

Modelos de crecimiento de poblaciones biológicas: Un enfoque de dinámica de sistemas

*Simulation of the dynamics of biological populations:
A Systems dynamic approach*

Giampaolo Orlandoni Merli*

Resumen

La administración de los recursos renovables ha estado fundamentada en el concepto de máximo rendimiento sustentable, según el cual el inventario de los recursos biológicos no puede sobreexplotarse sin una pérdida final de productividad. Este concepto se basa en esquemas de crecimiento biológico. El objeto de este trabajo es presentar algunos modelos de crecimiento bajo el enfoque de dinámica de sistemas, lo cual permite estudiarlos mediante simulación y análisis de sensibilidad. Se presentan los principios del modelaje de ecosistemas, los modelos clásicos de crecimiento (exponencial y logístico) y en anexo, los fundamentos de la dinámica de sistemas.

1. Introducción

La Ecología puede definirse como el estudio de sistemas a un nivel en el cual, los individuos o todos los organismos, pueden considerarse como elementos de interacción, ya sea entre ellos mismos o con una matriz ambiental ampliamente organizada; por eso la Ecología puede entenderse como la Biología de los Ecosistemas (Margaleff, 1971).

En este artículo, se plantea el estudio de modelos de poblaciones biológicas según el enfoque sistémico y, específicamente, a través de la metodología de dinámica de sistemas; su implementación se logra mediante el uso del *software* apropiado para la simulación de sistemas continuos.

* Universidad de Los Andes, Instituto de Estadística Aplicada y Computación

2. Modelaje en ecosistemas

Un sistema puede considerarse como cualquier fenómeno compuesto, al menos, de dos elementos separados, entre los cuales existe cierta interacción (Hall and Day, 1977). El estudio de los sistemas de la naturaleza comienza en el ámbito de organismos individuales y va ascendiendo en complejidad. Así, un conjunto de individuos de la misma especie define una población; una población, junto con otras poblaciones de animales y plantas, con las que interactúa y comparte un ambiente, forman una comunidad; las comunidades, junto con los elementos no vivientes, conforman los sistemas ecológicos o ecosistemas, los cuales incluyen el terreno con características de continuidad geográfica y geológica. El nivel de ecosistema permite analizar las interacciones entre sus elementos, lo cual es de gran importancia para entender los problemas ambientales.

Para comprender la naturaleza de los ecosistemas, su funcionamiento y así, poder predecir su comportamiento, es conveniente construir modelos o abstracciones de la realidad, lo cual puede hacerse siguiendo un enfoque científico reduccionista (modelos *analíticos*) o según el enfoque de sistemas (modelos *de simulación*).

El *modelaje analítico* se refiere a determinados procedimientos matemáticos que tratan de obtener soluciones exactas a partir de un conjunto de ecuaciones que intentan representar al sistema en estudio. Este enfoque ha sido usado extensivamente en biología de poblaciones, en genética poblacional y en el desarrollo de programas de manejo de poblaciones. Ha sido menos utilizada en el estudio de los ecosistemas globales debido a su gran complejidad y a la dificultad de traducir las interacciones existentes entre sus elementos, a expresiones matemáticas tratables.

En general, una ecuación es una simplificación del sistema en estudio; así, muchos modelos poblacionales suponen que la tasa intrínseca de crecimiento es constante, a lo largo del período de interés, lo que puede ser correcto bajo ciertas condiciones, permitiendo ello el uso de métodos matemáticos. Dicha tasa puede cambiar de naturaleza debido a factores que están en función de la densidad poblacional y del

medio ambiente. Pero, ir desde ecuaciones que asumen tasas constantes, a ecuaciones que incorporan cambios en dichas tasas a lo largo del tiempo, puede implicar expresiones matemáticas tan complejas que se hacen intratables analíticamente.

Una manera de enfrentar esas dificultades es recurrir al *modelaje de simulación*. Este enfoque numérico no proporciona soluciones exactas, pero permite analizar cualquier tipo de ecuaciones lineales y no lineales, con lo cual se puede incluir en el modelo, mayor número de relaciones que permitan representar, más fielmente, el fenómeno bajo estudio.

El proceso de modelaje de ecosistemas requiere seguir un conjunto de pasos, que a continuación se resumen (Shoemaker, 1977):

1. *Definir las variables que intervienen en el modelo*
 - a) Las *variables de estado* (Y) describen el estado o condición de un ecosistema; por ejemplo, densidad poblacional, concentración de nutrientes, biomasa vegetal. Si hay más de una variable de estado $Y=(Y_1, Y_2, \dots, Y_p)$, se define un modelo multidimensional; así, en general, es necesario subdividir la población de plantas y animales en órdenes, especies, clases etéreas dentro de una especie, y asignar una variable de estado a cada categoría, lo cual define un modelo multidimensional.
 - b) Las *variables de flujo* (F) representan las tasas de movimiento de material o biomasa entre los factores descritos por las variables de estado de los ecosistemas en estudio. Ejemplos: (i) el movimiento de individuos de una clase etérea a otra, dentro de una población; (ii) la depredación, que representa un flujo material y de energía entre dos componentes de un ecosistema (predador y presa). La simbología utilizada es la siguiente: $F_{(i,j)}$ representa la tasa de flujo entre las variables Y_i y Y_j ; $F_{(i,i)}$ representa el cambio en la variable Y_i , pero que no resulta de flujos provenientes de otras variables.

2. *Definir las interrelaciones entre las variables de estado del modelo*
 Es necesario determinar las principales interrelaciones entre las diferentes variables de estado (Y) que definen el ecosistema

en estudio; ello puede facilitarse mediante el uso de diagramas conceptuales.

- a) En el caso de una sola variable de estado, si Y_1 representa la población en estudio, entonces $F_{(1,1)}$ representa el incremento neto en la biomasa de la población, lo cual no es más que la tasa neta de crecimiento r , por el número de individuos Y_1 , es decir, $F_{(1,1)} = rY_1$.
- b) Un sistema más complejo está formado por dos variables: Y_1 (población presa) y Y_2 (población predadora: se alimenta de Y_1). En este caso es necesario considerar las siguientes variables de flujo: $F_{(1,1)}$: tasa neta de crecimiento de la población presa. $F_{(2,2)}$: tasa neta de crecimiento de la población predador. $F_{(1,2)}$: tasa a la cual la biomasa presa es consumida por la población predadora. $F_{(2,1)}$: no está definida en este caso, pues no hay flujo desde Y_2 a Y_1 .

3. *Desarrollar las ecuaciones del modelo*

Es necesario desarrollar las ecuaciones para cada uno de los flujos que se consideran. Se pueden presentar dos casos:

- a) *Modelo unidimensional.* Cuando la tasa de crecimiento es constante, el incremento neto de la población es igual a $F_{(1,1)} = rY_1$. Por el contrario, cuando la tasa de crecimiento depende de la densidad poblacional -a medida que ésta aumenta, la tasa r disminuye, debido a limitaciones en alimento y hacinamiento-, se puede establecer una relación de tipo logístico $F_{(1,1)} = r(Y_1)Y_1 = [r(1 - Y_1/K)]Y_1$, donde K representa la capacidad de carga del ambiente (máxima densidad poblacional que puede soportar el ambiente).
- b) *Modelo multidimensional.* Los flujos $F_{(1,1)}$ y $F_{(2,2)}$ pueden modelarse como en el caso unidimensional, dependiendo de que las tasas de crecimiento sean constantes o no. El flujo $F_{(1,2)}$ representa la tasa de depredación y es función de la densidad poblacional, predador y presa. Si se supone que la presa consumida es una fracción constante de la densidad de presa encontrada, entonces se tiene: $F_{(1,2)} = A(B_p Y_1)Y_2$, donde A es

tasa de consumo (fracción de presa encontrada y consumida) y B_p es la tasa de búsqueda del predador (área buscada por el predador por unidad de tiempo). El número de presas encontradas es igual a $B_p Y_1$.

La capacidad de consumo del depredador es finita. Si la densidad de población presa es tan grande que $AB_p Y_1$ excede la capacidad de consumo del predador, la ecuación anterior sobreestima la tasa de depredación; en este caso, debe modificarse la tasa de consumo A , para disminuir la fracción de consumo a medida que la presa se hace más abundante y los predadores menos hambrientos. Si la densidad de presa es alta, la fracción de consumo puede aproximarse por: $A(y) = A[K/(K+Y_1)]$. Pero si la densidad de presa es baja respecto al valor de K , los predadores no se sacian y $A(y)$ se hace aproximadamente igual a A , la tasa máxima de consumo.

