



The energy allocation toward life-history functions: Link between the individual and population levels

Asignación de energía hacia funciones del ciclo de vida: Vínculo entre los niveles individual y poblacional

Víctor Saldaña-Núñez*^{id}, Alex Altamirano-Fernández[†]^{id}, Ranghely Hernández-Castañeda[‡]^{id} and Rodrigo Gutiérrez[§]^{id}

Received, May. 30, 2025;

Accepted, Jul. 05, 2025;

Published, Jul. 27, 2025



How to cite this article:

Saldaña-Núñez et al. *The energy allocation toward life-history functions: Link between the individual and population levels*. *Selecciones Matemáticas*. 2025;12(1):132–141. <http://dx.doi.org/10.17268/sel.mat.2025.01.11>

Abstract

The population dynamics of organisms are strongly influenced by life-history strategies that result from the optimal allocation of energy to vital functions such as growth, reproduction, and survival. These strategies, characterized by phenotypic traits, emerge as evolutionary adaptations to specific ecological conditions and define functional trade-offs relevant facing biotic and abiotic pressures. The aim of this study is to examine the link between life history and population dynamics from a bioenergetic perspective, articulating individual and population-level processes through mathematical models that capture adaptive decisions in simulated environments described in terms of constant, decreasing, and periodic resource availability over time. Using a discrete-time mathematical model with two state variables, internal energy and survival probability, energy allocation toward reproduction and foraging is incorporated in order to determine the optimal strategy that maximizes the net reproductive rate. To solve this control problem, Pontryagin's maximum principle is applied, using the forward-backward method to obtain optimal trajectories of allocation, energy, and survival. These trajectories are analyzed with respect to relevant physiological parameters under different scenarios of resource availability, thereby allowing the exploration of how environmental conditions influence the bioenergetic decisions of organisms.

Keywords . Life history, energy allocation, discrete time model, optimal control.

Resumen

La dinámica poblacional de los organismos está fuertemente influenciada por estrategias de vida que resultan de la asignación óptima de energía a funciones vitales como el crecimiento, la reproducción y la supervivencia. Estas estrategias, caracterizadas por rasgos fenotípicos, emergen como adaptaciones evolutivas ante condiciones ecológicas particulares y definen compensaciones funcionales relevantes frente a presiones bióticas y abióticas. El objetivo de este trabajo es examinar el vínculo entre historia de vida y dinámica poblacional desde una perspectiva bioenergética, articulando

*Facultad de Ingeniería, Departamento de Matemática, Universidad Autónoma de Chile, Talca, Chile. Correspondence author: (victor.saldana@uautonoma.cl).

[†]Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Matemática, Física y Estadística, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile. (aaltamirano@ucm.cl).

[‡]Doctorado en Modelamiento Matemático Aplicado, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile. (ranghely.hernandez@alumnos.ucm.cl).

[§]Facultad de Ciencias Básicas, Departamento de Matemática, Física y Estadística, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile. (rgutierrez@ucm.cl).

procesos individuales y poblacionales a través de modelos matemáticos que capturan decisiones adaptativas en entornos simulados descritos en términos de la disponibilidad de recurso constante, decreciente y periódico a lo largo del tiempo. Mediante un modelo matemático en tiempo discreto, que considera dos estados dados por la energía interna del organismo y su probabilidad de supervivencia, se incorpora la asignación energética hacia la reproducción y la búsqueda de alimento, con el propósito de determinar la estrategia óptima que maximice la tasa reproductiva neta. Para resolver este problema de control, se aplica el Principio Máximo de Pontryagin, empleando el método forward-backward, obteniéndose trayectorias óptimas de asignación, energía y supervivencia. Tales trayectorias se analizan en función de parámetros fisiológicos relevantes bajo distintos escenarios de disponibilidad de recursos, permitiendo así explorar el efecto de condiciones ambientales sobre las decisiones bioenergéticas de los organismos.

Palabras clave. Historia de vida, asignación de energía, modelo discreto, control óptimo.

