u obtenidos a partir de modelos matemáticos a poblaciones naturales.

Andrewartha y Birch coinciden con otros autores en señalar el carácter confuso de los términos "balance" y "densodependencia". Por otra parte sostienen que las condiciones ambientales - el clima, el alimento, los refugios, y la presencia de otros organismos causantes de enfermedades - están en perpetuo cambio, ya sea debido a fluctuaciones erráticas, así como rítmicas. Por lo tanto las poblaciones naturales, según estos autores, nunca pueden incrementarse o crecer de manera continua y en consecuencia no es necesario invocar factores dependientes de la densidad para explicar el cambio en el tamaño de las mismas.

Otro aspecto señalado, es que la mayoría de las especies son escasas en la naturaleza, por lo tanto muy difícilmente agotan sus recursos.

Hutchinson (1981) reflexiona acerca de la reducida probabilidad de persistencia que tendría un organismo regulado completamente por factores independientes del tamaño poblacional. Considera que la mortalidad independiente de la densidad tendría una importancia mayor en organismos con ciclos anuales y duda de su capacidad regulatoria en aquellos que tienen varias generaciones por año o viven durante varios años.

Varley, Gradwell y Hassell plantean que los factores climáticos como tormentas, sequías, heladas, pueden determinar los cambios en los números poblacionales, pero que son los factores dependientes de la densidad los responsables de regular la población en las cercanías de cierto nivel promedio de abundancia, que estará determinado por una gran cantidad de factores, ya sea climáticos, de espacio, presencia de enemigos, alimento, refugios, etc. En este sentido es importante señalar que para que un sistema sea considerado "estable", deben existir uno o más puntos de equilibrio o ciclos límites, a los cuales el sistema regresa cuando sufre un disturbio o permanece cuando el disturbio es

pequeño. (Connell y Souce, 1989)

La capacidad regulatoria de los mecanismos dependientes del tamaño poblacional harían posible estas condiciones de "estabilidad". Davison y Andrewartha (1948) estudiaron los cambios poblacionales de un pequeño insecto chupador, *Thrips imaginis*. Calcularon el número de insectos sobre una muestra de 20 rosas, realizando conteos semanales durante un período de 14 años. Observaron que cada año la población de Thrips alcanzaba un máximo. Utilizaron la técnica de regresión múltiple para explicar el tamaño poblacional en función de una serie de variables de carácter meteorológico. Lograron explicar con este método el 84% de la varianza y concluyeron que el tamaño poblacional se determinaba por la acción de factores climáticos aleatorios y de ninguna manera podía intervenir algún factor dependiente de la densidad. Kuenen (1958) y Smith (1961) replantearon el análisis de los datos introduciendo un factor de mortalidad densodependiente con el cual se logra explicar más del 90% de la varianza. Muchas veces la técnica estadística utilizada, como puede ser el análisis del factor clave, no es suficiente para detectar procesos significativamente dependientes de la densidad que podrían regular la población. Recientemente se han reportado estudios en los cuales se pone en evidencia que al trabajar con datos promedio de densidades poblacionales por generación, a nivel macroscópico, no se considera la escala espacial sobre la cual actúa la densodependencia. Tal es el caso reportado por Hassell, Southwood y Reader (1987) acerca de la dinámica poblacional de la mosca blanca viburnum (*Aleurotrachelus jelinekii*). En este estudio se hace un detallado conteo del número de huevos y demás estadios hasta adultos, sobre treinta hojas marcadas de un arbusto, identificando densodependencia en la sobrevivencia por hoja, mientras que a nivel del arbusto se enmascara esta regulación dependiente de la densidad.

La polémica también se ha desarrollado en torno a conceptos más generales donde aparentemente no se trata de negar la existencia

de mecanismos reguladores sino de relativizar su importancia y efectos sobre las poblaciones.

Hairston, Smith y Slobodkin en un artículo publicado en 1960, y basándose en algunas observaciones de carácter universal, proponen la existencia de métodos de regulación característicos para cada nivel trófico. Los descomponedores, productores y carnívoros estarían limitados por el alimento y para los herbívoros el factor limitante fundamental serían los depredadores. En ambos casos la limitación actúa de manera dependiente de la densidad. Objeciones importantes a este planteamiento fueron formuladas por Murdoch (1966) y por Ehrlich y Birch (1967). Las críticas abarcan desde las premisas, argumentación, conclusiones, hasta la metodología.

La argumentación de Murdoch si bien no niega la existencia de regulación en las poblaciones naturales, cuestiona el carácter limitado del concepto de recurso entendido exclusivamente como alimento, y la validez de generalizaciones tan contundentes que les permite a partir de observaciones en poblaciones o grupos de poblaciones extraer conclusiones acerca del nivel trófico en su conjunto. Plantea la necesidad de definir una unidad de estudio. Birch y Ehrlich por su parte ponen mucho énfasis en descalificar las afirmaciones de Hairston, Smith y Slobodkin, desarrollando explicaciones alternativas. Polemizan con el tipo de modelos usados para estudiar el "control" poblacional, planteando que éstos deben tomar en consideración los cambios constantes en los tamaños poblacionales, las fluctuaciones aleatorias en las condiciones medioambientales, y el comportamiento de las poblaciones locales. Para lograr integrar todo este tipo de variables es necesario desarrollar modelos estocásticos. El concepto de "vaguedad" o debilidad de la densodependencia en la regulación de poblaciones es planteado en artículos recientes (Strong, D. 1964) y aparentemente retoma algunos argumentos desarrollados en el artículo de Ehrlich y Birch (1967). Plantea que la influencia de la densidad sobre los parámetros poblacionales es con frecuencia débil, intermitente o discontinua, con efectos más marcados en los

argumentos desarrollados en el artículo de Ehrlich y Birch (1967). Plantea que la influencia de la densidad sobre los parámetros poblacionales es con frecuencia débil, intermitente o discontinua, con efectos más marcados en los valores extremos de densidad, y actuando principalmente otros factores como el clima, heterogeneidad del medio, edad, etc. a densidades intermedias. Así propone representar con mayor fidelidad los fluctuantes cambios en los tamaños de las poblaciones naturales e incluso los casos de extinción. Define el concepto de "densidad explícita", entendiendo con este término los factores densodependientes que actúan a densidades muy altas, poco frecuentes en poblaciones naturales, donde se debilitan artificialmente la influencia de factores medioambientales.

Algunos comentarios acerca de la revisión bibliográfica

Varley (1963) retoma la vieja discusión que desde posiciones antagónicas mantuvieron Andrewartha y Birch por un lado y Nicholson por el otro. Plantea que en ambas posiciones existen argumentos válidos e intenta conciliarlos aclarando el uso de ciertos términos y especificando su alcance y significado. Así plantea que la palabra "control" en el sentido utilizado por Nicholson es un proceso estabilizador, dependiente de la densidad. Para este proceso Varley prefiere usar la palabra regulación, acuñada por Kuenen (1958), Klomp (1962) y Bakker (1964) que definimos al principio.

Distingue dos procesos diferentes : la determinación de los tamaños poblacionales, que efectivamente está dada por factores climáticos, abundancia de recursos, enfermedades, refugios, etc, y la regulación de dichos tamaños que está a cargo de los procesos dependientes de la densidad, que actúan sobre las tasas de mortalidad, natalidad, emigración e inmigración.

Hemos podido observar a través de esta revisión de trabajos, que las poblaciones ya sea en condiciones naturales o experimentales, poseen mecanismos homeostáticos ya sea frente a las limitaciones impuestas por su medio ambiente, como a su propia capacidad reproductiva.

Es claro también que sobre ellas actúan fuerzas independientes de la densidad, cuya acción no tiene relación con el número de individuos que ocupan cierto espacio, y son precisamente quienes pueden determinar los tamaños poblacionales.

Evidentemente existen otro tipo de fuerzas, cuya acción sí depende del tamaño de la población y cuyo papel es potencialmente "regulador".

Pensar que los factores que actúan de manera independiente de la densidad como las heladas, tormentas, sequías, etc, pudieran tener

un efecto regulador, sería suponer una distribución de probabilidades de catástrofes de variada intensidad. (Hutchinson, 1961)

En cuanto a la afirmación acerca de que la mayoría de las especies son escasas en la naturaleza y por lo tanto difícilmente agotan sus recursos, podemos plantear que además de que los recursos también pueden ser muy escasos, no siempre son utilizables por los organismos e inclusive pueden no agotarse y sin embargo constituirse en factores limitantes.

El propio Nicholson (1957) planteaba que los factores que "gobiernan la densidad de una población", tales como la disponibilidad de alimento o de espacio, no necesariamente son los mismos que aquellos que determinan su distribución, tales como el clima, la intensidad de ataque de depredadores generales, etc. Esta afirmación es importante porque de alguna manera hace explícita la idea que luego desarrolló Varley (1963) en cuanto a la separación conceptual de los términos "determinación" y "regulación".

Para efectos de este trabajo lo que pretendo subrayar es que la explicación de muchos comportamientos dinámicos que presentan ciclos a veces irregulares y hasta caóticos, puede radicar en los valores de los parámetros biológicos de la población como las tasas de natalidad y de mortalidad, que a su vez están en estrecha relación con las densidades poblacionales alcanzadas. Por otra parte, tomando como base los ejemplos citados creemos que es posible plantear que los efectos dependientes de la densidad en un gran número de casos se dan en una sola clase de edad o estadio de desarrollo o en más de una consecutivas.

El punto de vista de que la natalidad, mortalidad o migración densodependientes juegan un papel importante al contribuir a la estabilidad de las poblaciones, se ha estudiado en los últimos años y han aparecido en la literatura ecológica una serie de trabajos que abordan el tema con modelos que utilizan las ecuaciones en diferencias, ya que permiten describir el complejo comportamiento dinámico de las poblaciones. Aparecen modelos que

ya sea cuantifican la densodependencia como los de Ulliyet (1950), Varley y Gradwell (1963), Hassell y Huffaker (1969) y Hassell, Lawton y May (1976), como aquellos que describen su función reguladora como los de Cook (1965), Pennycuik, Compton y Beckingham (1968), Varley y Gradwell (1968), Usher (1972), Maynard Smith y Slatkin (1973), Varley, Gradwell y Hassell (1973), Hassell (1975).

Bellows (1981) realiza un detallado análisis de las propiedades descriptivas de diferentes modelos con densodependencia, con poblaciones no estructuradas, generaciones discretas y descritas a través de ecuaciones en diferencias de primer orden.

May y Oster (1976) hacen una reseña de los principales modelos de ecuaciones en diferencias, ilustrando con un caso particular, la logística discreta, el comportamiento dinámico que va desde un punto de equilibrio estable, a través de una secuencia de bifurcaciones dentro de ciclos estables de periodos 2, 4, 8 y finalmente cayendo en un aparente caos.

Estos resultados de enorme riqueza dinámica nos llevan a reconsiderar el clásico concepto de regulación dependiente de la densidad, entendida como los cambios en los tamaños poblacionales dirigidos a mantener las condiciones de "estabilidad" de las poblaciones.

En este trabajo se evitará el uso del término regulación que alude inmediatamente a la idea de estabilidad. Nos referiremos a los cambios densodependientes en los tamaños poblacionales.

En respuesta a los comentarios acerca de la "vaguedad de la densidad", de la necesidad de desarrollar modelos estocásticos que incluyan promedios de variaciones en los tamaños poblacionales y en las condiciones ambientales, pensamos que el objetivo es modelar la dinámica de las poblaciones con la herramienta más sencilla que se pueda, aquí se propone precisamente un modelo discreto, no lineal..

Como se menciona en el Capítulo I, el efecto de la estructura de edad sobre la dinámica poblacional ha sido investigado por varios autores (Levins (1942), Leslie (1945, 1948)). Sin embargo en estos

modelos los coeficientes de fecundidad y sobrevivencia se mantienen constantes y así el comportamiento del sistema dependerá de los eigenvalores de la matriz, o sea del valor de su tasa de reemplazo (λ), del vector propio derecho (\bar{x}) o vector de las proporciones estables y del vector de los valores reproductivos. La aplicabilidad de tales modelos a la dinámica de poblaciones es muy restringida, será adecuada sólo para aquellas situaciones en las cuales podamos suponer que las características demográficas son independientes del tamaño de la población, del tiempo y del espacio. Estos modelos pueden aplicarse a las primeras etapas de colonización de una especie invasora, donde ni los recursos ni el espacio constituyen factores limitantes.

Leslie (1948) consideró varias situaciones donde los elementos de la matriz M eran funciones de la suma del vector de población \bar{n} , y produjo así un comportamiento poblacional similar al correspondiente a la ecuación logística. Observó cierto comportamiento oscilatorio antes de alcanzar el equilibrio, la extensión del comportamiento oscilatorio dependía de la estructura inicial de edades. Los trabajos de Pemyuk, Compton y Beckingham (1968) dieron por resultado oscilaciones estables, sin alcanzar un equilibrio. Usher (1972) también modeló varios tipos de comportamiento oscilatorio.

El modelo que se desarrollará a continuación es un modelo estructurado, en el cual se incorpora un parámetro poblacional que varía en función de la densidad.

CAPITULO III

PLANTEAMIENTO DEL MODELO

Premisas del modelo

En el capítulo II se ha procurado exponer los argumentos más importantes acerca del fenómeno de la densodependencia, así como también se han seleccionado algunos ejemplos que representan cada uno de los mecanismos reguladores que pueden desarrollarse en las poblaciones. Se recurrió precisamente a dicha revisión bibliográfica para plantear las premisas del modelo. En primer lugar, aunque no sea el propósito de este trabajo dilucidar la polémica existente en torno al tema de la densodependencia, existe suficiente evidencia de campo y de laboratorio como para justificar el desarrollo de una herramienta que puede ayudar a interpretar datos censales y describir el comportamiento dinámico de ciertas poblaciones.

La primer premisa de la cual parte el modelo es que existen cambios en la mortalidad y la fecundidad dependientes de la densidad. Otro aspecto que también fue extraído de la revisión bibliográfica, es que los cambios densodependientes por lo general se dan en una o varias de las categorías en las que se divide la población.

Para decidir cómo y dónde introducir la densodependencia, se recurrió a los ejemplos de campo y de laboratorio, estableciéndose que en este modelo la regulación ocurre sobre la fecundidad. El criterio de estructuración escogido fue entonces la presencia o ausencia de regulación. Surge así la segunda premisa importante del modelo, la población estará estructurada en dos clases y el factor de regulación densodependiente actuará sobre la fecundidad de la segunda clase.

Además de estas dos premisas particulares del modelo, se comparten las planteadas para los modelos con estructura en general, tales como población aislada, población cerrada y medio homogéneo.

DESARROLLO

Dado que los criterios de estructuración quedan a decisión del investigador, quien podrá escoger de acuerdo a sus objetivos o posibilidades, alguna característica de la población que permita dividirla en grupos ajenos entre sí, como es el caso de la estructuración con base en la edad, tamaño, estadio de desarrollo, diámetro, etc. En el modelo presentado aquí el criterio que se eligió para estructurar la población, fue precisamente el fenómeno de densodependencia, del cual queremos conocer su incidencia en la dinámica de la población.

Se pretende llegar a establecer el espacio de parámetros en donde se puede visualizar el comportamiento dinámico de las poblaciones de acuerdo al valor de sus parámetros poblacionales.

De esta manera la población quedará dividida en dos grupos o clases, el grupo que no presenta mortalidad o natalidad densodependientes, y el otro que sí lo presenta. El vector de población tiene dos elementos:

$$\bar{n}_t = \begin{bmatrix} x_t \\ y_t \end{bmatrix}$$

Se obtiene así la matriz de proyección lineal más simple, con dos clases, y cuatro parámetros que la definen: a, b, c y d.

$$A = \begin{bmatrix} a & b(x_t) \\ c & d \end{bmatrix}$$

Se interpreta cada uno de los elementos de la matriz de acuerdo a su posición en la misma, así el elemento a ubicado en el primer

renglón, primera columna, representa el aporte de la primera clase a sí misma. En este modelo consideraremos que no hay fecundidad en la primer clase y por lo tanto el parámetro a representa la permanencia de los individuos en la clase al cabo de una unidad de tiempo.