Al aumentar Y_1 y acercarse a los límites de capacidad de los predadores, la fracción $A(y)$ disminuye. Cuando $Y_1=K$, entonces $A(y) = A/2$, por lo que la tasa de depredación modificada queda igual a $F_{(1,2)} = A(y)B_p Y_1 Y_2 = AB_p [K/(K+Y_1)] Y_1 Y_2$

4. *Simular el sistema modelado*

Si el modelo que representa al ecosistema en estudio, se ha definido bajo el enfoque sistémico, es conveniente simular el sistema, incluyendo posibles análisis de sensibilidad con relación a parámetros relevantes, y estudiar los resultados sobre la base de tales análisis.

3. Modelos de crecimiento poblacional

El manejo de los recursos naturales renovables se ha basado en el concepto de máximo rendimiento sustentable, según el cual el inventario de recursos no puede sobreexplotarse sin una pérdida final de productividad. Este concepto se fundamenta en un modelo de crecimiento biológico, en el cual se plantea que a cualquier nivel poblacional, menor que un cierto nivel K (indicativo de la capacidad de carga ambiental o nivel

de saturación), existe una sobreproducción que puede ser cosechada indefinidamente sin alterar el nivel de inventario (Clark, 1976).

Ahora bien, si no se cosecha ese superávit de producción, entonces se genera un aumento en el nivel de inventario, que finalmente alcanza la capacidad de carga ambiental K , punto en el cual se anula la sobreproducción. Como el exceso de producción se iguala al rendimiento sustentable para cada nivel de población, entonces el punto de máximo rendimiento sustentable se alcanza en el nivel poblacional N_0 , para el cual dicho exceso de producción es máximo (coincide con el punto en el cual se maximiza la tasa de crecimiento poblacional).

Los modelos que explican la explotación de los recursos biológicos se basan en una estructura de ecuaciones diferenciales del tipo $dY/dt = F(Y) - h(t)$, donde Y_t representa el tamaño de la población en t , $F(Y)$ indica la tasa de crecimiento poblacional y $h(t)$ representa la tasa de cosecha (*harvesting rate*).

El comportamiento dinámico de la población depende de la relación entre ambas tasas $F(Y)$ y $h(t)$. El nivel poblacional declina, si $F(Y) < h(t)$, pues $dY/dt < 0$. Mientras que, si $F(Y) = h(t)$, la población se mantiene en un nivel constante, pues $dY/dt = 0$; ello significa que la tasa natural de crecimiento $F(Y)$ se iguala con el valor del rendimiento sustentable que puede ser cosechado, manteniéndose un nivel poblacional constante. Así, para poder diseñar modelos de planificación de manejo de los recursos renovables es fundamental especificar los modelos de crecimiento poblacional adecuados en cada caso.

Uno de los hechos fundamentales de la dinámica poblacional es el potencial de crecimiento exponencial (Caswell, 1988), popularizado por Malthus, quien en 1798 en su obra *Essay on the Principle of Population*, estableció que una población sin restricciones se incrementaría geoméricamente. Ahora bien, las poblaciones no pueden mantener indefinidamente este crecimiento exponencial, planteándose los modelos de crecimiento poblacional restringido o modelos logísticos, deducidos por Pierre Verhulst en 1838. Luego siguieron extensiones a los casos de competencia entre especies diferentes, y de interacción tipo predador-presa (Lotka, 1924; Volterra, 1926; Gause, 1934; Kostitzin, 1939). Basándose en los trabajos de Lotka, se desarrollaron modelos

que consideran a la población clasificada por grupos de edad, para así resolver la limitación de los modelos que tratan a todos los individuos de la población en forma idéntica.

Todas las teorías ecológicas respecto a las poblaciones y a las comunidades tienen que ver, de una u otra manera, con sus tamaños, cómo crecen o decrecen, si presentan un crecimiento estable o si fluctúan, cómo responden a los cambios ambientales y cómo influyen en los cambios en el ambiente de otras poblaciones. El objetivo de este trabajo es desarrollar los modelos de crecimiento poblacional más importantes desde el punto de vista de la dinámica de sistemas. Específicamente, se tratarán los modelos de crecimiento exponencial, crecimiento logístico y de interacción de especies.

3.1. Modelo de crecimiento exponencial

En 1798, Malthus planteó que una población sin restricciones se incrementaría geoméricamente; su modelo se basa en los supuestos más elementales posibles y provee el punto de partida para el estudio de la dinámica de las poblaciones (Malthus, 1798).

Todos los organismos tienen tasas de crecimiento potencial elevadas, por lo que en sus etapas tempranas de crecimiento presentan dinámicas caracterizadas por *feedback* positivo. Si se asume una población, con tasas de natalidad (n) y de mortalidad (m) independientes del tamaño de la población, pero proporcionales a ella, el cambio temporal en N viene dado por: $dN/dt = (n-m) N = rN$.

Si el tamaño inicial de la población en $t=0$ es N_0 , entonces $[\ln(N_t) - \ln(N_0)] = rt$, por lo que la ecuación de crecimiento exponencial se hace igual a $N_t = N_0 e^{rt}$, donde N_0 es el estado inicial del sistema (tamaño de la población en el tiempo inicial t_0), N_t es el estado final del sistema (tamaño de la población en el tiempo final t), r es la diferencia entre la tasa media de natalidad y la tasa media de mortalidad (tasa neta de crecimiento), y t es el tiempo desde el estado inicial hasta el estado final (Edelstein, 1988; Duek y Orlandoni, 1995).

El proceso descrito es determinístico, es decir, se asume que en un instante dt , cada individuo produce la fracción $r dt$ de nuevos indivi-

duos. (El correspondiente modelo estocástico asume que en el intervalo dt un individuo produce un descendiente con una probabilidad $r dt$, y hay una probabilidad $1-r dt$ de no generar descendientes).

Con este modelo puede estudiarse el comportamiento de una población bajo los siguientes supuestos o restricciones: (1) El modelo considera sólo los nacimientos. (2) La tasa reproductiva es igual para cada individuo y constante durante toda la edad reproductiva. (3) No hay interacción entre los individuos. (4) El espacio y los recursos que consumen los organismos son ilimitados. Estas condiciones sólo se dan en ciertos casos de poblaciones que experimentan un gran *boom* estacional (por ejemplo, el florecimiento de las algas), o al principio de una “colonización”, y sólo por cortos períodos de tiempo.

La representación del modelo de crecimiento exponencial mediante diagramas de dinámica de sistemas, requiere expresar la ecuación diferencial $dN/dt = (n-m)N$, como una ecuación en diferencias finitas de primer orden (Forrester, 1961; Orlandoni, 1991; Duek y Orlandoni, 1995):

$$N_t = N_{t-dt} + dt (\Delta N_t) = N_{t-dt} + dt(n-m)N_t$$

Esta ecuación se ilustra en la figura 1, en el cual N representa el nivel poblacional en cada instante t , TN y TM representan la natalidad y la mortalidad según las tasas porcentuales de natalidad y mortalidad n y m respectivamente (pn y pm en el diagrama); ambas variables, TN y TM son variables de flujo (representan el cambio en la población N por unidad de tiempo t). Las tasas porcentuales de natalidad y mortalidad son parámetros que permanecen constantes durante el período de análisis (Véase Anexo 2, Modelo 1).

3.2. Modelo de crecimiento logístico

Malthus, ya a fines del siglo XVIII, planteó el modelo de crecimiento exponencial precedente y concluyó que, como la población aumentaba geoméricamente y los recursos sólo aritméricamente, había un límite natural al crecimiento de la población (Malthus, 1798). Medio siglo

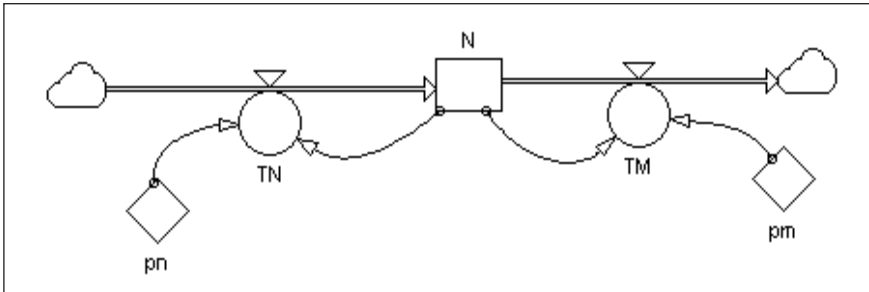


Figura 1. Modelo de crecimiento exponencial

después, Darwin creó el concepto *Severe Struggle for Existence* para explicar este fenómeno. Es decir, en condiciones ideales una población debía crecer exponencialmente, pero la existencia de otras especies y lo limitado de los recursos, generaba en ellas una severa competencia que llamó “lucha por la existencia”. No todas las especies estaban igualmente capacitadas, y creó el concepto de aptitud de adaptación (*fitness*) para expresar la calidad de la relación entre cada organismo y su ambiente (conjunto de todos los factores externos que pueden influenciar a los organismos durante su vida). Esta medida de la calidad de relación entre el organismo y su ambiente estaba determinada por factores tales como: fertilidad, habilidad para conseguir alimento, habilidad para evitar peligros, etc. Darwin, además postuló que estas características, ese *fitness*, era hereditario, transmitiéndose a los descendientes, de generación en generación. Luego, si los individuos de una población tienen más *fitness* que los individuos de otra población, los primeros podrían aumentar su número más rápidamente, teniendo una mejor oportunidad para sobrevivir y procrear individuos como ellos; habría así una selección natural de los organismos.