1. Introducción. Los mecanismos que subyacen al crecimiento, desarrollo, reproducción y supervivencia de los organismos emergen de la interacción dinámica entre los niveles individual y poblacional, y se encuentran formalmente definidos por la historia de vida de cada especie [1]. Esta historia de vida es el resultado de adaptaciones evolutivas que optimizan la asignación energética en contextos ecológicos particulares [2]. En este marco conceptual, las combinaciones de rasgos fenotípicos tales como la edad y el tamaño al primer evento reproductivo, la cantidad y el tamaño de la descendencia, y la frecuencia de reproducción, configuran estrategias de historia de vida que representan respuestas adaptativas a condiciones ambientales específicas [3]. A partir de estas estrategias no solo se explican los patrones dinámicos de las poblaciones, sino también las compensaciones evolutivas, también llamados *trade-offs*, entre inversiones reproductivas y de mantenimiento, elementos fundamentales para anticipar la respuesta de los organismos ante presiones selectivas como la depredación, la competencia o la variabilidad en la disponibilidad de recursos [4].

Las estrategias de vida se reflejan directamente en los patrones demográficos observables a nivel poblacional y pueden ser analizadas mediante el uso de tablas de vida [5]. Las tablas de vida constituyen un modelo teórico fundamental en la Ecología de Poblaciones, ya que permiten representar y describir cuantitativamente los patrones de supervivencia, fecundidad y mortalidad de una cohorte, facilitando así la estimación de parámetros clave como las tasas de supervivencia, reproducción y mortalidad [6]. Una de sus aplicaciones centrales es la predicción del crecimiento o decrecimiento de poblaciones, lo cual depende de variables como la tasa reproductiva y la longevidad, que a su vez están determinadas por rasgos de historia de vida, incluyendo la edad de madurez sexual, el tamaño de la camada y el tiempo durante el cual los individuos, particularmente las hembras, permanecen reproductivamente activos [7]. Desde esta perspectiva, las tablas de vida no solo permiten calcular indicadores demográficos como el número neto de reproducción \mathcal{R}_0 o la tasa intrínseca de crecimiento r , sino que también constituyen una herramienta analítica para evaluar cómo cambios en los parámetros vitales afectan la dinámica poblacional [8].

El análisis conjunto de la historia de vida, la asignación energética y las estrategias reproductivas, mediante el uso de tablas de vida, permite comprender la persistencia y estabilidad de las poblaciones bajo distintas condiciones ecológicas, evolutivas y ambientales [9]. Desde el punto de vista matemático, representaciones formales basadas en el modelado matemático de control óptimo ofrecen una herramienta útil para describir decisiones estratégicas asociadas a la asignación energética a lo largo del ciclo de vida de los organismos [10], al optimizar funciones objetivo biológicamente relevantes bajo restricciones dinámicas que reflejan las limitaciones energéticas internas [11], así como rasgos particulares, como el tamaño corporal [12, 13, 14, 15, 16], y condiciones ambientales caracterizadas por entornos constantes, deterministas y estocásticos [17, 18, 19].

Recientemente, la atención se ha desplazado hacia el análisis de cómo las estrategias de asignación energética influyen en la dinámica poblacional. En particular, Akhmetzhanov y colaboradores [11] incorporaron decisiones energéticas relativas a la reproducción y la búsqueda de recursos mediante un modelo consumidor-recurso semidiscreto [20, 21], revelando una amplia variedad de patrones emergentes, tales como la extinción por sobreexplotación, equilibrios estacionales estables y oscilaciones en las densidades de consumidores y recursos. Entre sus hallazgos más relevantes destacan estrategias óptimas de asignación con la capacidad de estabilizar la interacción consumidor-recurso, mitigando el riesgo de colapso poblacional. A su vez, utilizando un enfoque similar en el contexto de las relaciones interespecíficas, Gutiérrez y colaboradores [22] identificaron un rango de asignaciones energéticas entre reproducción y supervivencia que garantiza la persistencia y estabilidad de la abundancia poblacional a largo plazo. Demostraron la existencia de una única estrategia óptima que maximiza la abundancia poblacional en estado estacionario, favoreciendo la inversión en reproducción cuando los costos asociados a la fertilidad superan a los de mantenimiento. Posteriormente, en [23], al considerar la asignación como un rasgo plástico, demostraron que esta puede promover un patrón dinámico estable en la interacción consumidor-recurso, ampliando el correspondiente rango de persistencia y, consecuentemente, brindando mayor soporte a la hipótesis del rescate plástico [24, 25].