El parámetro b , representa el aporte de la segunda clase a la primera. Esta contribución a la primera clase en una unidad de tiempo sólo puede ser posible a través de la fecundidad de las hembras de la segunda clase. Este parámetro será precisamente el que presenta la densodependencia.

De esta manera ubicando cada elemento en su posición matricial podemos definir su significado biológico y su dinámica. Existen muchas posibilidades de plantear la densodependencia, ya sea con respecto al tamaño de la población en su conjunto, o con respecto a algún grupo o clase en particular. En este modelo y basándonos en los datos de tablas de vida de la bibliografía hemos considerado que el mecanismo regulador densodependiente debe actuar sobre la fecundidad de la segunda clase, y estará en función del número de individuos presentes en la primera clase. Uno de los ejemplos de campo al cual podemos remitirnos de inmediato se cita en el capítulo II y es el caso reportado por Begon y Mortimer (1981) acerca del efecto de la densodependencia sobre una población de langostas (*Chorthippus brunneus*) donde las hembras reducen la tasa de ovoposición cuando la densidad de huevos es muy alta y no encuentran lugar suficiente y adecuado para depositar sus huevos. En este ejemplo el factor limitante son los sitios de ovoposición y los cambios dependientes de la densidad de los huevos afectan el parámetro de fecundidad de los adultos.

Se trata entonces de escoger una función decreciente, cuyo comportamiento sea aceptable desde el punto de vista biológico y que sea relativamente sencilla. La función que satisface estas necesidades es la función exponencial negativa.

El parámetro c representa la contribución de la primer clase a la segunda, por lo tanto expresa la sobrevivencia al cabo de una unidad de tiempo de las hembras que estaban en la primera clase y que logran pasar a la segunda clase.

Por último el parámetro d será el aporte de la clase dos a sí

misma. La forma de contribuir a la segunda clase estando en ella al transcurrir una unidad de tiempo, es permanecer en la clase. Al escoger una unidad de tiempo suficientemente grande podemos lograr que ya no haya permanencia en la segunda clase y por lo tanto igualar a cero este parámetro.

La matriz A finalmente tiene la forma siguiente:

$$A = \begin{bmatrix} a & b \exp(-x_t) \\ c & 0 \end{bmatrix}$$

Para fines prácticos trabajaremos con la matriz B que se obtiene por una transformación de similaridad de la matriz A. La similaridad se logra mediante el cambio lineal de coordenadas representado por la matriz H y $B = H A H^{-1}$.

La nueva matriz B queda de la siguiente forma :

$$B = \begin{bmatrix} a & b \exp(-x_t) \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Se debe aclarar un abuso de lenguaje y es que, en realidad, las variables x_t y y_t ya no son propiamente las mismas, sino que son las transformadas por H.

Por su estructura B es más fácil de analizar que A pues tiene sólo dos parámetros y por ser semejante a A, tendrá el mismo polinomio característico y sus vectorés propios son los transformaciones, bajo H, de los de A. Por lo tanto el comportamiento dinámico de B es completamente equivalente al de la matriz A. (Ver apéndice)

Tal como se planteó en el capítulo anterior, si efectuamos el producto de la matriz de proyección poblacional que acabamos de describir, por el vector de distribución de la población al tiempo t, obtendremos el vector de distribución proyectado una unidad de tiempo.

$$\begin{bmatrix} a & b \exp(-x_t) \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}_{t+1}$$

Este producto lo podemos expresar de la forma de un sistema de dos ecuaciones en diferencias de primer orden:

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= a x_t + b \exp(-x_t) y_t \\ y_{t+1} &= x_t \end{aligned}$$

Donde el número de hembras de la primera clase al tiempo $t+1$, tendrá dos aportaciones :

1) Las hembras que permanecen en la clase al cabo de una unidad de tiempo.

2) Las hijas de las hembras que estaban en la segunda clase al tiempo anterior. Este elemento no es constante, pues el parámetro b está afectado por la función exponencial negativa que indica la densodependencia. Por lo tanto a medida que aumente el número de hembras en la primera clase, disminuirá la fecundidad de las hembras de la segunda clase, afectando así el tamaño de la primera clase al tiempo siguiente.

Se puede ahora reducir este sistema de ecuaciones a una sola ecuación de segundo orden, la cual se usará a menudo :

$$x_{t+1} = a x_t + b \exp(-x_t) x_{t-1}$$

En esta ecuación definimos el número de hembras de la primera clase en el tiempo $t+1$ en función de la fecundidad y permanencia de las hembras de la clase uno al tiempo t y de la fecundidad de las hembras de la segunda clase. Este último componente lo expresamos en función del número de hembras en la clase uno al tiempo $t-1$, o lo que es lo mismo el número de hembras de la segunda clase al tiempo t .

Vale la pena recordar que tanto las variables como los parámetros no son los originales, sino los de una hipotética e inexistente población equivalente con el mismo comportamiento dinámico.

Análisis de los puntos de equilibrio

El valor del punto de equilibrio, o sea el valor al cual la población alcanza la estabilidad, lo podemos calcular algebraicamente. Cabe aclarar que nos referimos a la estabilidad numérica del vector de población y no al vector de proporciones estables planteado en el modelo de Leslie.

En el equilibrio se cumple que :

$$x_t = x_{t+1} = x_{t-1}$$

y calculamos

$$x^* = F(x^*)$$

donde $F(x)$ es la función con la cual a partir de los valores de x_t y x_{t-1} , obtenemos x_{t+1} : $x_{t+1} = F(x_t, x_{t-1})$

En nuestro caso corresponde a la ecuación (1):

$$x_{t+1} = a x_t + b \exp(-x_t) x_{t-1}$$

En el equilibrio tendremos:

$$x^* = a x^* + b \exp(-x^*) x^* \quad (2)$$

Donde x^* es el punto de equilibrio de periodo 1, pues se obtiene al iterar sólo una vez la función : $x^* = F(x^*)$

El valor de x^* lo obtenemos dividiendo ambos miembros de (2) entre x^* :

$$1 = a + b \exp(-x^*)$$

$$1 - a = b \exp(-x^*)$$

$$\frac{1 - a}{b} = \exp(-x^*)$$

$$\ln \frac{1-a}{b} = -x^*$$

$$x^* = \ln \frac{b}{1-a} \quad (3)$$

En su forma matricial podemos escribir:

$$\begin{bmatrix} a & b \exp(-x_t) \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}_{t+1}$$

$$M \bar{n}_t = \bar{n}_{t+1}$$

$$\text{En el equilibrio: } M \bar{n}^* = \bar{n}^*$$

En el equilibrio, al aplicar la matriz de proyección al vector de población, obtenemos el mismo vector poblacional. O sea que la población se encuentra en estado estacionario, siendo la tasa de reemplazo igual a 1.

$$\text{Por lo tanto: } M \bar{n}^* - \bar{n}^* = 0$$

Se quiere ahora encontrar la solución para la cual se cumpla que la matriz de proyección menos la matriz identidad, multiplicada por el vector de población sea igual a cero.

$$(M - I) \bar{n}^* = 0$$

La solución trivial sería aquella en la cual el vector \bar{n}^* fuera igual a cero, o sea el origen: $\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}$

La población es rechazada por el (0,0), ya que si partimos de cualquier punto muy cercano al (0,0) la tendencia será alejarse del mismo, por lo tanto es un punto de equilibrio inestable y sin embargo es fuertemente regulada por arriba.

Nos interesa conocer para que otros valores de x^* e y^* encontramos una solución igual a cero.

Para ello hallamos el determinante de la matriz de proyección, menos la matriz identidad y despejamos el valor de x para el cual se anula el determinante:

$$\begin{bmatrix} a - 1 & b \exp(-x_t) \\ 1 & -1 \end{bmatrix}$$

$$\det(M - I) = (a - 1)(-1) - b \exp(-x_t) = 0$$

Despejando el valor de x^* , obtenemos:

$$-(a - 1) - b \exp(-x_t) = 0$$

$$1 - a = b \exp(-x_t)$$

$$1 - a = \frac{b}{\exp(x_t)}$$

$$\exp(x_t) = \frac{b}{1 - a}$$

Así obtenemos que el valor de x^* es $\ln \frac{b}{1 - a}$

Dado que el modelo plantea una población estructurada en dos clases, existe la componente y . En el caso del equilibrio de período 1, como antes definimos significa :

$$x_{t+1} = x_t = x_{t-1} = y_t$$

La clase y_t en el equilibrio coincide con el valor de la clase x_t , por lo tanto :

$$y^* = \ln \frac{b}{1 - a}$$

En el diagrama de fase los puntos nos van dando información acerca de los diferentes estadios que va atravesando la población a medida que transcurre el tiempo. El eje de las abscisas representa los valores que va tomando la clase x y el eje de las ordenadas los valores de la clase y . En el equilibrio tenemos el siguiente diagrama de fase:

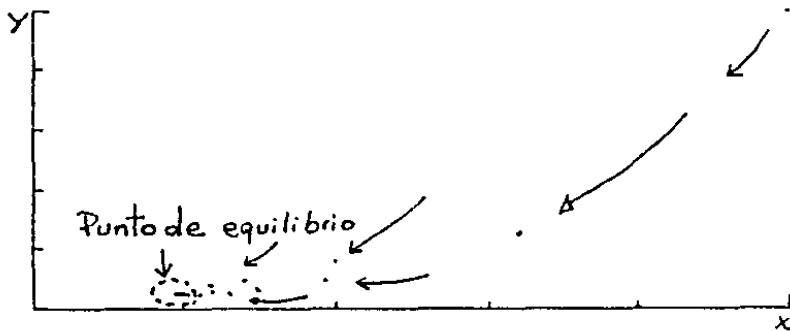


Fig. 8 Espacio de fase, $a = 0.25$, $b = 1.2$.

Se observa que ambas clases convergen hacia un valor de equilibrio, correspondiente a $\ln \frac{b}{1 - a}$.

En la figura 10 se muestra la convergencia hacia un valor estable en el plano de x vs. t .

En los siguientes diagramas de fase se observa el debilitamiento del poder de atracción del punto de equilibrio, la convergencia es cada vez menor conforme aumentamos el valor del parámetro b .

Finalmente el punto deja de ser un atractor estable y sucede la

primer bifurcación apareciendo dos nuevos puntos de equilibrio que actúan como atractores estables de periodo dos.

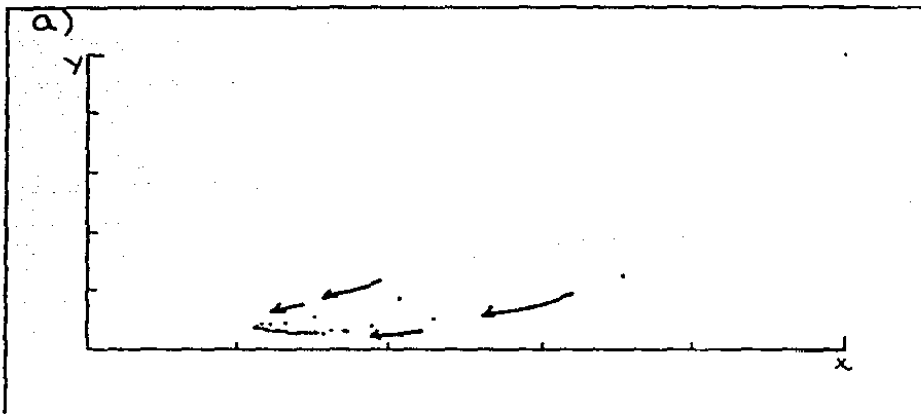
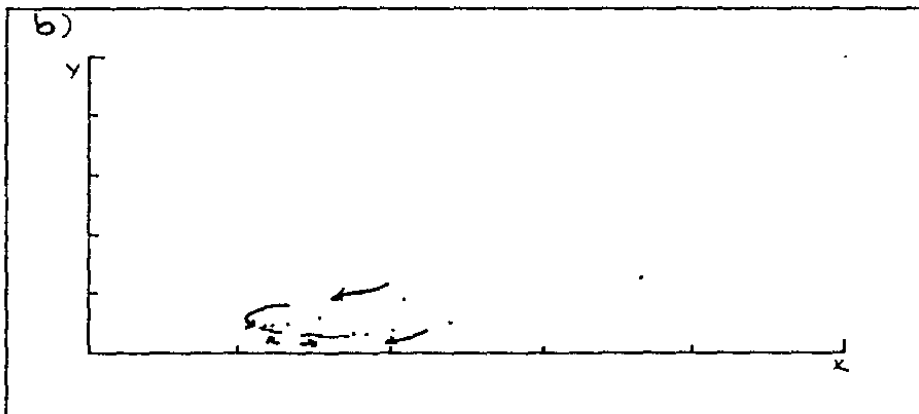


Fig. 9 a) Espacio de fase, $b = 1.4$. No se observa convergencia hacia un punto, sino hacia un intervalo en torno al valor de equilibrio.

Fig. 9 b) Espacio fase, $b = 1.46$. Aparecen dos nuevos puntos de equilibrio entre los cuales oscilan los tamaños poblacionales. El valor del parametro a se fijó en 0.25 .



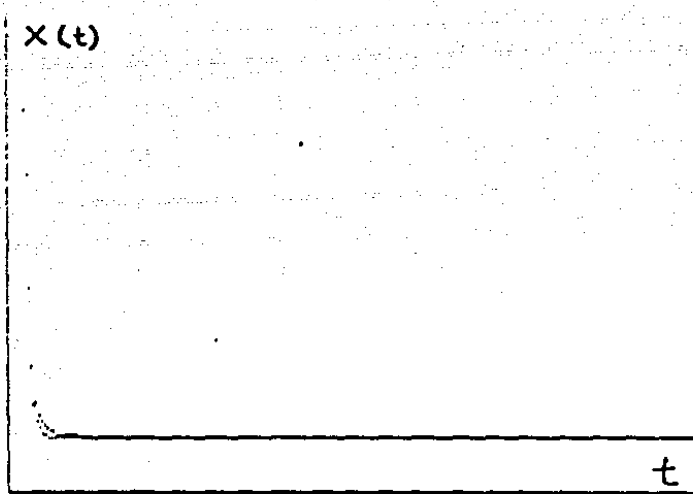


Fig. 10 Plano de x vs t . Hay convergencia hacia un valor estable igual a $\ln \frac{b}{1-a}$ $b = 1.2, a = 0.25$.