La objeción a la ecuación de crecimiento exponencial es que, para $r > 0$, la población se incrementa explosivamente, mientras que si $r < 0$ la población decrece hacia la extinción, fluctuando alrededor de un valor finito, si $r = 0$; pero es evidente que nunca alcanza valores infinitos. Usualmente se denomina resistencia ambiental al conjunto de factores ambientales que limitan el crecimiento de una población

(reducción en la tasa de natalidad, incremento en la tasa de mortalidad). El tamaño máximo (expresado en individuos, biomasa, energía, etc.) de una población permitido por un cierto ambiente se conoce como capacidad de carga de ese ambiente. La capacidad de carga varía, no sólo en función de las variables ambientales, sino también con relación a los atributos de la población considerada. Representando este tamaño máximo por K (corresponde a la N máxima para un ambiente dado), se deduce el modelo logístico básico, en el que se establece una tasa de crecimiento poblacional en función de la densidad de la población, es decir, $F(N) = \frac{dN}{dt} = r(N)N$, siendo $r(N) = r_0(1-N/K)$; esto genera la ecuación logística, que se expresa como $\frac{dN}{dt} = r_0N[1-(N/K)]$.

La relación anterior puede descomponerse de la siguiente manera, $\frac{dN}{dt} = r_0N - (r_0/K)N^2 = r_0N - bN^2$; como se observa, el lado derecho de la ecuación está formado por dos términos: el primero, r_0N , que representa la tendencia de la población a crecer exponencialmente a una tasa r_0 , y el término bN^2 , cuyo papel es reflejar la reducción poblacional causada por conflictos entre individuos de la misma especie (efecto competencia).

La figura 2 ilustra la relación entre el potencial biótico, la curva de crecimiento exponencial, logístico y la resistencia ambiental (Boughey, 1973).

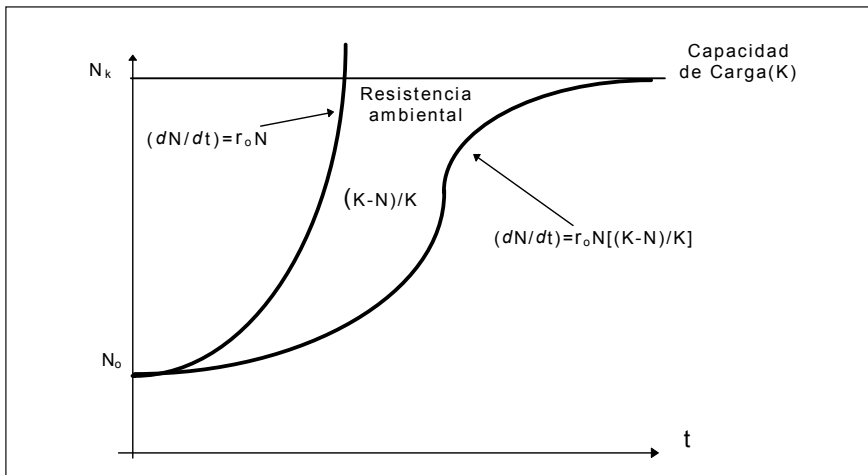


Figura 2. Curva de crecimiento logístico

La relación entre población, tasa neta de cambio poblacional, nacimientos y competencia, se ilustra en la figura 3.

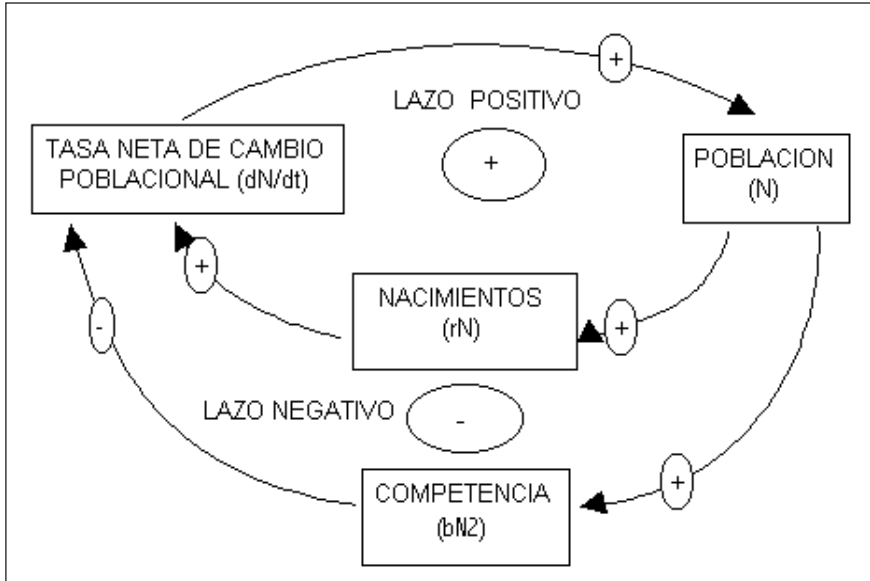


Figura 3. Esquema causal del modelo logístico

El esquema causal de la figura 3 muestra las relaciones entre los elementos que definen el modelo logístico, interpretado desde el punto de vista de dinámica de sistemas. Dicho esquema se compone de dos lazos, uno positivo (el aumento en población hace que aumenten los nacimientos, lo que a su vez incrementa la tasa neta de cambio poblacional), que representa la tendencia que tiene la población a crecer exponencialmente, y otro lazo negativo (el aumento en población hace que aumente la competencia, lo cual reduce la tasa neta de cambio poblacional, disminuyendo el nivel de la población), que refleja los efectos que frenan el crecimiento, debidos a la competencia entre los componentes de la población.

En la ecuación exponencial, r es un parámetro independiente del tamaño de la población, distinto para cada población y situación

considerada; en este contexto r se denomina parámetro malthusiano, y su valor máximo (r_0), en una población dada, se conoce como potencial biótico de esa población. En la familia de funciones determinadas por la ecuación $N_t = N_0 e^{rt}$, la única variable independiente es t , (N_0 y r son parámetros); esta ecuación está definida sólo para una población con una estructura estable por edades, con tasas de natalidad y mortalidad constantes.

Cuando r se hace dependiente del tamaño de la población (y por tanto del tiempo) su valor cambia con las fluctuaciones de la población. De manera que r toma el valor $r(t)$ en el intervalo $(t; t+dt)$ y esto define la ecuación logística. El razonamiento que sustenta esta ecuación es simple: la población se incrementa, pero a medida que aumenta la densidad poblacional, disminuye la tasa de crecimiento hasta detenerse al llegar a una densidad máxima definida. Ahora, en el modelo logístico, la tasa de crecimiento exponencial r , ha sido reemplazada por $(r-bN)$, una función lineal de N , siendo b el parámetro que expresa en qué grado la densidad poblacional hace disminuir la tasa de crecimiento de la población. Cuando esta tasa de crecimiento se hace cero, la población cesa de crecer y el tamaño N de la población representa la capacidad de carga del ambiente ($N = K$).

El modelo logístico se basa en los siguientes supuestos : (1) La población tiene una estructura estable por edades. (2) La tasa de variación (dN/dt) decrece en una cantidad constante y en forma instantánea. (3) El ambiente no se modifica y la capacidad de carga K es constante. (4) La congestión afecta igualmente a todos los individuos.