Analisis de la estabilidad del punto de equilibrio

Linealizamos el sistema con el objeto de analizar el equilibrio en la vecindad del punto $\ln \frac{b}{1-a}$

Le llamaremos \vec{n}^* al vector correspondiente al equilibrio:

$$\vec{n}^* = \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \ln \frac{b}{1-a} \\ \ln \frac{b}{1-a} \end{pmatrix}$$

A partir de las funciones :

$$f_1(x, y) = a x + b \exp(-x) y$$

$$f_2(x, y) = x$$

Obtenemos las derivadas parciales y construimos la matriz de Jacobi :

$$\frac{\partial f_1}{\partial x} = a + b y (-1) \exp(-x) = a - b y \exp(-x) ; \quad \frac{\partial f_1}{\partial y} = b \exp(-x)$$

$$\frac{\partial f_2}{\partial x} = 1 \quad ; \quad \frac{\partial f_2}{\partial y} = 0$$

$$J_{f_1, f_2} = \begin{bmatrix} a - b y \exp(-x) & b \exp(-x) \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Ahora la evaluamos en el punto de equilibrio y obtenemos:

$$J_{f_1, f_2} = \begin{bmatrix} a - b \left(\ln \frac{b}{1-a} \right) \exp \left(-\ln \frac{b}{1-a} \right) & b \exp \left(-\ln \frac{b}{1-a} \right) \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Simplificando obtenemos:

$$J_{f_1, f_2} = \begin{bmatrix} a - (1-a) \ln \frac{b}{1-a} & 1-a \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Le restamos λI , para calcular la ecuación característica :

$$\left(J_{f_1, f_2} - \lambda I \right) = \begin{bmatrix} a - (1-a) \ln \frac{b}{1-a} - \lambda & 1-a \\ 1 & -\lambda \end{bmatrix}$$

De donde el polinomio de segundo grado es :

$$\lambda^2 = \left[a - (1-a) \ln \frac{b}{1-a} \right] \lambda - (1-a) = 0$$

Hacemos el cambio de variable donde:

$$\beta = \ln \frac{b}{1-a}$$

y sustituimos, despejando el valor de λ

$$\lambda = \frac{a - \beta(1-a) \pm \sqrt{[a - \beta(1-a)]^2 + 4(1-a)}}{2}$$

En el caso unidimensional el eigenvalor de la función F en el equilibrio corresponde al valor de la pendiente de la función en su intersección con la recta de 45°.

$$\lambda = \left[\frac{dF}{dN} \right]_{N=N^*}$$

Este multiplicador en N^* (punto de equilibrio), determina la estabilidad local del punto de equilibrio. Si $\lambda < 1$, el punto es un atractor, cuando $\lambda = 1$ el equilibrio es neutralmente estable y en el caso de ser $\lambda > 1$ el punto de equilibrio es inestable. (May y Oster, 1976).

Análogamente al caso unidimensional λ es el multiplicador de la matriz de Jacobi y acotaremos su expresión igualándola a -1 con el objeto de obtener el valor del parámetro b para el cual el equilibrio de período 1 se vuelve inestable.

Igualemos $\lambda = -1$:

$$\frac{[a - \beta(1-a)] \pm \sqrt{[a - \beta(1-a)]^2 + 4(1-a)}}{2} = -1$$

$$\sqrt{[a - (1-a)\beta]^2 + 4(1-a)} = -[2 + a - \beta(1-a)]$$

$$[a - (1-a)\beta]^2 + 4(1-a) = -[2 + a - \beta(1-a)]^2$$

$$[a - (1-a)\beta]^2 + 4(1-a) = 4 + 4a - \beta(1-a) + [a - \beta(1-a)]^2$$

$$(1-a) = 1 + a - \beta(1-a)$$

$$-2a = -\beta(1-a)$$

$$\beta = \frac{2a}{1-a}$$

$$\ln \frac{b}{1-a} = \frac{2a}{1-a}$$

$$\frac{b}{1-a} = \exp(2a/1-a)$$

Despejando el parámetro b :

$$b = (1-a) \exp(2a/1-a) \quad (4)$$

Para este valor del parámetro b, se pierde la estabilidad del punto de equilibrio de periodo 1.

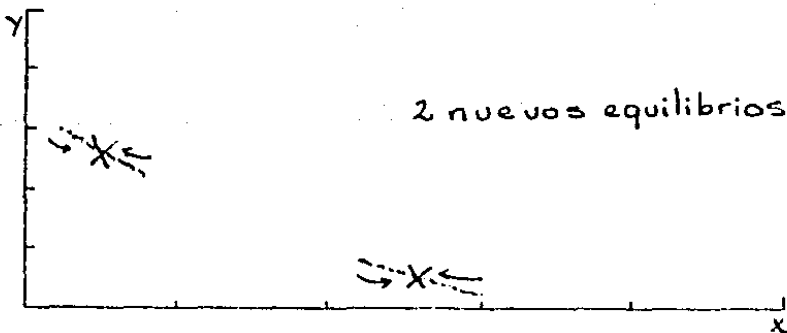


Fig.11 Espacio fase, donde $b = 1.46$, $a = 0.25$.

Estamos ahora en condiciones de comenzar a describir el espacio de parámetros, espacio en el cual cada punto representa una población con ciertos valores de a y b que la caracterizan. La frontera superior de la zona de estabilidad de período 1 está dada por la ecuación (4). La otra frontera la obtenemos a partir del valor de x^* e y^* :

$$\text{Siendo } x^* = \ln \frac{b}{1-a}$$

entonces $1 - a > 0$ por lo tanto,

$0 < a < 1$, el parámetro a siempre será positivo y menor que 1, dado que es un parámetro de supervivencia y además el valor de x^* debe ser positivo. La permanencia en la primera clase tomará un valor constante en el tiempo.

El parámetro b siempre es positivo y mayor que $(1 - a)$. Aquellas poblaciones cuyos parámetros a y b estén comprendidos en el área limitada por la función $b = (1-a) \exp(2a/1-a)$, alcanzarán un valor de equilibrio estable de período uno.

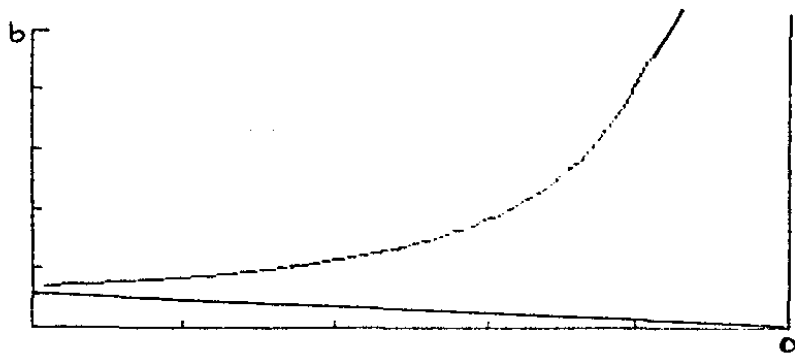


Fig. 12 Espacio de parámetros. La función $b = (1-a) \exp(2a/1-a)$ delimita la frontera de la región de equilibrio de período uno.

Cuando el parámetro b se incrementa más allá de este valor, el punto de equilibrio x^* se vuelve inestable. Esto significa que en lugar de ser un atractor, las poblaciones cercanas a él se alejan y empiezan a oscilar entre un valor grande de x^{**} y otro pequeño y^{**} , o sea entre dos puntos de equilibrio de periodo dos.

En terminos biológicos, diríamos que una población pequeña se reproduce mucho. A la siguiente unidad de tiempo, debido a los efectos de la densidad poblacional, su fecundidad baja notablemente y la población vuelve a ser pequeña. Esto se traduce en una oscilación de periodo 2. A los valores en torno a los cuales oscila la población, se les denomina puntos de equilibrio de periodo dos.

En el plano fase se observa aglomeración en torno a dos puntos (Fig.13).

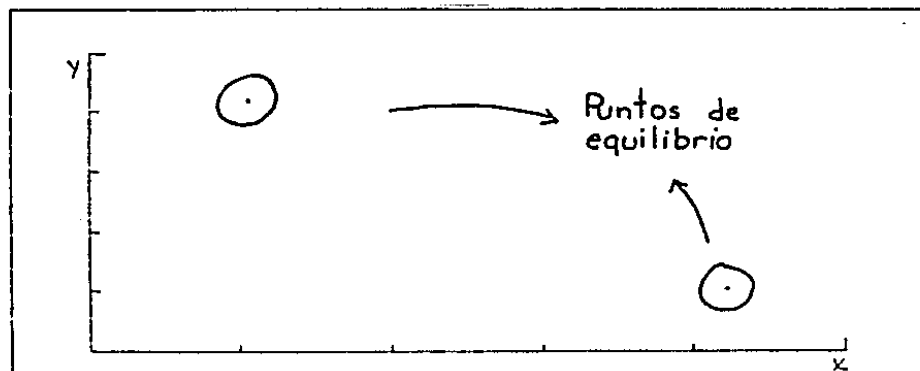
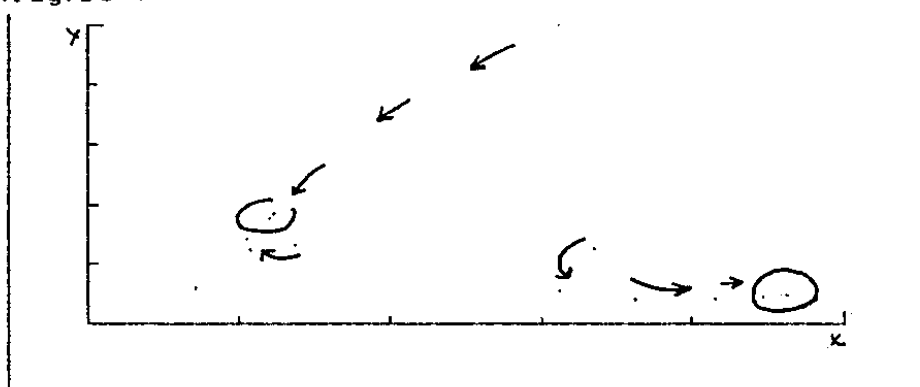


Fig. 13 a) Espacio fase. $b = 2.5$, $a = 0.25$.
 b) $b = 7.05$ Equilibrio de periodo dos.

En general un punto de equilibrio de orden n , es aquél que después de n iteraciones de la ecuación original (1) vuelve a caer en el mismo punto.

Podemos definir el equilibrio de periodo 2 como el estado en el cual el tamaño de la población al tiempo t es igual al tamaño al tiempo $t+2$:

$$x_t = x_{t+2} \neq x_{t+1}$$

Luego de dos iteraciones de la función se alcanza el mismo valor.

$$x_{t+2} = F(F(x))$$

$$x^{**} = F^2(x^{**})$$

Donde x^{**} corresponde al punto de equilibrio de periodo 2. Al aplicar este concepto a nuestro modelo y partiendo del original sistema de dos ecuaciones :

$$x_{t+1} = a x_t + b \exp(-x_t) y_t$$

$$y_{t+1} = x_t$$

Proyectamos el sistema una unidad de tiempo

$$x_{t+2} = a x_{t+1} + b \exp(-x_{t+1}) x_t$$

$$y_{t+2} = a x_t + b \exp(-x_t) y_t$$

Dado que en el equilibrio $x_{t+2} = x_t$, podemos sustituir dichos valores por x^{**}

$$x^{**} = a x_{t+1} + b \exp(-x_{t+1}) x^{**}$$

$$y^{**} = a x^{**} + b \exp(-x^{**}) y^{**}$$

Quedan definidas así dos funciones $F(x,y) = 0$ y $F(y,x) = 0$
Despejamos y^{**} de la segunda ecuación :

$$y^{**} - b \exp(-x^{**}) y^{**} = a x^{**}$$

$$y^{**} (1 - b \exp(-x^{**})) = a x^{**}$$

$$y^{**} = \frac{a x^{**}}{1 - b \exp(-x^{**})}$$

El valor de x^{**} será la intersección de las gráficas. Nótese que $F(x,y)$ y $F(y,x)$ son simétricas con respecto a la recta $y = x$.

Analisis geometrico de la primera bifurcacion

Se obtuvo la función que determina los valores que va tomando la clase y estando en equilibrio de periodo dos.

Esta función fácilmente la podemos graficar obteniendo en el espacio de fase todos aquellos puntos para los cuales la segunda clase está en equilibrio. La población en su conjunto estará en equilibrio de periodo dos cuando ambas clases lo estén. Dado que la función que define x^{**} es una función implícita la obtenemos a partir de la imagen de la función y^{**} sobre la recta de 45° .

Los puntos en los cuales se intersectan ambas curvas corresponden a los puntos de equilibrio. Cuando el valor del parametro b es menor o igual al límite de la estabilidad del equilibrio de periodo uno, o sea $b \leq (1 - a) \exp(2a / (1 - a))$, entonces se obtiene un solo punto de intersección correspondiente a $x = \frac{b}{1-a}$, o sea el

punto de equilibrio de periodo uno.

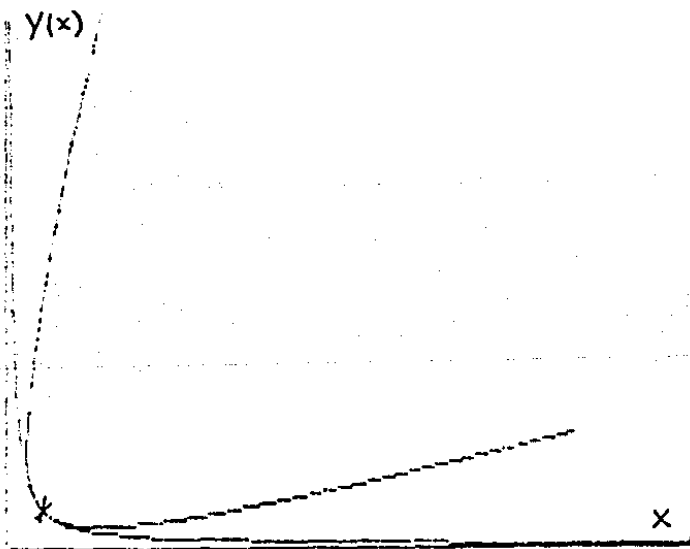


Fig.14 Función $y^{**}(x^{**})$ y su imagen superpuesta $x^{**}(y^{**})$. El punto de intersección corresponde al equilibrio de periodo uno. $b = 1.4$.

Al aumentar el parámetro b aparecen dos nuevos puntos que corresponden al equilibrio de periodo dos. Conforme se incrementa el valor del parámetro b los puntos se alejan uno del otro.

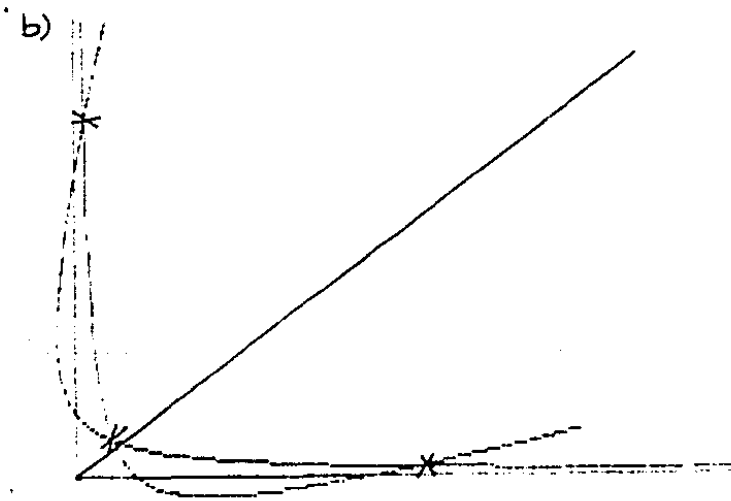
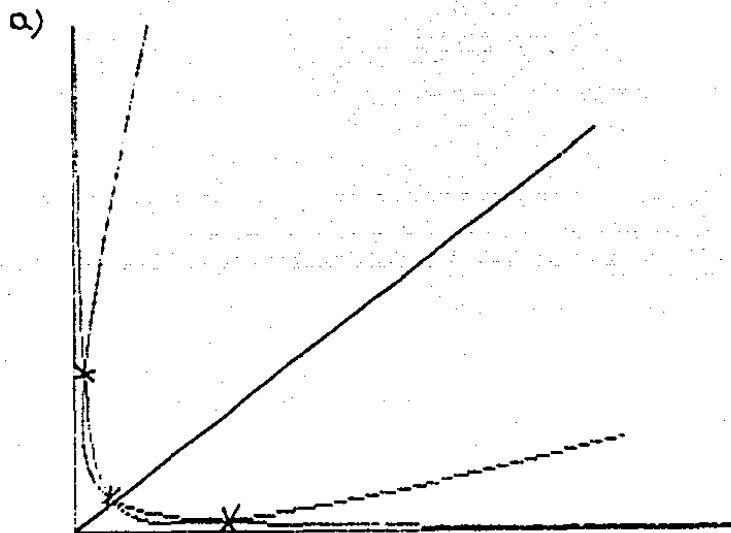


Fig.15 a) $b = 1.8$, se observan tres puntos de intersección correspondientes al punto inestable de periodo uno y los dos de periodo dos.
 b) $b = 2.5$.