Este modelo de crecimiento puede plantearse de varias maneras:

1. Definiendo la ley logística de crecimiento, como se ve en la figura 4 (Véase Anexo 2, Modelo 2):
2. Formulando relaciones empíricas, basadas en datos de poblaciones específicas, en las que se definen las tasas de crecimiento o decrecimiento en función de la densidad poblacional; por ejemplo, puede definirse la fracción de mortalidad como una función directa del tamaño poblacional: $m = f(N)$, $f' > 0$; el punto en el cual la fracción de decrecimiento supera a la fracción de crecimiento, se

denomina punto de inflexión de la curva (punto en el que se produce el máximo crecimiento neto); allí, el proceso de *feedback* positivo asociado con el crecimiento de la población, comienza a perder su dominancia, a favor del proceso de *feedback* negativo relacionado con el decrecimiento poblacional; la población continúa creciendo, pero a una tasa neta menor y cada vez más baja, hasta que se detiene en el estado estacionario (punto en el que $N=K$).

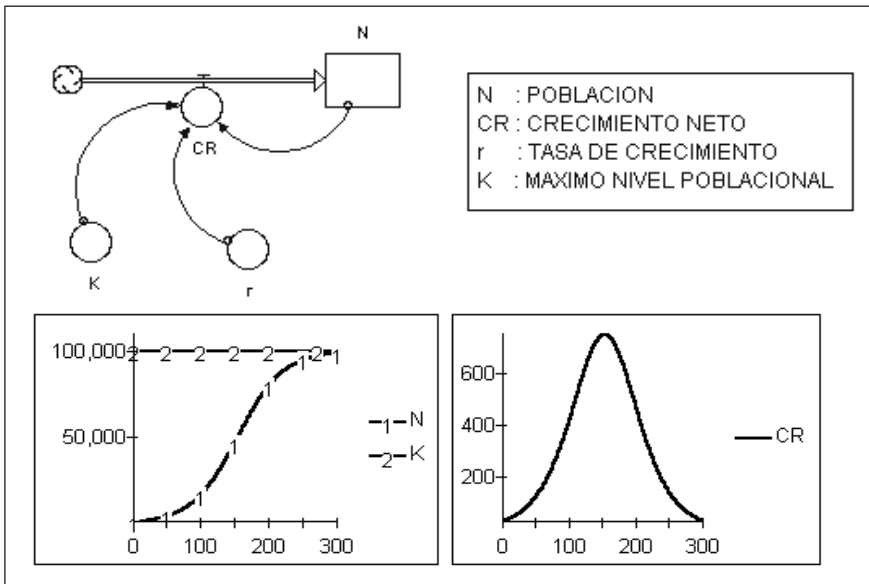


Figura 4. Modelo de crecimiento logístico. (Parámetros: $K=100.000$; $r=0.03$; $N_0=1000$; $t=300$)

3. Especificando relaciones causales entre la población y el sustrato alimenticio (la tasa de crecimiento depende directamente de los recursos disponibles para la población). Suponiendo que la tasa de reproducción r es proporcional a la concentración de nutrientes o alimento C , ($r=kC$), y que el incremento de la población en una unidad requiere el consumo de b unidades de nutriente, entonces el sistema población-nutriente puede representarse por el siguiente par de ecuaciones, representadas en la figura 5 (Véase Anexo 2, Modelo 3):

Ecuación de la población: $dN/dt = rN_t = kCN_t$
 Ecuación del nutriente: $dC/dt = -b(dN/dt) = -bkCN_t$

Se deduce entonces la ley de crecimiento poblacional siguiente $N_t = K/[1 + ((K/N_0) - 1)]e^{-rt}$, siendo N_0 la población inicial; $r = (kC_0)$, la tasa intrínseca de crecimiento; y $K = (C_0/b)$, la capacidad de carga (concentración inicial de alimento por el rendimiento). Así, el supuesto anterior equivale a formular la tasa de reproducción en función de la densidad poblacional, siendo $r(N) = k(C_0 - bN_t)$ (Edelstein, 1988).

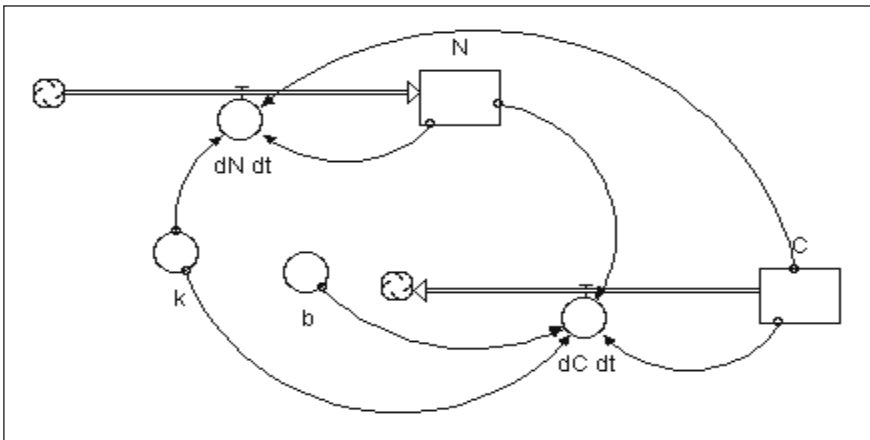


Figura 5. Modelo logístico con nutriente

El patrón del modelo logístico exhibe una transición suave desde el estado de crecimiento al estado estacionario, punto en el cual cesa el crecimiento. En muchos sistemas no se verifica esa transición suave; por ejemplo, las semillas plantadas en suelo arenoso crecen rápidamente al principio, pero luego se marchitan y mueren, debido a la escasez de agua y de nutrientes. En estos casos es necesario definir nuevos modelos, como el modelo de crecimiento con colapso y el modelo de crecimiento con oscilaciones.

a) *Modelo de Crecimiento con Colapso:*

La fase de crecimiento de este modelo se asemeja al patrón de crecimiento del modelo logístico: hay un crecimiento rápido al inicio, seguido de un desaceleramiento a medida que el valor de la variable de estado se acerca a su nivel máximo; luego de alcanzar este máximo, se inicia la fase de decrecimiento y colapso, pues cambia la el dominio del estado de crecimiento al estado de decrecimiento. En la figura 6, se da un ejemplo en el cual el crecimiento de la población (N) está condicionado por la disponibilidad de alimento ($ALMN$), que se va agotando a una tasa definida por el flujo ($CONS$); la fracción de mortalidad depende de esa disponibilidad de alimento (se trata de algún tipo de recurso no renovable: a medida que el recurso desaparece, el flujo de decrecimiento domina al flujo crecimiento). Como se ve en la figura 7, la curva de población crece hasta llegar a un máximo, para luego decrecer y colapsar, con el agotamiento del alimento (Véase Anexo 2 y Modelo 4).

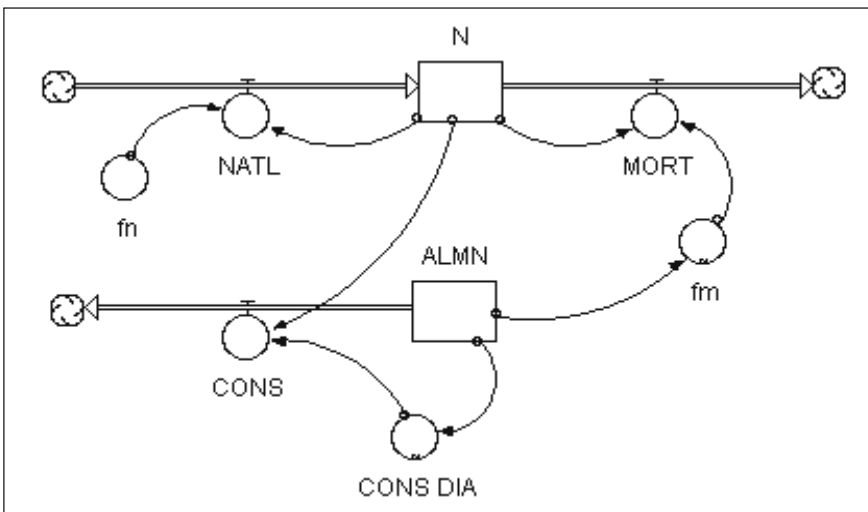


Figura 6. Modelo de crecimiento con colapso

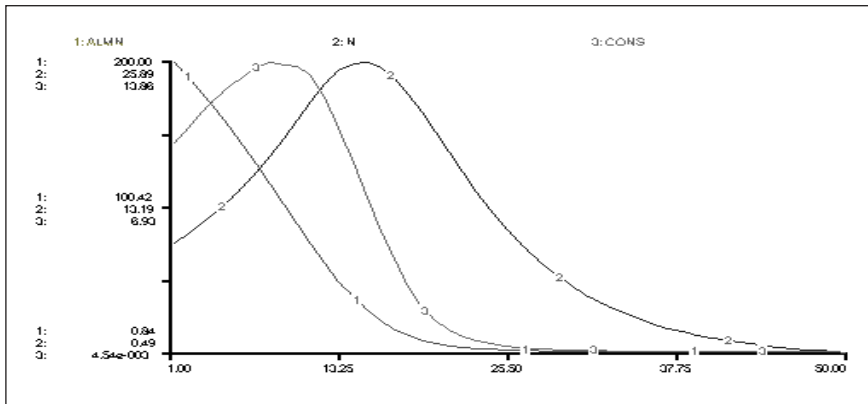


Figura 7. Ejemplo de crecimiento con colapso

b) *Modelo de Crecimiento con Oscilación*

Muchos sistemas naturales tienen un patrón de crecimiento oscilatorio, que se ubica entre la estabilidad total del modelo logístico y la inestabilidad del modelo con colapso; ejemplos de ello es el movimiento del péndulo, los ciclos estacionales, el comportamiento del sistema predador-presa.