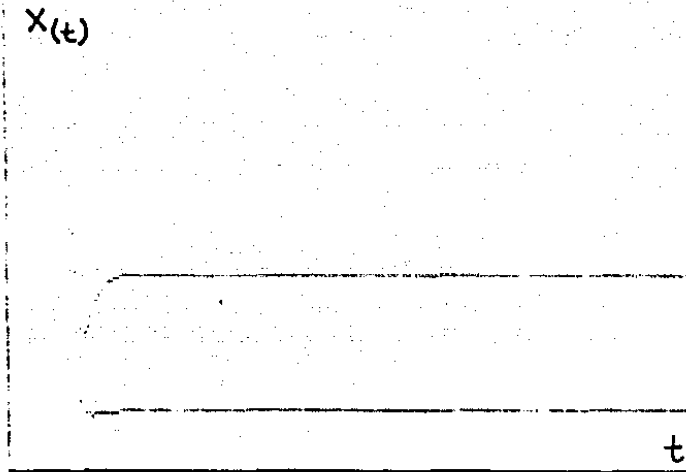


Fig. 16 Plano X vs t . Para un valor del parametro b de 1.8 la poblacion se estabiliza en torno a dos valores.

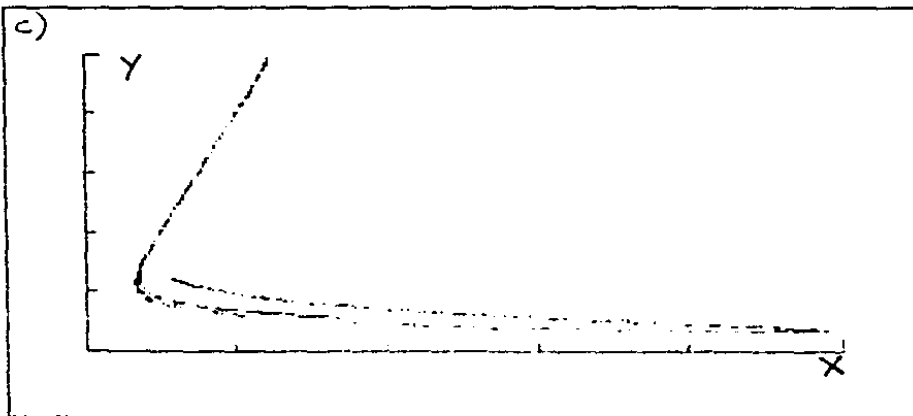
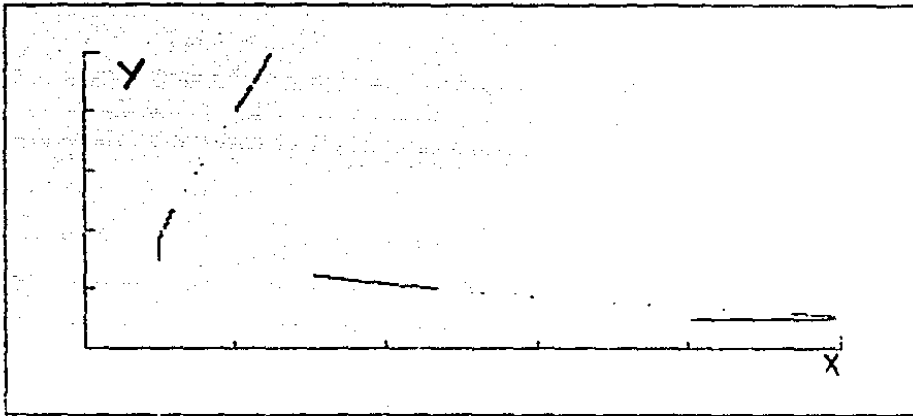
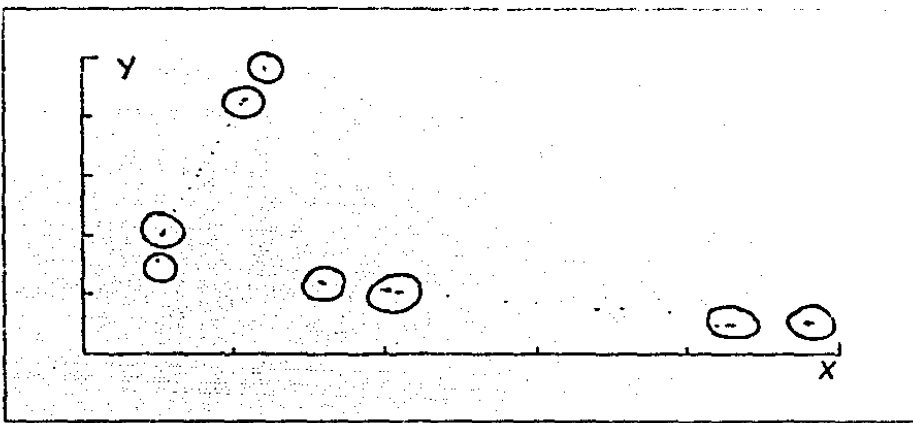
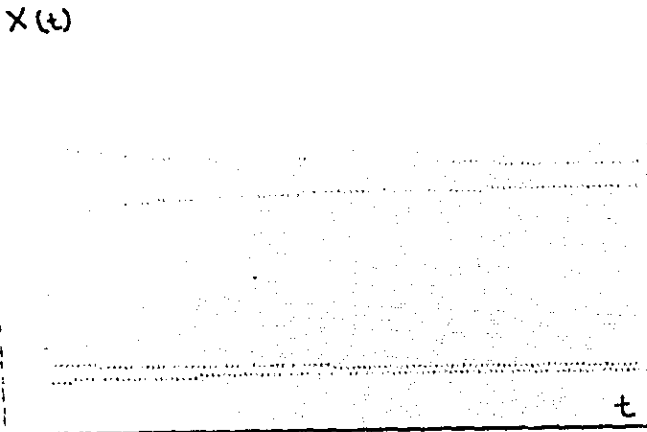
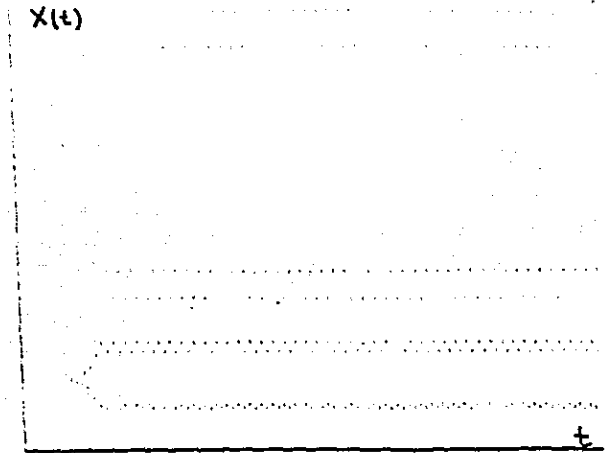


Fig. 17 Espacio fase para diferentes valores del parametro b , el parametro a se fijó en 0.25

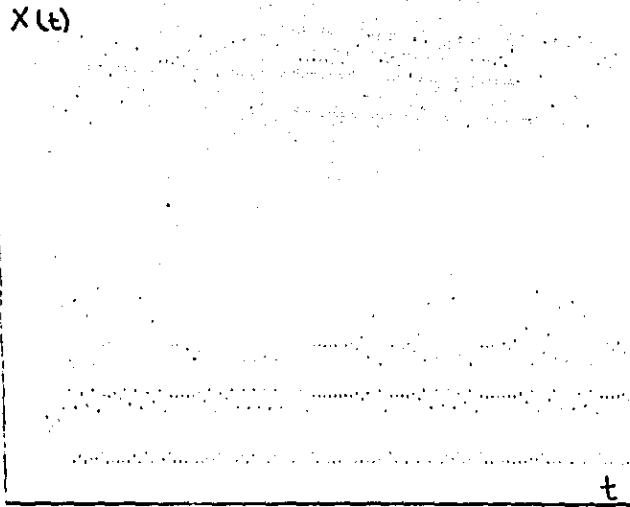
- a) $b = 12.5$ Equilibrio de periodo ocho.
- b) $b = 12.9$ Equilibrio de periodo dieciséis.
- c) $b = 19.5$ Infinitos puntos periódicos. Se forma el atractor extraño correspondiente a un régimen caótico.



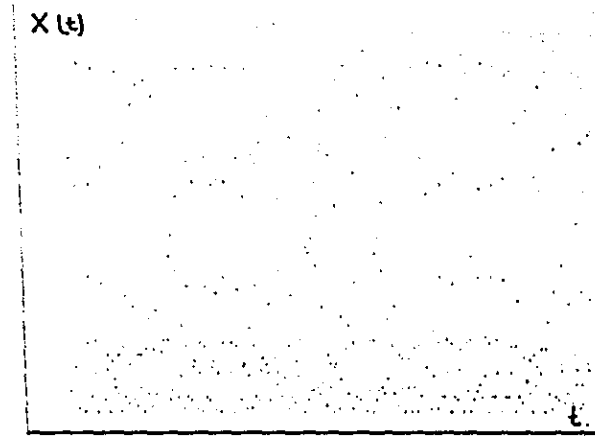
a)



b)



c)



d)

Fig. 18 Planos correspondientes a X vs t para diferentes valores del parámetro b
 a) Período cuatro, $b = 9.18$
 b) Período ocho, $b = 11.0$
 c) Período dieciséis, $b = 12.0$
 d) caos, $b = 22$

Puntos de equilibrio de periodo cuatro

De acuerdo a la definición, el punto de equilibrio de periodo cuatro es aquel que después de cuatro iteraciones de la función, el resultado vuelve a caer en el mismo punto.

$$x_t = x_{t+4} \neq x_{t+1} \neq x_{t+2}$$

Dado que

$$x_{t+2} = a x_{t+1} + b \exp(-x_{t+1}) x_t$$

$$y_{t+2} = a x_t + b \exp(-x_t) y_t$$

y por lo tanto :

$$x_{t+3} = a x_{t+2} + b \exp(-x_{t+2}) y_{t+2}$$

$$y_{t+3} = a x_{t+1} + b \exp(-x_{t+1}) x_t$$

Finalmente luego de cuatro iteraciones de la función, se obtiene :

$$x_{t+4} = a x_{t+3} + b \exp(-x_{t+3}) y_{t+3}$$

$$y_{t+4} = a x_{t+2} + b \exp(-x_{t+2}) y_{t+2}$$

Si desarrolláramos estas ecuaciones sustituyendo en cada término el valor correspondiente de x_t , se haría evidente la necesidad de buscar otra alternativa de análisis. Dada la dificultad para resolver analíticamente estas ecuaciones, recurrimos a la simulación numérica con el objeto de definir en el espacio de parámetros las zonas correspondientes al equilibrio de periodo dos, periodo cuatro y sucesivos. Numéricamente se calcularon los valores del parámetro b en donde se origina un ciclo 2^2 y 2^3 para diferentes valores del parámetro a , partiendo desde $a = 1$ hasta a igual a 0.7.

Con los puntos obtenidos se trazaron las fronteras que delimitan

en el espacio de parámetros, las regiones con estabilidad de periodos 2, 4, y 8. Dichas líneas, al igual que la frontera correspondiente al periodo uno, obtenida de la función $b = (1-a)\exp(2a/1-a)$, se hacen asíntotas cuando a iguala la unidad.

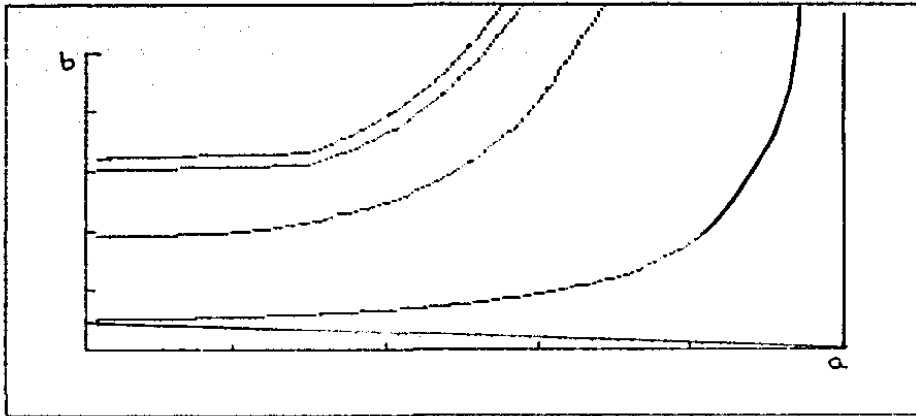


Fig.19 Espacio de parámetros. Fronteras correspondientes a las regiones del equilibrio de periodo uno, dos, cuatro y ocho.

La aparición de orbitas periódicas cuyo periodo se duplica a medida que crece el parámetro b es una característica relevante del sistema. (Fig.17 y 18)

Los valores del parámetro b para los cuales la órbita atractor se vuelve repulsora y se duplica el periodo, se conocen como los puntos de bifurcación del sistema.

En la Fig. 20 se muestra el diagrama de bifurcación del sistema,

donde se grafica en las abscisas los valores del parámetro b y en las ordenadas los correspondientes atractores de la órbita. Se fijó el parámetro a en 0.25 y se observan las sucesivas bifurcaciones del sistema.

Para $0.75 < b < 1.46$ existe un único punto de equilibrio igual a $\frac{\ln b}{1-a}$.

Para $b > 1.46$ este punto comienza a ser repulsor, pero aparecen dos nuevos puntos de equilibrio de período dos que son atractores para los valores de $1.46 < b < 7.69$.

En $b = 7.69$ aparece una órbita de período cuatro atractora que persiste para $7.69 < b < 12$. En el valor de $b = 12$ la órbita de período cuatro se convierte en repulsora y aparece una órbita de período ocho que persiste para $12 < b < 12.85$.

El proceso continúa hasta alcanzar un cierto valor de b_0 donde existen una infinidad de puntos periódicos y se conoce como la primera ventana caótica del sistema.

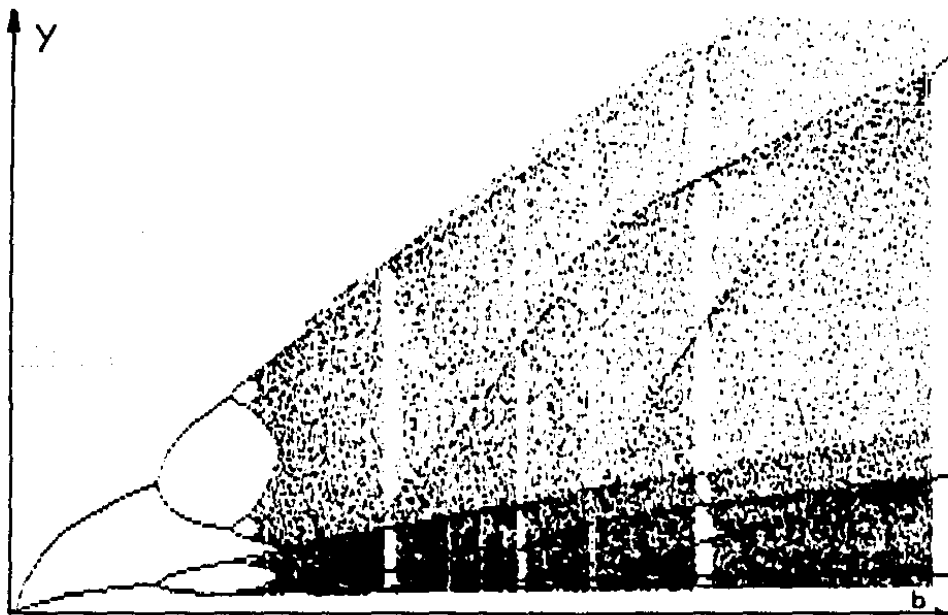


Fig.20 Diagrama de bifurcación. $a = 0.25$, b toma valores entre 1 y

Feigenbaum (1978), señaló que los valores del parámetro para los cuales hay bifurcación convergen a un límite b_{∞} para el cual hay una infinidad de puntos periódicos, a través de un proceso de duplicación del periodo de la órbita.

Esta característica de duplicación del periodo es un fenómeno universal y el valor de la constante F es el mismo para una amplia clase de funciones ($\lambda_k = \lambda_{\infty} - c F^{-k}$, donde $F = 4.669202\dots$). Basandonos en este teorema se intentó calcular la frontera correspondiente al caos en el plano de parámetros. El intento fracasó por disponer de valores del parámetro b correspondientes a las órbitas periódicas más bajas, cuando el teorema se aplica al límite de la sucesión (b_n) cuando n tiende a ∞ . Aún así, se observa claramente en el diagrama de bifurcaciones la zona de transición al régimen caótico. (Fig.21)

El intervalo $(b_{\infty}, 46)$ de la Fig.20 contiene un número infinito de subintervalos para los cuales existe una órbita periódica atractora, algunas particularmente conspicuas se comentan más adelante.

Para los valores de $b > 44.8$ aparece una órbita de periodo tres.

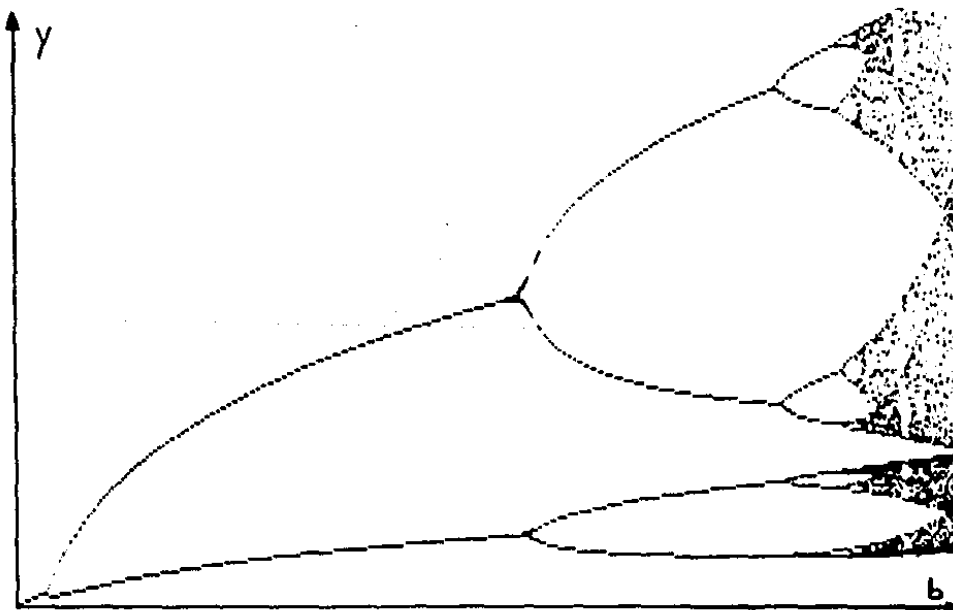


Fig.21 Diagrama de bifurcaciones, $a = 0.25$, el parámetro b toma valores entre 1 y 13.

Se escogió un valor del parámetro b correspondiente al intervalo entre la primer acumulación de bifurcaciones y una de las ventanas periódicas más conspicuas, con el objeto de constatar el caos. Comenzaremos por revisar los principales rasgos del régimen caótico. En el régimen caótico no existen órbitas periódicas atractoras, pero si una infinidad de órbitas periódicas repulsoras, o sea que el conjunto de los puntos periódicos es denso. (Sastre y M. 1988) Puesto que las órbitas son repulsoras y densas, las trayectorias de los puntos que no pertenecen a las mismas recorren prácticamente todo el intervalo $[0,1]$, se dice que el sistema es topológicamente transitivo (Sastre y M. 1988; Schuster, 1984). Esto significa que en su evolución la población recorrerá prácticamente todos los estados posibles. Por último, el tercer aspecto señalado es que las órbitas de puntos muy cercanos, con el transcurso de las generaciones, se van separando exponencialmente, o sea que existe sensibilidad respecto a las condiciones iniciales (exponentes de Lyapunov positivos) (Schuster, 1984). En otras palabras, no se puede predecir a largo plazo el comportamiento de la población.

Para detectar el caos determinístico existen una serie de métodos, en el presente trabajo se practicaron algunas pruebas tales como la Transformada de Fourier y la función de autocorrelación. La transformada de Fourier permite obtener una gráfica de frecuencias conocida como el espectro de potencias, a partir de una serie de datos resultados de la iteración de la función para ciertos valores de los parámetros a y b . Se graficó el espectro de potencias en donde se distinguen las señales periódicas de las caóticas. En las primeras los puntos se acumulan marcando los valores visitados con mayor frecuencia (Fig. 23), en caso de corresponder a un régimen caótico el aspecto del espectro de potencias es una banda más o menos irregular con picos densos en todo el intervalo, demostrando que el conjunto de los puntos periódicos es denso (Fig. 22).

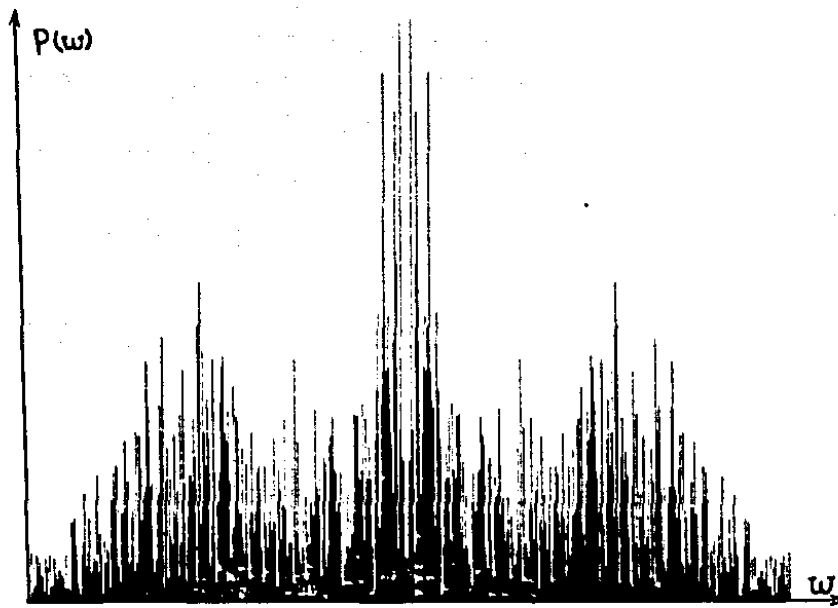


Fig.22 Espectro de potencias, $a = 0.25$, $b = 18$.

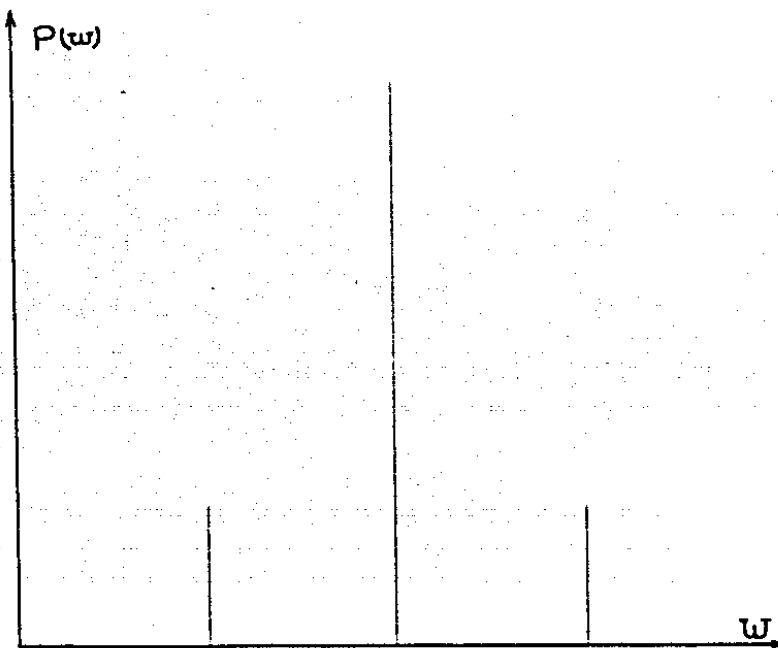


Fig.23 Espectro de potencias para un valor del parámetro b correspondiente al periodo cuatro, $b = 0.5$, $a = 0.25$.

La prueba de la función de autocorrelación $r(n)$ consiste en observar el comportamiento de los sucesivos valores de la variable r en una serie de tiempo. En este caso, a partir de la iteración secuencial de la función $x_{t+1} = a x_t + b \exp(-x_t) x_{t-1}$, se obtuvo una serie (x_{t+n}) para ciertos valores fijos de los parámetros a y b . Se calcularon los coeficientes de correlación y se graficaron contra el incremento en n . Para el caso de fijar a y b en valores correspondientes a un comportamiento periódico se observó que el valor de r se incrementa considerablemente (se aproxima a la unidad) cuando n corresponde al periodo de la órbita o a un múltiplo de éste (Fig.24). Sin embargo cuando los parámetros a y b corresponden a un régimen caótico, los valores del coeficiente r van disminuyendo y oscilando de forma amortiguada en torno al cero (Figs.25 y 33). Se comprueba así la ausencia de una órbita periódica que se evidencie a través de un valor de r cercano a la unidad.

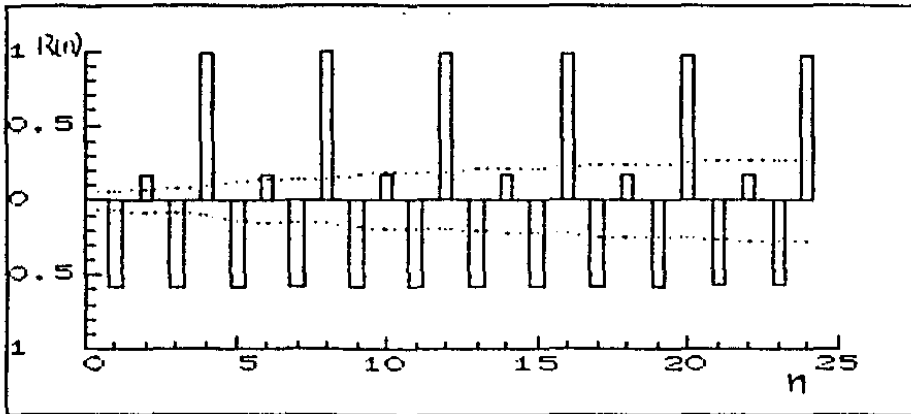


Fig. 24 Función de autocorrelación, donde $b = 11.9$, $a = 0.25$.
Se observa equilibrio de período cuatro.

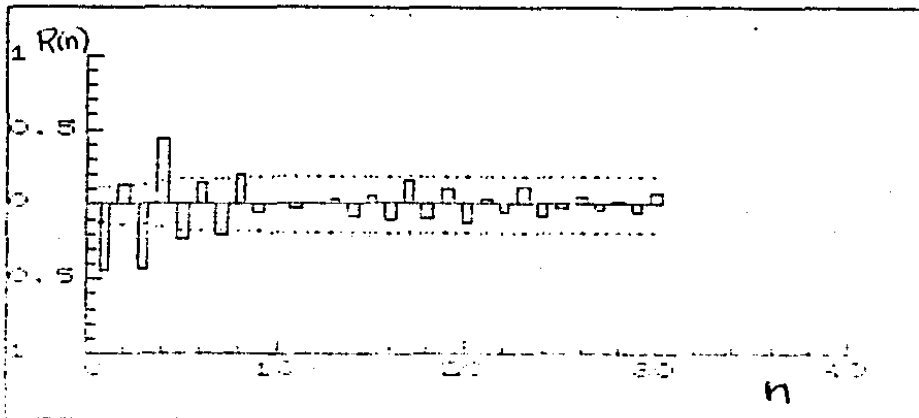


Fig. 25 Función de autocorrelación, donde $b = 18$, $a = 0.25$.
Se observan las oscilaciones de los valores de R en torno al cero que tipifican al régimen caótico.

Es interesante sin embargo comparar estos resultados con los obtenidos a partir de una serie de datos completamente aleatorios (Fig. 26).

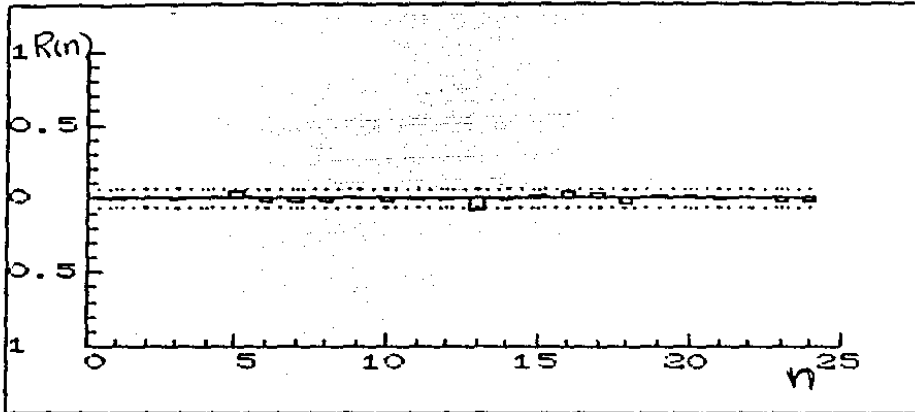


Fig. 26 Función de autocorrelación con una serie de datos aleatorios. Los valores de r son muy bajos y oscilan irregularmente en torno al cero.

En primer lugar en este caso la oscilación en torno al cero es mínima. los valores de r siempre caen por debajo de los intervalos de confianza, para fines prácticos su valor es cero. En el caos determinístico por el contrario, se observa cierta regularidad en dichas oscilaciones. se observan claramente en figura 33.

Frecuentemente al aplicar la función de autocorrelación a series de tiempo obtenidas con datos de campo, los resultados pueden ser muy similares a los obtenidos con los datos del modelo. En el primer caso el comportamiento se interpreta como una señal periódica debilitada a causa del ruido provocado por factores medioambientales. En el caso del modelo aquí propuesto se trata de un rasgo distintivo del caos determinístico, no hay fuente de ruido alguna y por lo tanto se observa exclusivamente la señal dinámica.

A continuación se muestra el espacio de fase correspondiente a un valor del parámetro b igual a 18 y un valor de a igual a 0.25. Se observa que todas las trayectorias son atraídas hacia cierta región del espacio fase, este conjunto atractor no periódico es conocido como atractor extraño.

Una trayectoria puede visitar todos los puntos del atractor en el curso del tiempo, la segunda característica importante es su sensible dependencia de las condiciones iniciales.

En la fig.28 se representa un diagrama de x_t vs. t para los mismos valores del parámetro, en donde se puede apreciar el carácter caótico del comportamiento.

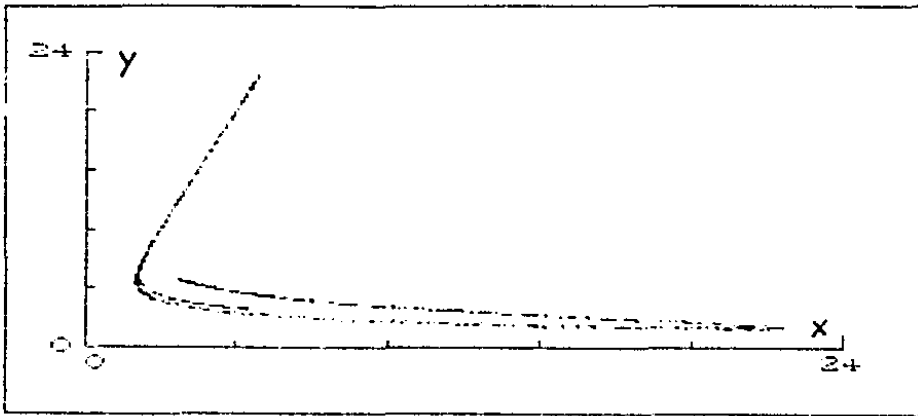


Fig. 27 Espacio fase donde $a = 0.25$ y $b = 18$. Se observa la forma del atractor extraño.