El movimiento oscilatorio viene causado por un patrón repetitivo de cambios en la dominancia de los flujos asociados con cada nivel, es decir, cuando a una estructura de crecimiento y colapso se le sobrepone una estructura que representa un recurso que puede renovarse rápidamente. Los movimientos oscilatorios pueden ser de tipo sostenido, convergente o divergente. En la figura 8, se presenta el diagrama que genera un patrón oscilante convergente, y los resultados de la simulación se ven en la figura 9 (véase Anexo 2, Modelo 5).

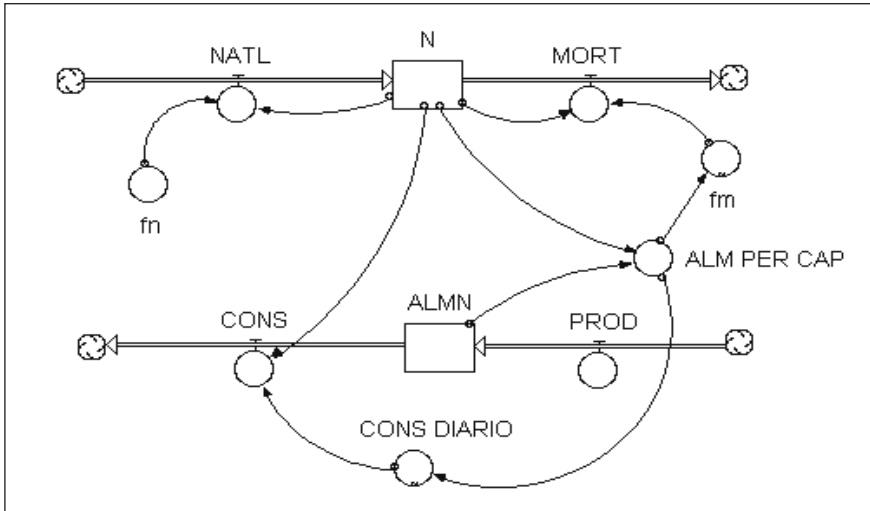


Figura 8. Modelo de crecimiento con oscilación

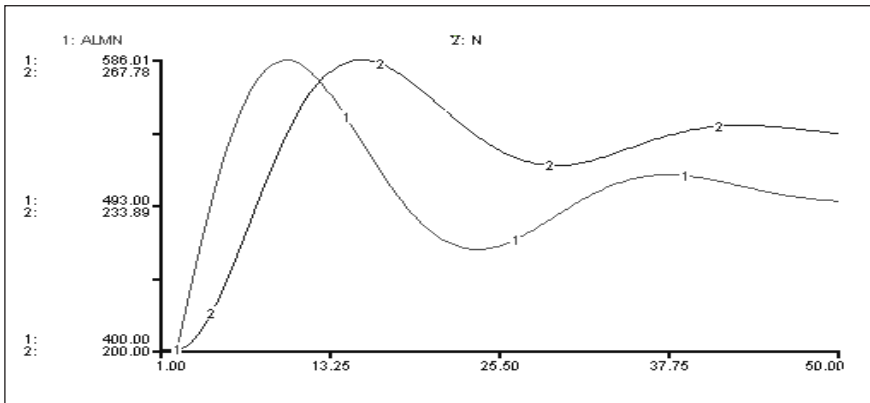


Figura 9. Ejemplo de crecimiento con oscilación

3.3. Modelo de crecimiento con interacción de especies

Los modelos poblacionales con interacción de especies que se consideran en este trabajo son del tipo predador-presa; específicamente se analizan los siguientes modelos:

- 1) *Modelo general predador-presa*, los supuestos de este modelo son los siguientes: (1) La presa (P) crece sin límites, en ausencia de los predadores (D); si $D=0$, entonces $dP/dt=aP$. (2) Los predadores mueren en ausencia de las presas; si $P=0$, entonces $dD/dt = 0$. (3) La natalidad de los predadores está directamente relacionada con el consumo de las presas $b_2(DP)$. (4) El consumo de presas por parte de los predadores es proporcional al número de contactos entre las dos poblaciones $-b_1(DP)$.

Sobre la base de estos supuestos se construye el modelo básico predador-presa, el cual consta de dos ecuaciones diferenciales (Edelstein, 1988):

$$\begin{aligned} dP/dt &= a_1P - b_1(PD) \\ dD/dt &= -a_2D + b_2(DP) \end{aligned}$$

En la figura 10 se explica el modelo predador-presa, bajo el enfoque de dinámica de sistemas; se observa la presencia de dos lazos positivos y dos lazos negativos, que definen la dinámica del sistema estudiado.

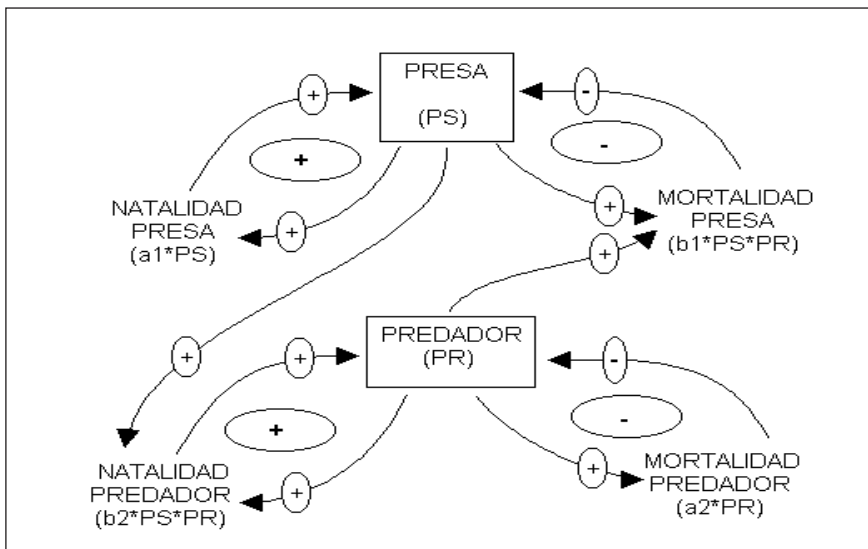


Figura 10. Esquema causal predador-presa

- 2) *Modelo predador-presa con crecimiento logístico*: este modelo es una extensión del anterior, incluyendo como restricción adicional el crecimiento logístico de la población presa:

$$\begin{aligned} dP/dt &= a_1(1-P/K)P - b_1(PD) \\ dD/dt &= -a_2D + b_2(DP) \end{aligned}$$

En la figura 11 se muestra el diagrama correspondiente a este modelo: se tienen dos variables de nivel, (población presa (PS) y predador (PR)), con sus correspondientes flujos de natalidad y mortalidad. La interacción de las dos especies, produce un comportamiento oscilatorio convergente debido al crecimiento logístico de la población presa (véase Anexo 2, Modelo 6).