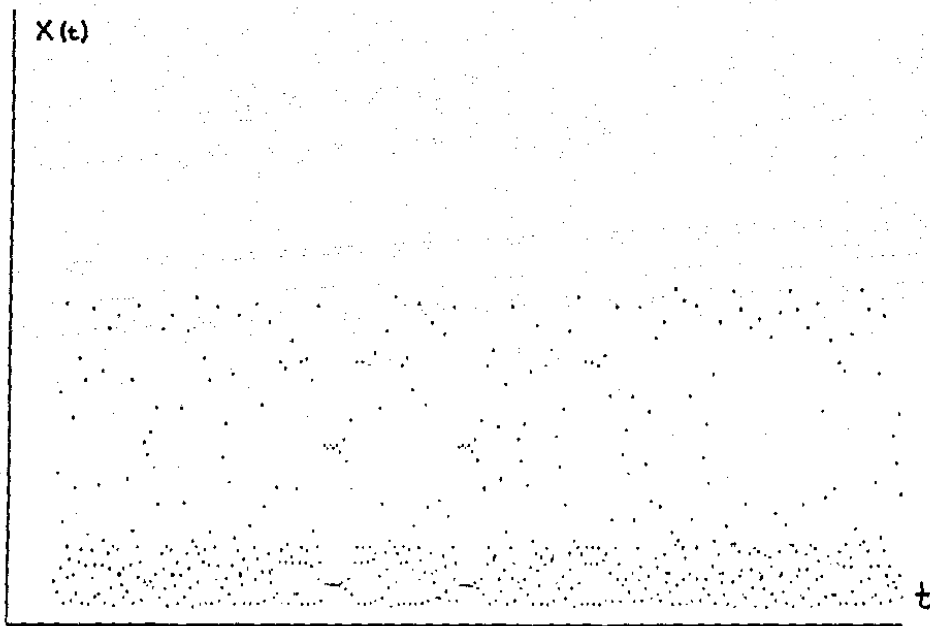


Fig.28 Diagrama de X_t vs t , para un valor de $b = 18$

En el diagrama de bifurcaciones (Fig.20) aparecen tres ventanas periódicas muy conspicuas, dos de ellas las ubicamos en $b = 18.8$ y $b = 33.2$, para un valor de a igual a 0.25 . (Fig.29 y 30)

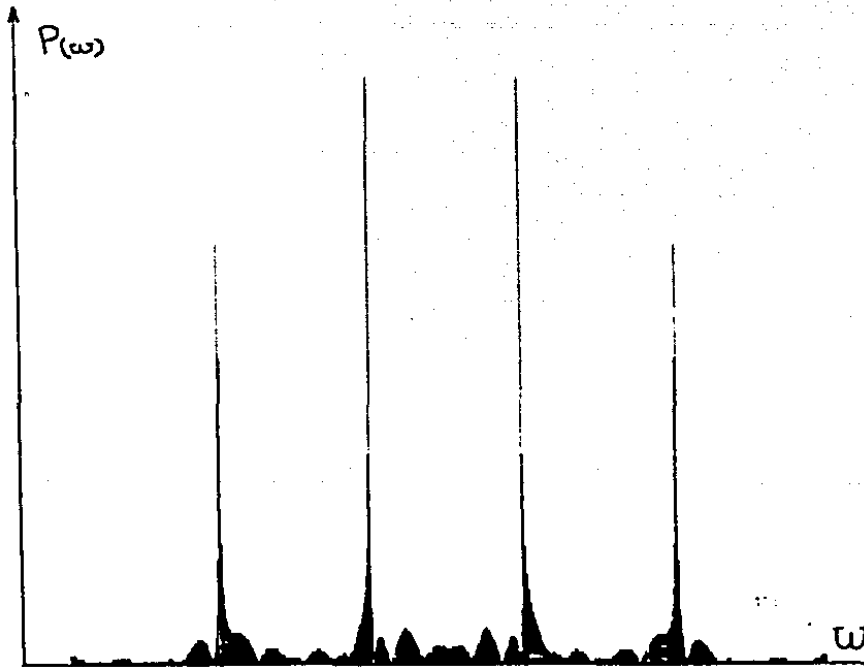
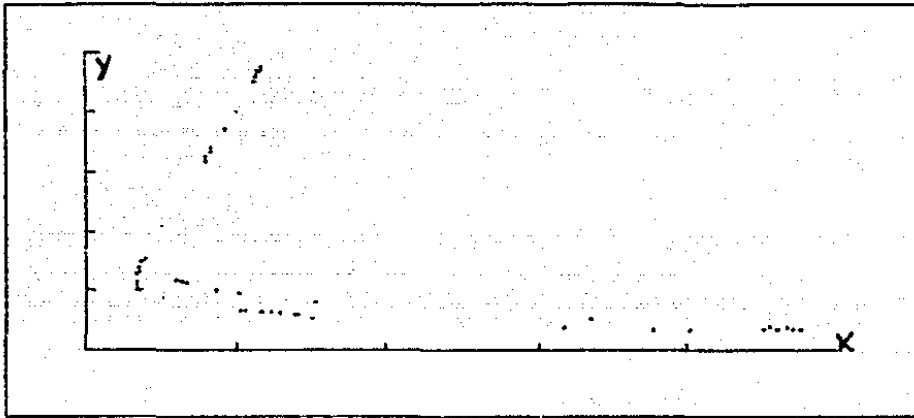


Fig.29 a) Espacio de fase correspondiente a un valor del parametro b igual a 10. Se observa concentración de puntos en ciertos valores.
 b) Espectro de potencias para el mismo valor de b , se observa comportamiento periódico.

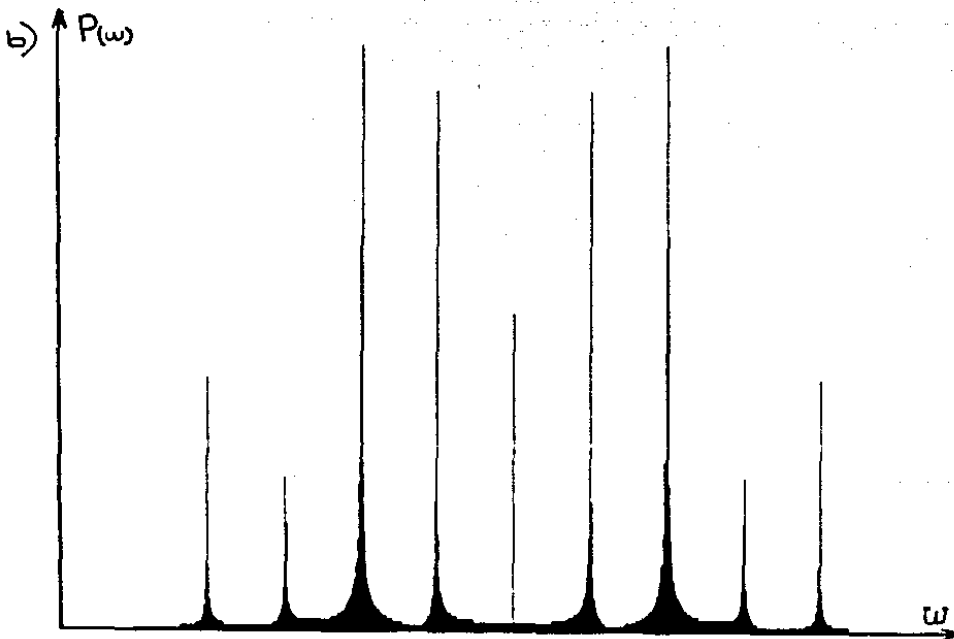
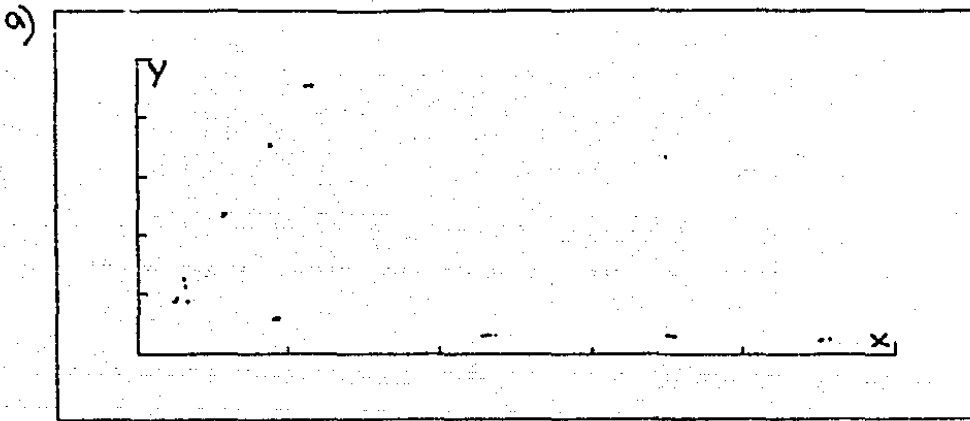


Fig.30 a) Espacio de fase $b=33.8$, $a=0.25$
 Se observa convergencia hacia 8 puntos de equilibrio.
 b) Espectro de potencias para los mismos parámetros, las
 frecuencias evidencian periodicidad

y

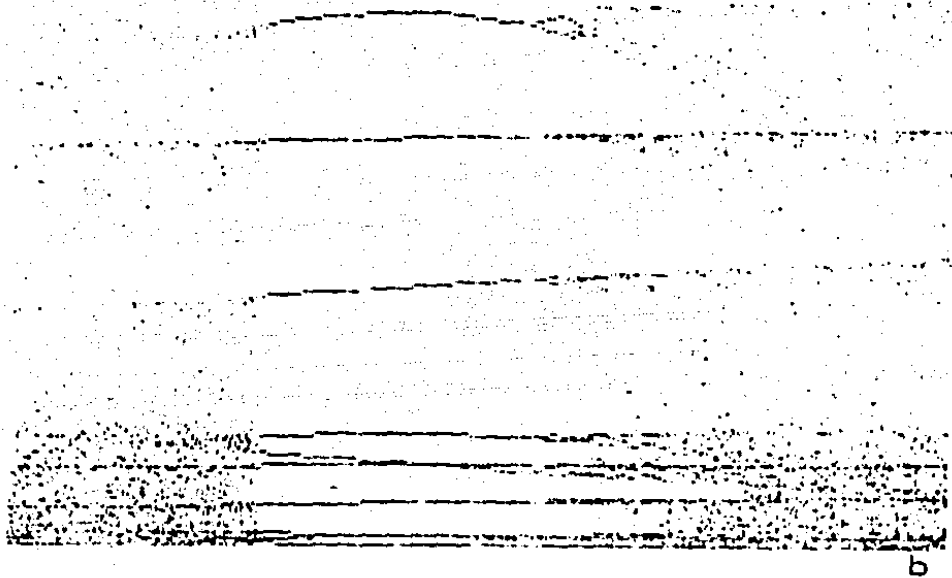


Fig.31 Ampliación del diagrama de bifurcaciones donde se observa la ventana periódica. El parámetro b toma valores entre 33 y 35.

Finalmente aparece una órbita de periodo tres, para un valor del parámetro b igual a 44.8, fijando a en 0.25 (Fig.33).

A partir de este valor se entra nuevamente en un proceso de bifurcaciones sucesivas de orden tres.

A continuación se muestran las figuras correspondientes al plano fase para un valor cercano a la aparición de la órbita de periodo tres, en la cual se observa el atractor extraño característico del caos determinístico, posteriormente con un pequeño incremento del parámetro b se observa en el espacio de fase tres puntos atractores. (Fig. 32 y 33)

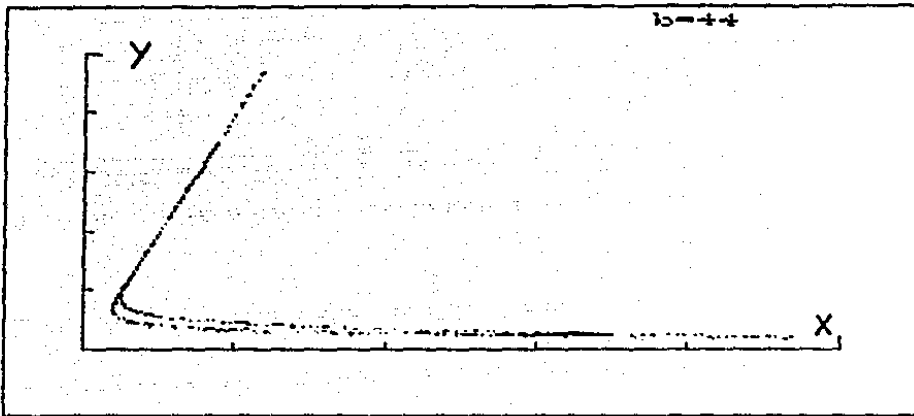


Fig.32 Espacio de fase, $a=0.25$, $b=44$. Se muestra el atractor extraño

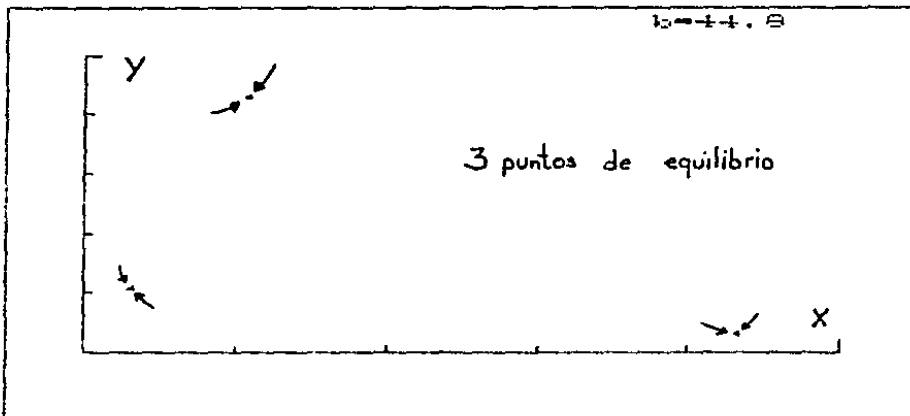
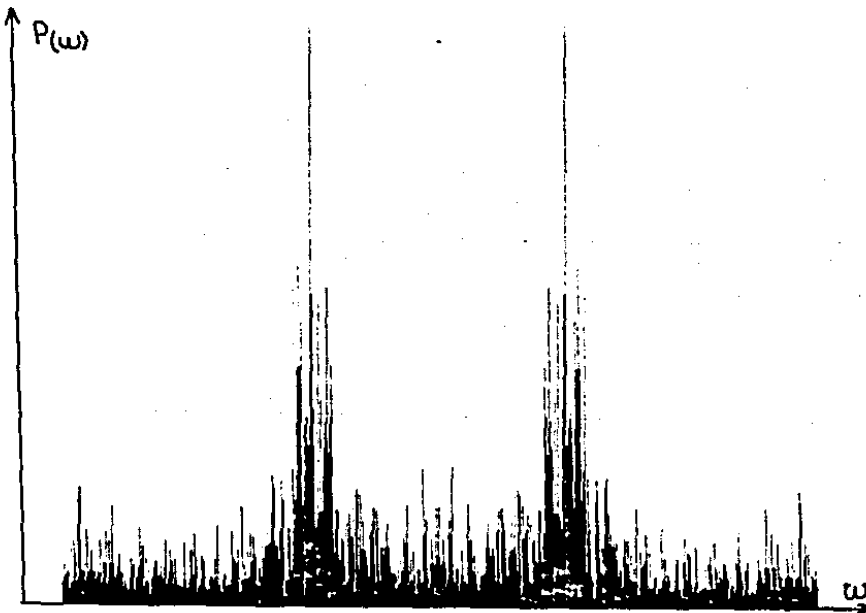
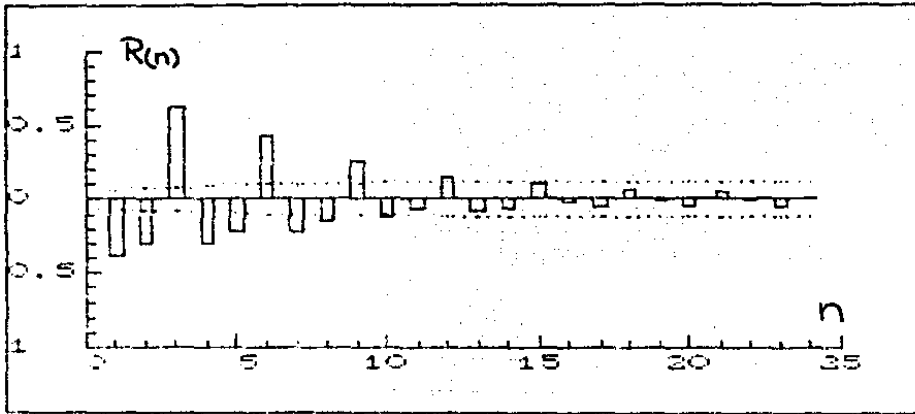


Fig.33 Espacio de fase, $a=0.25$, $b=44.8$. Órbita periódica de período tres.