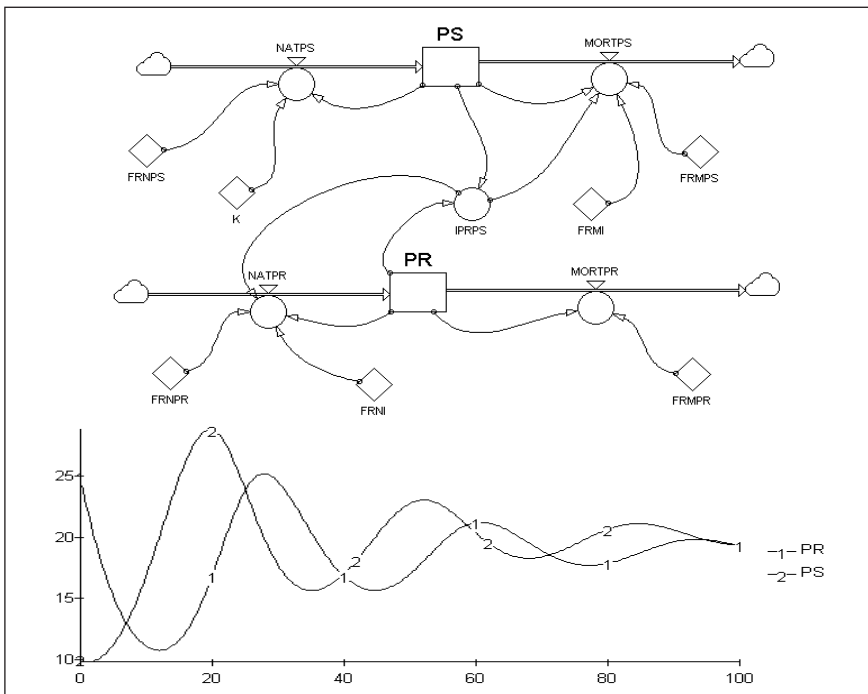


Figura 11. Modelo de interacción predador-presa

4. Anexo

A.1. Principios de dinámica de sistemas

1. El estudio de los modelos de ecosistemas, según el enfoque sistémico (específicamente a través de la metodología de dinámica de sistemas) se logra mediante el uso de *software* apropiado para la simulación de sistemas continuos. Se presenta, a continuación, un breve resumen de la teoría de dinámica de sistemas.

La dinámica de sistemas es una metodología de análisis que estudia de qué manera la estructura de retroalimentación de un sistema genera su comportamiento dinámico; es decir, trata de describir las fuerzas que surgen internamente en el sistema analizado para generar los cambios que en él se producen a lo largo del tiempo, y de qué forma se interrelacionan dichas fuerzas (Forrester, 1961).

En otras palabras, la dinámica de sistemas construye modelos dinámicos para predecir efectos a largo plazo de decisiones alternativas. Para ello procede como sigue:

- a) Observa el comportamiento del sistema real, identificando sus elementos fundamentales.
- b) Busca en el sistema las estructuras de retroalimentación que puedan explicar su comportamiento observado.
- c) Construye modelos matemáticos del comportamiento del sistema para poderlo simular en un computador.
- d) Valida, modifica y analiza el modelo, ante diferentes escenarios.

Los análisis de dinámica de sistemas se caracterizan por estudiar al sistema en forma continua, considerándose así los eventos de manera agregada (los eventos individuales y discretos del sistema no son relevantes). La dinámica de sistemas se concentra en las tasas de cambio de las diferentes magnitudes o niveles que intervienen en el ecosistema estudiado.

El proceso de modelaje según el enfoque de dinámica de sistemas, se centra en la visión global (*global view*) del problema en estudio,

progresando desde la conceptualización y llegando a los detalles de formulación de ecuaciones y pruebas del modelo. La esencia de la visión global se basa en dos supuestos interrelacionados, que son: la búsqueda de objetivos del sistema (*goal-seeking*), y la estructura de retroalimentación del sistema (*feedback structure*).

La búsqueda de objetivos requiere la existencia de la estructura de retroalimentación, que es un proceso circular, en el cual cualquier desviación de las condiciones actuales respecto de las condiciones deseadas estimula acciones para que tales condiciones regresen al estado deseado. La figura 12 muestra esquemáticamente esta idea:

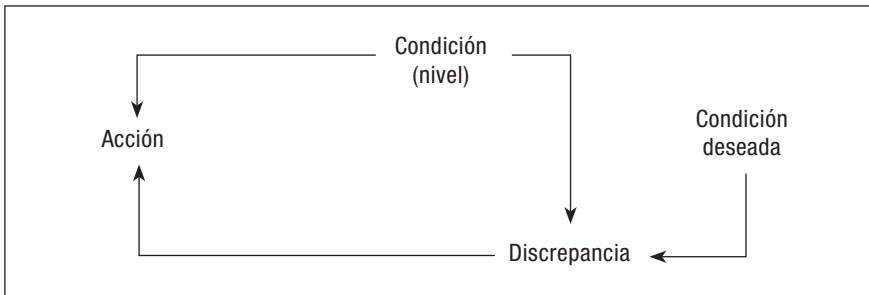


Figura 12. Estructura de *feedback* de un sistema

Este punto de vista se denomina estructura interna de retroalimentación y conlleva a la idea de que el comportamiento del sistema no es producto de impactos externos, sino de la forma cómo la estructura de retroalimentación del sistema procesa esos impactos. Esto implica, a su vez, considerar dos nuevos enfoques:

1. Cambio de modelaje discreto a modelaje continuo: los lazos de retroalimentación y las actividades de búsqueda de objetivos son continuos en su operación.
2. Cambio de la perspectiva de equilibrio estático a desequilibrio dinámico: la causalidad no es un concepto lineal sino circular, lo cual lleva a la idea del comportamiento desequilibrado del

sistema. Si el sistema está en equilibrio no hay discrepancia entre el nivel actual y el deseado, por lo que no hay cambios, mientras que la búsqueda de objetivos implica un cambio constante.

2. Los aspectos principales del enfoque de dinámica de sistemas son: (a) determinar los límites apropiados para decidir los elementos que se van a incluir en el sistema en estudio, (b) pensar en términos de relaciones tipo causa-efecto y (c) centrarse en las relaciones de retroalimentación entre los componentes del sistema.

Una de las ideas fundamentales en el enfoque de dinámica de sistemas está en considerar la estructura del sistema como una red causal de lazos de retroalimentación (*feedback loops*), que explica el comportamiento de los elementos del sistema a lo largo del tiempo. Hay dos tipos de retroalimentación:

- a) *Retroalimentación positiva*: si una magnitud comienza a crecer, se produce un efecto “bola de nieve”, es decir, esa magnitud sigue creciendo, generalmente, a una tasa más rápida. Un crecimiento exponencial se produce, por ejemplo, cuando al aumentar la población total, aumenta el número de nacimientos, esto produce un aumento mayor de la población y, a su vez, un aumento, aún mayor, en el número de nacimientos.
- b) *Retroalimentación negativa*: los lazos de retroalimentación negativa tienden a mantener el sistema bajo control, produciendo comportamientos estables debido al principio de autorregulación. El equilibrio en un lazo negativo es estable: el sistema tiende al equilibrio luego de producirse perturbaciones. Por ejemplo, el aumento en la población total trae como consecuencia un incremento de la mortalidad; esto lleva a una disminución en el nivel de la población, que a su vez produce, con cierto retardo, una disminución en la mortalidad. Esta disminución se traduce en un posterior aumento poblacional, que a su vez conlleva a un nuevo aumento en la mortalidad.

Los componentes básicos de un sistema según el enfoque de dinámica de sistemas son:

1. *Las variables*, que pueden ser variables de nivel y variables de flujo:
 - a) *Variables de nivel o de estado*. Los niveles representan la acumulación de recursos en el sistema a lo largo del tiempo, como resultado de la diferencia acumulada entre los flujos de entrada y los de salida para dicho nivel. Representan el estado del sistema en un momento dado.
 - b) *Variables de flujo*. Éstas representan el flujo de material o energía desde o hacia un cierto nivel, determinando los cambios en dichas variables por unidad de tiempo.
- 2) *Las ecuaciones*. Un modelo de dinámica de sistemas se compone de ecuaciones de nivel y ecuaciones de flujo:
 - a) *Ecuaciones de nivel*: las ecuaciones de nivel son las ecuaciones integrales del sistema; relacionan una magnitud o recurso en el tiempo t con su valor en el periodo anterior $(t-1)$, y con su tasa de cambio, en el intervalo de cálculo $(t-1;t)$. Es decir:

$$\text{Nivel}_t = \text{Nivel}_{t-1} + dt \text{ Tasa}_{(t-1;t)}$$

En el ejemplo del crecimiento poblacional se tiene:

$$\text{Población}_t = \text{Población}_{t-1} + dt (\text{Natalidad} - \text{Mortalidad})_{(t-1;t)}$$

- b) *Ecuaciones de flujo*: son ecuaciones que determinan el comportamiento del sistema y están asociadas a las variables de flujo.