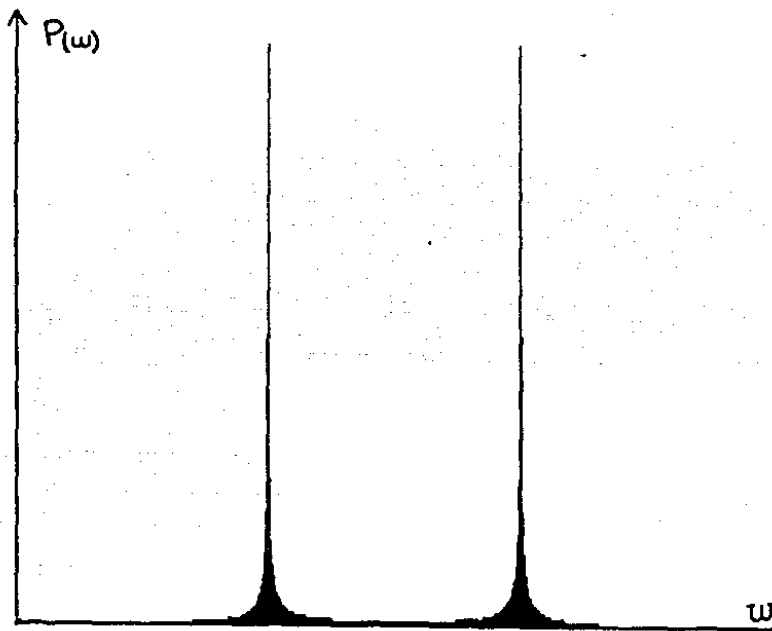


Fig. 36 Espectro de potencias correspondiente a una órbita de período tres. $a = 0.25$, $b = 44.8$.

CAPITULO IV

CONCLUSIONES

Los dos primeros capítulos del presente trabajo corresponden a una investigación bibliográfica y sistematización del material reunido que incluye las principales conclusiones acerca de la evolución de la modelación matemática en dinámica de poblaciones, así como de los principales mecanismos de regulación dependiente de la densidad que se han reportado en poblaciones naturales y de laboratorio.

En los años setentas se inicia el estudio de modelos no lineales en ecología con los trabajos de May (1974, 1976), Li y Yorke (1975) y May y Oster (1976). A partir de estos trabajos se han desarrollado modelos que representan dinámicas complejas.

Citaremos algunos de los ejemplos más importantes de caos en modelos ecológicos. En primer término el ya clásico modelo desarrollado por May y Oster (1976) cuyas propiedades dinámicas ya hemos comentado en el capítulo I. May (1980) propone un modelo con dinámica continua y obtiene un sistema de número infinito de dimensiones a partir de una ecuación diferencial con retardo. Gilpin (1979) desarrolla un modelo utilizando un sistema de tres ecuaciones diferenciales que representan el crecimiento de tres especies, un depredador y dos presas.

Schaffer (1987) trabaja con un sistema correspondiente a una interacción planta - herbívoro, donde incluye fluctuaciones estacionales en la calidad de la planta. Por último señalaremos el modelo de cuatro ecuaciones diferenciales que describen la incidencia de ciertas epidemias de enfermedades eruptivas como el sarampión (Anderson y May, 1982).

El primer hecho relevante es el gran potencial de este tipo de modelos para producir una diversidad de comportamientos dinámicos. En nuestro caso se trata de un modelo determinístico, con dos parámetros libres, que concibe una población estructurada y que es

capaz de producir una variedad de conductas dinámicas como la estabilidad de los atractores de periodo uno, dos, cuatro y ocho, aparición del atractor extraño con una infinidad de orbitas periódicas no atractoras y posteriormente una sucesión de intermitencias periódicas.

Este modelo estructura a la población en dos clases, con sólo una de ellas regulada por mecanismos dependientes de la densidad. La propuesta, además de facilitar el manejo algebraico, está sugerida por el comportamiento de poblaciones reales. En el capítulo II mencionamos algunos ejemplos reportados como es el caso del escarabajo *Henosepilachna niponica*, que mediante algún mecanismo fisiológico controla la tasa de ovoposición en respuesta a la densidad de huevos y al deterioro de las hojas de las cuales se alimenta. (Ogushi y Savada, 1985) También se mencionó a la población de langostas *Chorthippus brunneus*, donde el mecanismo dependiente de la densidad también actúa a través de la fecundidad. (Segon y Mortimer, 1981) Otro ejemplo es el de la mariposa *Sandía xami*, para la cual existe evidencia de una relación negativa entre el número de huevos ovopositados y el porcentaje de sobrevivencia de éstos. (Benrey, 1986)

Estas evidencias de campo, y la observación que surge también de la literatura, de que la regulación generalmente se presenta en un sólo estadio de desarrollo o edad, o en más de uno que podemos agrupar, hicieron posible el planteamiento de dividir a la población en dos clases, la primera independiente de la densidad y la segunda que es controlada a través de un parámetro de fecundidad afectado por una función exponencial negativa del número de individuos presentes en la primera clase.

La relevancia del parámetro b , que representa la fecundidad dependiente de la densidad, es muy clara, ya que las diferentes dinámicas aparecen al variar su valor.

El parámetro a , que representa la probabilidad de sobrevivencia en la primera clase, también juega un papel importante, pues para cada valor de a se fijan los valores de b que dan lugar a los cambios cualitativos de la dinámica.

Para valores pequeños del parámetro a , el proceso de bifurcaciones sucede para valores de b más bajos y la amplitud de la órbita es mayor. (Fig. 35 y 36)

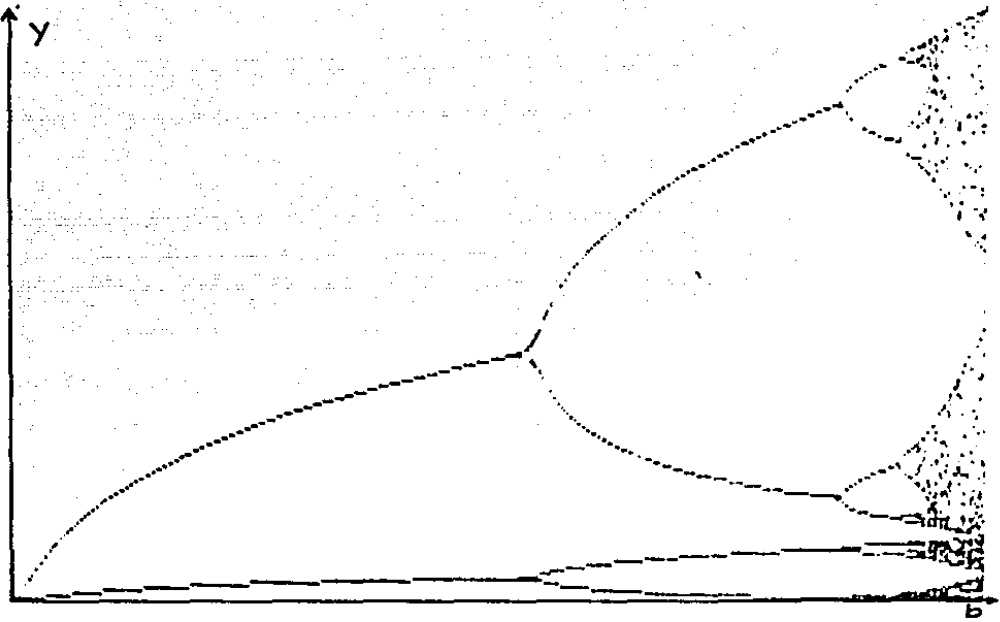


Fig. 35 Diagrama de bifurcaciones, $a = 0.125$ y b toma valores entre 1 y 19



Fig. 36 Diagrama de bifurcaciones, $a = 0.5$, b toma valores entre 1 y 19.

Dada la interpretación de a , diríamos que cuando la sobrevivencia es baja, la población es más sensible al fenómeno de regulación dependiente de la densidad. Para valores de b pequeños se alcanzan rápidamente las densidades críticas que dan lugar a bifurcaciones, siendo la amplitud de dichas oscilaciones muy pronunciadas. Cuando la probabilidad de permanencia es alta parecería que la población es menos sensible a incrementos en el parámetro densodependiente, las bifurcaciones de los atractores surgen para valores mayores del parámetro, la población en términos generales es más estable, en el sentido de que fluctuaciones en b no alteran fácilmente el comportamiento dinámico de la población.

La frontera que delimita las zonas correspondientes al equilibrio de periodo uno y dos en el espacio de parámetros se calculó y se obtuvo su expresión analítica que corresponde a una función exponencial del parámetro a . Los demás valores de b en donde ocurren bifurcaciones se calcularon numéricamente, sin embargo de acuerdo a la trayectoria de los puntos se puede suponer que las fronteras corresponden a una familia de funciones exponenciales que sólo varían por alguna constante.

Para evidenciar el comportamiento caótico se utilizaron métodos tales como el espectro de potencias y la función de autocorrelación. El atractor extraño aparece en los espacios de fase construidos para diferentes valores del parámetro b , una vez alcanzada la frontera de acumulación de bifurcaciones. Estos métodos utilizados para evidenciar el régimen caótico en el modelo se podrían también emplear para detectar el caos en la naturaleza a partir de una serie de tiempo o sea de un conjunto de observaciones obtenidas secuencialmente en el tiempo. El espectro de potencias permite expresar los datos como una serie de frecuencias llamadas frecuencias de Fourier. Para un fenómeno periódico el aspecto del espectro de potencias será la presencia de picos conspicuos correspondientes a las frecuencias del fenómeno. En el extremo opuesto de un fenómeno completamente aleatorio esperaríamos observar una banda en el espectro donde todas las frecuencias contribuyan por igual a la varianza. En el caso del caos determinístico se observa una situación

intermedia, no es la banda típica del ruido, se observan picos que denotan cierta regularidad, sin embargo estos picos son más o menos densos en el intervalo.

La transformada de Fourier es también una técnica usada para evidenciar la dinámica subyacente de un fenómeno que tenga señales ruidosas superpuestas.

Precisamente esta es la dificultad mayor que se presenta al trabajar con datos reales, distinguir si existe alguna señal dinámica aunque esta se enmascare por la presencia de una gran cantidad de variables que fluctúan aleatoriamente.

Entonces un primer paso para detectar caos en situaciones reales podría consistir en la aplicación de alguna técnica de alisamiento de los datos que nos permita ver con mayor claridad la señal dinámica. Aun así un sistema real tiene n dimensiones y desconocemos el número de variables que determinen su dinámica. Cuando tenemos un sistema de una, dos o tres dimensiones la construcción del espacio fase es un camino útil para observar los diferentes estados por los cuales atraviesa el sistema a través del tiempo.

Una alternativa interesante es sugerida por Takens (1981) para construir un espacio de fase n dimensional a partir de una serie de tiempo univariada. La idea consiste en construir una serie de tiempo con sólo una variable (x_t) que podamos medir y escoger un cierto valor de retardo T . Graficar en el espacio fase los puntos definidos por: $x(t)$ vs. $x(t+T)$, $x(t+T)$ vs. $x(t+2T)$, etc.

Se experimenta con diferentes valores de T y se obtienen así una serie de atractores en el espacio fase cuyas dimensiones pueden medirse y posteriormente graficarlas contra el número de dimensiones usadas en cada intento: dicha relación se satura en cierto valor correspondiente al número de variables que determinan la dinámica del fenómeno.

En consecuencia a través del valor de la dimensión fractal se obtiene información acerca del número de grados de libertad que tiene el fenómeno.

Si bien las alternativas planteadas constituyen caminos metodológicos susceptibles de recorrerse ayudados por la existencia de un número importante de programas de cómputo; existe la dificultad de obtener series de tiempo suficientemente largas

donde la variable se haya medido siempre a intervalos regulares. Sin embargo hay ejemplos de detección de caos en sistemas ecológicos, tal es el caso del ciclo del linco canadiense (Schaffer, 1984), explosiones de crecimiento en la población de *Thrips imaginins* (Schaffer y Kot, 1989) y ciclos epidemiológicos en poblaciones humanas (Schaffer y Kot, 1986).

Otro aspecto que nos atrae es pensar en los posibles papeles que pueda jugar el caos determinístico en la naturaleza. En este sentido existen una serie de especulaciones o propuestas promisorias en diferentes áreas de trabajo.

Existe evidencia experimental de oscilaciones caóticas en las poblaciones de células sanguíneas (Laseta, 1977 citado por Vidal, 1988). Se han propuesto modelos con base en la conocida capacidad de la médula ósea para cambiar la producción cuando el número de células sanguíneas cambia.

También en genética poblacional se han explorado posibles aplicaciones de sistemas caóticos que modelen la frecuencia de un cierto alelo con respecto a la población total.

En teorías acerca del origen de la vida se desarrolló un modelo para el origen de polímeros prebiológicos en el cual la generación de diversidad de secuencias es dirigida por reacciones de dinámica caótica (Nicolis, et al. 1984, citado por Conrad, 1986).

Modelos de dinámica neuronal también pueden presentar soluciones caóticas, cumpliendo, probablemente, funciones de defensa al incrementarse la exploración de comportamientos, un organismo cuya conducta es impredecible es menos vulnerable frente a los depredadores (Conrad, 1987). Por ejemplo el vuelo de algunas mariposas tiene sus bases en un mecanismo neuronal caótico. Se especula también que otra posible función del caos sería prevenir la pérdida de diversidad y por lo tanto la adaptabilidad (Conrad, 1987).

En el capítulo II intentamos hacer un seguimiento de las principales opiniones, propuestas y polémicas acerca de las posibles causas que determinan los cambios en los tamaños poblacionales.

Las poblaciones son reguladas de manera dependiente de la densidad, o en realidad sus fluctuaciones sólo son resultado de

las cambiantes condiciones medioambientales ?. Para dar una posible respuesta a esta pregunta comenzaremos por hacer ciertas restricciones de lenguaje.

Al concluir el segundo capítulo abandonamos el término regulación para referirnos a los efectos densodependientes. Luego de los resultados obtenidos a partir del modelo resultan más evidentes las razones.