A continuación (Figura 13), se presenta un símil hidráulico de la ecuación diferencial fundamental de dinámica de sistemas. Se tiene un tanque de agua (nivel N), que se llena según un flujo de entrada E , y se vacía según un flujo de salida S (Forrester, 1961):

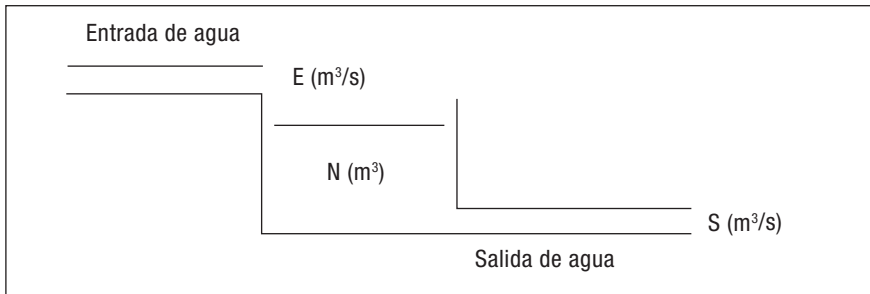


Figura 13. Simil hidráulico de la estructura básica de dinámica de sistemas

La ecuación que relaciona el nivel de agua del tanque con los flujos de entrada y de salida es:

$$(dN/dt) = N' = (E - S)$$

Si la salida es proporcional al nivel de agua existente en el tanque, el flujo de salida puede expresarse como $S = KN$. Entonces:

$$S' = KN' = K(E - S)$$

En forma de ecuación en diferencias:

$$S_{t+dt} = S_t + (E - S)Kdt$$

La ecuación anterior indica que un aumento brusco en la entrada, hace que la salida se vaya ajustando en una fracción (Kdt) del flujo neto ($E-S$). La constante $K = (1/R)$ representa la fracción de ajuste del sistema: a menor retardo R , mayor es la fracción de ajuste, y más rápido se adapta la salida a la entrada.

3. Para simular modelos de dinámica de sistemas, puede usarse lenguajes de propósito general, como *Basic*, *Fortran*, *Pascal* y *C*. Pero es mucho más eficiente utilizar lenguajes diseñados para tal fin:

- a) Lenguajes generales de simulación: estos lenguajes tienen la capacidad de simular modelos discretos, continuos y mixtos; como ejemplos se tiene *Slam*, *Siman*, *Glider*.
- b) Lenguajes de simulación para modelos continuos, siendo los principales: *Dynamo*, *Stella*, *IThink*, *Powersim*, *Vensim*. En este trabajo se utilizan los lenguajes *IThink* y *Powersim* (Ithink, 1990; Powersim, 1996).

Estos lenguajes de simulación continua implementan el enfoque de dinámica de sistemas a través de:

- *Diagramas*: los diagramas esquematizan la estructura del sistema en estudio, utilizando símbolos predefinidos (cuadrados, para las variables de nivel, y válvulas, para las variables de flujo).
- *Modelos*: los diagramas conceptuales se traducen a ecuaciones, definiendo todos sus parámetros y relaciones.
- *Simulación*: permite estudiar el comportamiento dinámico del sistema, y a la vez, hacer análisis de sensibilidad y de escenarios, probando situaciones tipo “debería ser” y su efecto dinámico sobre el sistema modelado.

4. En los lenguajes de simulación continua, las ecuaciones diferenciales que representan a las variables de nivel, se aproximan, a efectos de solución, por ecuaciones en diferencias finitas. A continuación se presenta, en forma esquemática, el algoritmo general utilizado por estos lenguajes para resolver este tipo de ecuaciones:

- *Primera fase: Inicialización*. Comprende: a) listar las ecuaciones del modelo en orden de evaluación y b) calcular el valor inicial para todos los niveles y flujos del modelo.
- *Segunda fase: Iteración*. En esta fase se realizan varias operaciones:
 - a) Estimar las variaciones en las variables de nivel en el intervalo dt , utilizando los métodos de integración numérica (*Euler*, *Runge-Kutta*):

$$d \text{ Nivel}_{(t; t+dt)} = dt \text{ Flujo}_{(t; t+dt)}$$

- b) Calcular el nuevo valor de las variables de nivel, basándose en las estimaciones anteriores:

$$\text{Nivel}_{(t+dt)} = \text{Nivel}_t + d \text{ Nivel}_{(t; t+dt)}$$

- c) Usar las estimaciones de las variables de nivel para calcular los nuevos valores de las variables de flujo :

$$\text{Flujo}_{(t+dt)} = f(\text{Nivel}_{(t+dt)})$$

- d) Actualizar el reloj de simulación ($t=t+dt$), deteniendo el proceso iterativo cuando el tiempo de simulación sea mayor que la hora de finalización.

5. Para representar una ecuación diferencial mediante un diagrama de dinámica de sistemas es necesario recordar que una variable de flujo equivale a una derivada temporal, y que una variable de nivel o estado es una acumulación o integral de los flujos durante un período de tiempo dt . Si la variable de nivel se denota por S , y la variable de flujo, por F , queda entonces:

$$\bullet S_t = S_{t - \Delta t} + \Delta t(F)$$

$$\bullet F = \frac{(S_t - S_{t - \Delta t})}{\Delta t} \xrightarrow{\Delta t \rightarrow 0} \frac{ds}{dt} = F$$

$$\bullet \int_{t_0}^{t_1} ds = \int_{t_0}^{t_1} F dt \rightarrow S = \int_{t_0}^{t_1} F dt$$

En la figura 14, se da un ejemplo en el cual se analiza un cuerpo que reduce su temperatura TM según un flujo FE , en base a una fracción fr :

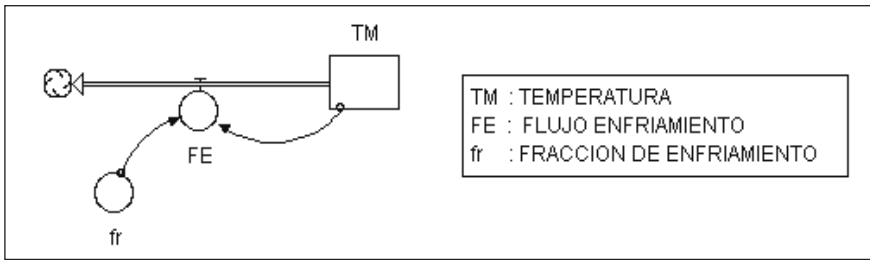


Figura 14. Ecuacion diferencial de primer orden

Las ecuaciones correspondientes a este ejemplo se desarrollan a continuación:

$$\begin{cases} TM(t) = TM(t - dt) + (-FE) * dt \\ FE = FR * TM \end{cases}$$

$$\left[\frac{TM(t) - TM(t - dt)}{dt} \right] = -FE = -(FR * TM)$$

$$\text{Si } dt \rightarrow 0: \frac{dTM}{dt} = -(FR * TM)$$

$$\begin{aligned} \text{SOLUCION EXACTA: } \int \frac{dTM}{TM} &= \int -FR * dt \\ \ln TM_t &= -FR * t + C \rightarrow TM_t = TM_0 e^{-FR * t} \end{aligned}$$

$$\begin{cases} TM(t) = TM(t - dt) + (-FE) * dt \\ FE = FR * TM \end{cases}$$

$$\left[\frac{TM(t) - TM(t - dt)}{dt} \right] = -FE = -(FR * TM)$$

$$\text{Si } dt \rightarrow 0: \frac{dTM}{dt} = -(FR * TM)$$

$$\begin{aligned} \text{SOLUCION EXACTA: } \int \frac{dTM}{TM} &= \int -FR * dt \\ \ln TM_t &= -FR * t + C \rightarrow TM_t = TM_0 e^{-FR * t} \end{aligned}$$

La representación de una ecuación diferencial de orden superior mediante dinámica de sistemas requiere transformar dicha ecuación en un conjunto de ecuaciones diferenciales de primer orden. A continuación se ilustra el procedimiento con una ecuación de segundo orden:

$$\frac{d^2X}{dt^2} + \left(\frac{K}{M}\right)X = 0$$

Por ser de segundo orden, esta ecuación se transforma en un sistema de dos ecuaciones diferenciales de primer orden:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = V \\ \frac{dV}{dt} = -\left(\frac{K}{M}\right)X \end{cases}$$

Luego se representan dichas ecuaciones mediante diagramas de dinámica de sistemas, recordando que las variables de estado X, V equivalen a los niveles, y las derivadas temporales ($dX/dt, dV/dt$) se representan mediante flujos, conectando esos flujos con sus correspondientes niveles, como se muestra en la figura 15:

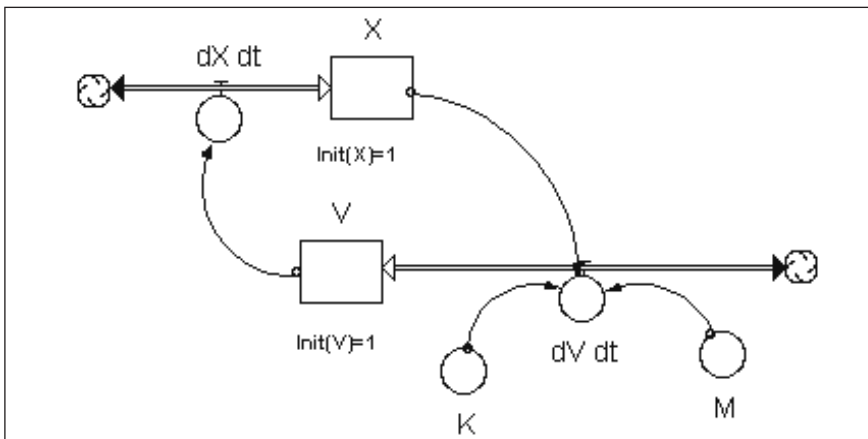


Figura 15. Ecuación diferencial de segundo orden

La figura 16 muestra el movimiento armónico generado cuando se simula el modelo anterior (véase Anexo 2, Modelo 7):

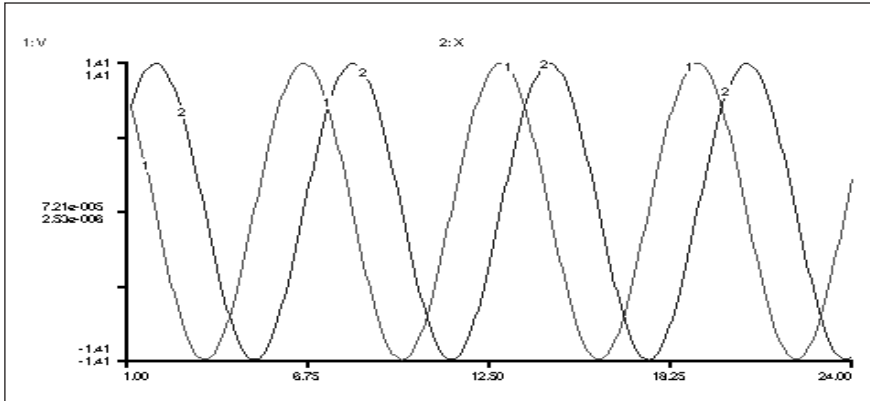


Figura 17. Simulación de la ecuación diferencial de 2º orden. (Parámetros: dt=0.125; t=24; Método: Runge-Kutta-4).

A.2. Ecuaciones de los modelos analizados

1. Modelo de crecimiento exponencial:

$$N(t) = N(t - dt) + (TN - TM) * dt$$

$$\text{INIT } N = 1000$$

$$TN = pn * N$$

$$TM = pm * N$$

$$pn = 0.025$$

$$pm = 0.023$$

2. Modelo de crecimiento logístico:

$$N(t) = N(t - dt) + (CR) * dt$$

$$\text{INIT } N = 1000$$

$$CR = r * N * (1 - N/K)$$

$$K = 100000$$

$$r = 0.03$$

3. Modelo de crecimiento logístico con nutriente

$$C(t) = C(t - dt) + (- dC_dt) * dt$$

$$\text{INIT } C = 1000$$

$$dC_dt = b*k*C*N$$

$$N(t) = N(t - dt) + (dN_dt) * dt$$

$$\text{INIT } N = 1000$$

$$dn_dt = k*C*N$$

$$b = 0.01$$

$$k = 0.0001$$

4. Modelo de crecimiento con colapso:

$$\text{ALMN}(t) = \text{ALMN}(t - dt) + (- \text{CONS}) * dt$$

$$\text{INIT ALMN} = 200$$

$$\text{CONS} = \text{CONS_DIA} * N$$

$$N(t) = N(t - dt) + (\text{NATL} - \text{MORT}) * dt$$

$$\text{INIT } N = 10$$

$$\text{NATL} = fn * N$$

$$\text{MORT} = N * fm$$

$$fn = 0.125$$

$$\text{CONS_DIA} = \text{GRAPH}(\text{ALMN})$$

$$(0.00, 0.00), (16.7, 0.185), (33.3, 0.315), (50.0, 0.43), (66.7, 0.54), (83.3, 0.635), (100, 0.705), (117, 0.785), (133, 0.845), (150, 0.9), (167, 0.945), (183, 0.985), (200, 1.00)$$

$$fm = \text{GRAPH}(\text{ALMN})$$

$$(0.00, 0.25), (10.0, 0.2), (20.0, 0.17), (30.0, 0.141), (40.0, 0.117), (50.0, 0.1), (60.0, 0.08), (70.0, 0.0625), (80.0, 0.0525), (90.0, 0.045), (100, 0.04)$$

5. Modelo de crecimiento con oscilacion

$$\text{ALMN}(t) = \text{ALMN}(t - dt) + (\text{PROD} - \text{CONS}) * dt$$

$$\text{INIT ALMN} = 400$$

$$\text{PROD} = 160 + \text{STEP}(40, 2)$$

$$\text{CONS} = \text{CONS_DIARIO} * N$$

$$N(t) = N(t - dt) + (\text{NATL} - \text{MORT}) * dt$$

$$\text{INIT } N = 200$$

$NATL = f_n * N$
 $MORT = N * f_m$
 $ALM_PER_CAP = ALMN / N$
 $f_n = 0.2$
 $CONS_DIARIO = GRAPH(ALM_PER_CAP)$
 (0.00, 0.00), (0.2, 0.36), (0.4, 0.57), (0.6, 0.725), (0.8, 0.775),
 (1, 0.795), (1.20, 0.8), (1.40, 0.8), (1.60, 0.8), (1.80, 0.8), (2.00,
 0.8)
 $f_m = GRAPH(ALM_PER_CAP)$
 (0.00, 0.302), (1.00, 0.265), (2.00, 0.2), (3.00, 0.122), (4.00,
 0.0605), (5.00, 0.048), (6.00, 0.032), (7.00, 0.03), (8.00, 0.022),
 (9.00, 0.016), (10.0, 0.016)

6. Modelo interaccion predador-presa logistico

$PR = 25 - dt * (MORTPR) + dt * (NATPR)$
 $PS = 10 - dt * (MORTPS) + dt * (NATPS)$
 $MORTPR = FRMPR * PR$
 $MORTPS = (FRMPS * PS) + (FRMI * IPRPS)$
 $NATPR = (FRNPR * PR) + (FRNI * IPRPS)$
 $NATPS = FRNPS * PS * (1 - PS / K)$
 $IPRPS = PR * PS$
 $FRMI = 0.01$
 $FRMPR = 0.3$
 $FRMPS = 0.05$
 $FRNI = 0.01$
 $FRNPR = 0.1$
 $FRNPS = 0.3$
 $K = 100$
 $start = 0.0$
 $stop = 100.0$
 $dt = 0.25$
 $method = RK4$ (variable step)
 $abserr = 0.01$
 $relerr = 0.01$

7. Modelo ecuacion diferencial de segundo orden

$$V(t) = V(t - dt) + (dV_dt) * dt$$

$$\text{INIT } V = 1$$

$$dV_dt = - (K/M)*X$$

$$X(t) = X(t - dt) + (dX_dt) * dt$$

$$\text{INIT } X = 1$$

$$dX_dt = V$$

$$K = 1$$

$$M = 1$$

5. Bibliografía

- Angelakis, D.; Hjelmtveit, R. (1996). *The Powersim 2.5 Demo*. Powersim Co. Virginia.
- Boughey, A S. (1973). *Ecology of Populations*. 2 ed. Macmillan, N.Y.
- Caswell, H. (1989). *Matrix Population Models*, Sinauer, Inc. Mass.
- Clark, C.W. (1976). *Mathematical Bioeconomics*, Wiley, N.Y.
- Duek, J.; G.Orlandoni (1995): *Simulación Dinámica para el Modelaje del Medio Ambiente*. Guayaquil. Ecuador.
- Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*. McGraw Hill, Inc, N.Y.
- Forrester, J.(1961). *Principle of Systems*, Lexington. Massachusetts.
- Hall, Ch.; J.Day (1977). "Systems and Models: Terms and Basic Principles". *Ecosystem Modeling in Theory and Practice*, Wiley, N.Y.
- Margaleff, R. (1971). *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. of Chicago Press.
- Malthus, R. (1798). *An Essay on the Principle of Population*. Penguin, Harmondsworth, England.
- Orlandoni M., G. (1991). *Dinámica de Sistemas y Simulación*. Corpoven, PDVSA, Venezuela.
- Richmond, B; S. Peterson; Ch.Charyk (1990). *I Think User's Guide*. High Performance Systems. New Hampshire.
- Shoemaker, Ch. (1977):. "Mathematical Construction of Ecological Models". *Ecosystem Modeling in Theory and Practice*, Wiley, N.Y.