En general se entiende la densodependencia como una relación inversa entre la tasa de crecimiento per capita de una población y su correspondiente densidad. En el trabajo de Strong (1984), que ya se ha mencionado, se cuestiona el carácter monótonicamente decreciente de esta relación que define como densodependencia explícita y propone la idea de debilidad e intermitencia en la densodependencia. Los resultados del modelo nos llevan a cuestionar el clásico concepto de regulación densodependiente y también a dar respuesta a planteamientos como el de Strong. De hecho una población cuya dinámica corresponda a un atractor extraño es tan impredecible como aquella que plantearía un modelo estocástico que incluya un gran número de variables, aunque su comportamiento estará determinado por efectos dependientes de la densidad.

La rica dinámica desplegada por simples mecanismos densodependientes sugieren una explicación alternativa a las fluctuaciones en ciertas poblaciones. Nos inclinamos a pensar que los efectos dependientes de la densidad tendrán mayor incidencia en poblaciones con ciclos de vida muy cortos o muy largos. En ambos casos las fluctuaciones meteorológicas no son suficientes para explicar violentos cambios en los tamaños poblacionales o incluso extinciones locales.

Desde el punto de vista metodológico es relevante la observación de May (1989) acerca de las limitaciones de los métodos clásicos usados para la detección de densodependencia, tales como el análisis del factor k . Esta observación sugiere la ampliación y la búsqueda de nuevos métodos.

Hassell (1987) trabajando con la mosca blanca *viburnum* y con datos generados en computadora, demostro en que medida la escala de estudio de la población puede afectar la búsqueda de efectos densodependientes. En el caso de la mosca detectaron la

densodependencia a nivel de las hojas, aunque globalmente en el arbusto esta no se evidenciara.

Basandonos en estos resultados, el surgimiento del caos deterministico en poblaciones con heterogeneidad espacial y distribucion parchada puede explicar fenomenos tan comunes como la extincion local.

Por otra parte como hemos señalado la detección del caos deterministico a partir de series de tiempo no es sencillo, y sus dificultades estriban en la separación de la señal ruidosa de la señal dinámica así como en la determinación del número de variables que influyen en la dinámica subyacente en el fenomeno. Por ultimo tambien subrayamos como dificultad metodologica la obtencion de series de tiempo lo suficientemente largas.

Para finalizar señalamos las posibles perspectivas de desarrollo del trabajo en proyectos ulteriores. Perspectivas de ampliación y profundización tanto desde el punto de vista teorico como practico. En cuanto al aspecto teorico la riqueza desplegada nos plantea muchas interrogantes aun no resueltas para modelos en dos dimensiones, quedan como puntos a desarrollar el analisis algebraico de la estabilidad de periodos mayores a uno, la exploración de funciones que delimiten las fronteras de la primeraventana caótica, el desarrollo de otros metodos para demostrar el regimen caotico, el calculo de la dimension del atractor extraño, etc.

Desde el punto de vista practico, la perspectiva natural es precisamente la determinacion de los parametros a y b en poblaciones reales que presenten regulación dependiente de la densidad a partir de tablas de vida y su comparación con los resultados del modelo, aplicación de las tecnicas comentadas y exploracion de otras.

APENDICE

Algunas definiciones matematicas :

Def. 1.-

Atractor extraño : (Ruelle y Takens, 1971)

Infinita coleccion A con las siguientes propiedades :

- i) A es invariante bajo $f(\cdot)$ i.e $f(A) = A$
- ii) A tiene una órbita que es densa en A
- iii) A tiene una vecindad a de puntos cuyas orbitas tienden asintóticamente a A : $\lim_{t \rightarrow \infty} f^{(t)}(a) \subseteq A$

Def.2.-

Caos determinístico : (Sastre, 1988)

No \exists órbitas periódicas atractoras, pero \exists infinitas orbitas periódicas repulsoras.

i) El conjunto de los puntos periódicos es denso o sea que para cualquier $x \in [0,1]$ es limite de una sucesion de puntos (x_n) que pertenecen a orbitas periódicas.

ii) El sistema es topologicamente transitivo

$$f^n(A) \cap B \neq \emptyset$$

iii) El sistema tiene sensibilidad respecto a las condiciones iniciales, o sea que las órbitas de puntos todo lo cercanos que se desee con el transcurso de las generaciones se van separando exponencialmente.

$$\exists \delta \geq 0 \quad \text{sean } x_0, x_1 \in X, \exists n \in \mathbb{N} \\ |f^n(x_0) - f^n(x_1)| \geq e^{n\delta} |x_0 - x_1|$$

Los exponentes de Liapunov miden esta separación exponencial. Def.3

Def. 3.-

Exponentes de Liapunov : (Schuster, 1984)

En un régimen caótico, puntos cercanos son separados bajo la acción de un sistema como el siguiente : $x_{n+1} = f(x_n)$

Los exponentes de Liapunov miden esta separación exponencial.

Dados los puntos x_0 , $x_{0+\epsilon}$ todo lo cercanos que se desee, después de n iteraciones de f , la distancia entre los correspondientes elementos de la órbita viene dada por:

$$|f^n(x_0 + \epsilon) - f^n(x_0)| = \epsilon e^{n\lambda(x_0)}$$

haciendo ahora $n \rightarrow \infty$ y $\epsilon \rightarrow 0$ se obtiene :

$$\lambda(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} \lim_{\epsilon \rightarrow 0} \frac{1}{n} \ln \left[\left| \frac{f^n(x_0 + \epsilon) - f^n(x_0)}{\epsilon} \right| \right]$$

lo cual puede ser escrito en forma abreviada :

$$\lambda(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \left| \frac{df^n(x_0)}{dx} \right|$$

Que es la expresión formal del exponente de Liapunov. Esto significa que $e^{\lambda(n\Delta t)}$ es el factor promedio por el cual la distancia entre puntos adyacentes es dilatada después de una iteración.

Transformación de similaridad :

Se modifica el original sistema de coordenadas a un nuevo sistema de referencias, bajo las siguientes transformaciones lineales no singulares :

$$\eta = \phi H \quad , \quad \xi = H^{-1} \psi \quad , \quad |H| \neq 0$$

donde ξ es el vector columna correspondiente a la distribución de edades de la población, η es el vector renglón asociado a cada vector ξ y cuyo producto escalar, $\eta \alpha \xi \alpha$, es el cuadrado de la logitud del vector $\xi \alpha$.

H es la matriz diagonal con los elementos $(P_0 P_1 P_2 \dots P_{k-1})$, $(P_1 P_2 P_3 \dots P_{k-1})$, ..., $(P_{k-2} P_{k-1})$, P_{k-1} , 1 que se obtienen directamente de los datos de supervivencia de la tabla de vida.

Bajo el nuevo sistema de referencia definido por las transformaciones lineales arriba mencionadas, se obtiene:

$$A \xi \alpha = \xi \alpha$$

$$H A H^{-1} \psi \alpha = \psi \alpha$$

$$B \psi \alpha = \psi \alpha$$

El efecto de esta transformación sobre los elementos de A es reemplazar los correspondientes valores P_x de la subdiagonal por una serie igual a la unidad.

Las matrices A y B tienen la misma ecuación característica y en consecuencia las mismas raíces.

En términos biológicos significa que a través de la transformación lineal del sistema original de coordenadas, se define una población hipotética en la cual los individuos tienen un 100% de sobrevivencia excepto en el último grupo donde todos mueren en la unidad de tiempo. Simultáneamente se da un ajuste en las tasas de fecundidad de forma que la población hipotética tenga la misma tasa de crecimiento que la población original. (Leslie, P. 1945)

En el modelo propuesto en este trabajo la matriz original es:

$$A = \begin{bmatrix} a & b \exp(-xt) \\ c & 0 \end{bmatrix}$$

y la matriz

$$H = \begin{bmatrix} c & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

donde

$$H A H^{-1} = \begin{bmatrix} a & cb \exp(-xt) \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

que corresponde a la matriz B con la cual se trabajo.

REFERENCIAS

- Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. (1954) The distribution and abundance of animals. Chicago. University of Chicago Press.
- Banerjee, B. (1973) "A key factor analysis of population fluctuations in Andraca bipunctata". Bull. Ent. Res., 195-201.
- Bauer, Gerhard (1985) "Population ecology of Pardia tripunctata Schiff. and Notocelia roborana Den. and Schiff. (Lepidoptera, Tortricidae) an example of equilibrium species". Oecologia, 65.437-441.
- Beddington, J.R. (1974) "Age distribution and stability of populations models". Journal Theoretical Biology, (47).
- Begon, M., Harper, J. y Townsend, C. (1986) Ecology. Individuals, Populations and Communities. Oxford. London. Blackwell Scientific Publications.
- Begon, M. y Mortimer, M. (1981) Population Ecology. Oxford. Blackwell Scientific Publications.
- Bellows, T.S. (1981) "The descriptive properties of some models for density dependence". Journal of Animal Ecology, 50. 139-156.
- Boucher, D., James, S. y Keeler, K. (1982) "The ecology of mutualism". Ann. Rev. Ecol. Syst., 13. 315-347.
- Caswell, Hal (1982) "Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles". Ecology, 63 (5), 1223-1231.
- Connell, J., Sousa, W. (1983) "On the evidence needed to judge ecological stability or persistence". The American Naturalist, 121 (6), 789-824.
- Conrad, M. (1986) "¿Cuál es el uso del caos?" en Chaos, Manchester, University Press, 3-13.

- Crutchfield, James et al. (1986) "Chaos", Scientific American, 255 (6), 38-49.
- Ehrlich, P. R., Birch, L. C. (1967) "The balance of nature and population control", en Readings in Population and Community Ecology, W. B. Saunders Company, Philadelphia, 395-405.
- Eisenberg, Robert M. (1966) "The regulation of density in a natural population of the pond snail, Lymnaea elodes", Ecology, 47(6), 889-906.
- Fretwell, Stephen, D. (1972) Populations in a seasonal environment, Princeton, University Press.
- Glendinning, P. y Stark, J. (1988) Computing and experiments. An introduction to computational dynamics, Trieste, Italy, International Centre for theoretical Physics.
- Guckenheimer, J., Oster, G. y Ipaktchi, A. (1977) "The dynamics of density dependent population models", Journal Mathematical Biology, 4 (2), 101-147.
- Hansky, I. (1981) "Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation", Oikos, 37 (3), 306-312.
- Hassell, Michael (1980) "Foraging strategies, population models and biological control: a case study", Journal of Animal Ecology, 49, 603-628.
- Hassell, M.P. y Comins, H.N. (1976) "Discrete time models for two-species competition", Theoretical Population Biology, 9, 202-221.
- Hassell, M.P., Lawton, J.H. y May, R.M. (1975) "Patterns of dynamical behaviour in single-species populations", Journal of American Ecology, 45 (2), 472-486.
- Hassell, M.P., Southwood, T.R y Reader, P.M. (1987) "The dynamics of the viburnum whitefly (Aleurotrachelus jelinekii): a case study of population regulation", Journal of Animal Ecology, 56, 283-300.

- Hirsch, M. W. y Smale, S. (1983) Ecuaciones diferenciales, sistemas dinámicos y álgebra lineal, Madrid, Alianza Editorial.
- Hofstadter, Douglas (1981) "Temas metamágicos". Scientific American, (64), Nov. 1981
- Hutchinson, G.E. (1981) Introducción a la ecología de poblaciones, Barcelona, Blume.
- Kingsland, Sharon (1985) Modeling nature, Chicago y London, The University Chicago Press.
- Lefcovitch, L.P. (1965) "The study of population growth in organisms grouped by stages", Biometrics, 21, 1-18.
- Leslie, Patrick (1945) "On the use of matrices in certain population mathematics", Biometrika, 33, 183-212.
- Leslie, Patrick (1948) "Some further notes on the use of matrices in population mathematics", Biometrika, 35, 213-245.
- Lotka, Alfred J. (1969) Teoría analítica de las oscilaciones biológicas, Santiago de Chile, Centro Latinoamericano de Demografía.
- Malthus, Thomas, R. (1951) Ensayo sobre el principio de la población, México, Fondo de Cultura Económica.
- May, Robert (1976) "Simple mathematical models with very complicated dynamics", Nature, 261 (5560), 459-467.
- May, Robert (1976) Theoretical Ecology, London, Blackwell Scientific Publications.
- May, Robert (1987) "Chaos and the dynamics of biological populations", Proc. Roy. Soc. Lond. A, 413, 27-44.
- May, Robert (1989) "Detecting density dependence in imaginary worlds", Nature, 338, 16-17.

- May, R. y Oster, G. (1976) "Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models". American Naturalist, 110 (1974), 573-599.
- Maynard Smith, J. (1977) Ideas matemáticas en biología. México. C.E.C.S.A.
- Maynard Smith, J. (1978) Models in ecology. Cambridge. Cambridge University Press.
- McCauley, E., Murdoch, W. (1987) "Cyclic and stable populations: Plankton as paradigm". The American Naturalist, 129, 97-121
- Meadows, Donella, H et al. (1972) Los límites del crecimiento. México. Fondo de Cultura Económica.
- Murdoch, William, W. (1960) "Community structure, population control, and competition - a critique", en Readings in Population and Community Ecology, W. B. Saunders Company, Philadelphia, 387-394.
- Murray, Bertram, G. (1982) "On the meaning of density dependence". Springer Verlag, 270-373.
- Nicholson, A.J. (1957) "The self adjustment of populations to change". Cold Spring Harbor, 22, 153-173.
- Ohgushi, T. y Sawada, H. (1985) "Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady bee tle Henosepilachna niponica". Journal of Animal Ecology, 54, 781-796.
- Okubo, Akira (1980) Diffusion and Ecological Problems : Mathematical Models. Berlin. N.York. Springer-Verlag.
- Poodoler, H. y Rogers, D. (1975) "A new method for the identification of key factors from life-table data". Journal of Animal Ecology, 44, 85-114.
- Rescigno, A. y Richardson, I. (1977) "The struggle for life: I. two species". Bulletin of Mathematical Biophysics, 29, 377-388.

- Rorres, Ch. y Anton, H. (1979) Aplicaciones de Álgebra lineal. México, Limusa.
- Royama, T. (1981) "Evaluation of mortality factors in insect life table analysis". Ecological Monographs, 51 (4), 495-505.
- Sarukhán, José (1973) "Mecanismos de regulación de poblaciones vegetales", en Tópicos de ecología contemporánea. México, Fondo de Cultura Económica.
- Sastre Vidal, L. y Mansilla Corona, R. (1988) Modelación matemática de sistemas biológicos. Cuba, Centro Nal. de Investigaciones Científicas.
- Schuster, Heinz (1984) Deterministic chaos. Physik-Verlag.
- Schaffer, William (1984) "Stretching and folding in lynx fur returns: evidence for a strange attractor in nature?". The American Naturalist, 124 (6), 798-820.
- Schaffer, W.M. y Kot, M. (1986) "Differential systems in ecology and epidemiology" en Chaos. Princeton University Press, 158-176.
- Schaffer, W.M. y Kot, M. (1987) "Chaos in ecological systems: The coals that newcastle forgot". Trends in Ecol. and Evol., 1, 58-63.
- Slobodkin, L., Smith, F. y Hairston, N. (1960) "Community structure, population control, and competition", en Readings in Population and Community Ecology. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 382-386.
- Slobodkin, L., Smith, F. y Hairston, N. (1967) "Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature", en Readings in Population and Community Ecology. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 406-421.
- Stenning, M., Harvey, P. y Campbell, B. (1988) "Searching for density-dependent regulation in a population of pied flycatchers Ficedula hypoleuca". 57, 307-317.
- Steva, Lourdes (1986) "Matemáticas y caos". Ciencias, 8-13.

Strong, Donald (1984) "Density-vague ecology and liberal population regulation in insects" en A New Ecology, John Wiley & Sons, 313-324.

Valentei, D. (1978) Teoría de la población, Moscú, Progreso.

Varley, G.C., Gradwell, G.R. y Hassell, M.P. (1975) Insect population ecology, Oxford, Blackwell Scientific Publications.