En este trabajo se explora el vínculo entre la historia de vida de los organismos, desde una perspectiva bioenergética, y la dinámica poblacional mediante el modelamiento matemático. Esta relación se articula a través de estrategias de vida definidas por la asignación óptima de energía a

distintas funciones del ciclo vital en diferentes escenarios ambientales caracterizados por la disponibilidad individual de recursos, y que emergen de la maximización de la tasa neta reproductiva, generando así, una retroalimentación entre los niveles individual y poblacional.

2. Modelo Matemático. Asumiendo una escala temporal discreta (por ejemplo, edad), se define e_t como la energía interna del organismo de edad t , cuya variación neta está determinada por el balance entre beneficios y costos individuales dados por el mantenimiento fisiológico C_t y el consumo de recursos B_t , respectivamente. En consecuencia,

$$e_{t+1} - e_t = B_t - C_t.$$

A su vez, del modelo clásico Y [26, 27], para las funciones de reproducción y búsqueda de alimento se definen inversiones energéticas por $b_t = \alpha_t e_t$ y $f_t = (1 - \alpha_t)e_t$ respectivamente, donde $\alpha_t \in [0, 1]$ se denomina asignación de energía a la función reproductiva.

Dado que los recursos son fuentes de energía para los organismos [28], la cantidad de recursos disponibles para cada individuo de edad t y en el tiempo t viene dada por R_t , que en términos matemáticos corresponde a una sucesión acotada [22]. Entonces, se propone $B_t = \phi R_t$ donde $\phi \in (0, 1]$ es la eficiencia de consumo de los individuos. Por otro lado, se supone que el mantenimiento fisiológico es proporcional a la energía interna del individuo, es decir, $C_t = \varphi e_t$, donde $\varphi \in (0, 1)$ es la tasa de mantenimiento. Adicionalmente, tanto la reproducción como la búsqueda de alimento tienen costos *per se* [29], de modo que la tasa de mantenimiento depende de costos específicos asociados a las actividades reproductivas y de búsqueda de alimento, es decir, φ_r y φ_m , de donde se propone que

$$\varphi(\alpha_t) = \varphi_r \alpha_t + \varphi_m (1 - \alpha_t),$$

tal que $\varphi \rightarrow \varphi_r$ a medida que $\alpha_t \rightarrow 1$. Contrariamente, $\varphi \rightarrow \varphi_m$ a medida que $\alpha_t \rightarrow 0$.

Denotamos por l_t a la probabilidad de supervivencia a la edad t , siendo modelada por un comportamiento exponencial decreciente, dada por

$$l_{t+1} = (1 - \mu)l_t, \quad \mu \in (0, 1),$$

esta puede expresarse de la forma

$$l_t = \frac{1}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} l_t + \frac{(1 - \alpha_t)e_t}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} l_t,$$

de donde se define la tasa de mortalidad μ y la eficiencia de consumo del individuo, respectivamente por

$$\mu = \frac{\mu_0}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} \quad \text{y} \quad \phi = \frac{\phi_{\text{máx}}(1 - \alpha_t)e_t l_t}{1 + (1 - \alpha_t)e_t},$$

donde $\mu_0 \in (0, 1)$ y $\phi_{\text{máx}} > 0$ son parámetros que representan respectivamente los valores máximos de tales tasas. Considerando todos los componentes presentados, el siguiente modelo de tiempo discreto es propuesto

$$\begin{cases} e_{t+1} &= (1 - \varphi(\alpha_t))e_t + \frac{\phi_{\text{máx}}(1 - \alpha_t)e_t l_t}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} R_t, \\ l_{t+1} &= \left\{ 1 - \frac{\mu_0}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} \right\} l_t. \end{cases} \tag{2.1}$$

2.1. Existencia y estabilidad del equilibrio trivial. El equilibrio trivial $(0, 0)$ representa biológicamente el término del ciclo de vida de un organismo promedio, y por tal motivo, es globalmente asintóticamente estable con interés particular en la dinámica transiente del modelo centrada en la asignación de los recursos hacia reproducción y mantenimiento en la búsqueda de alimento. En efecto, a continuación es presentado tal resultado.

Proposición 2.1. *El modelo (2.1) tiene un único punto de equilibrio dado por $(0, 0)$ que es globalmente asintóticamente estable.*

Demostración: Sea (e^*, l^*) un punto de equilibrio del modelo (2.1). Entonces,

$$e^* = (1 - \varphi(\alpha_t))e^* + \frac{\phi_m(1 - \alpha_t)e^* l^*}{1 + (1 - \alpha_t)e^*} R_t, \tag{2.2a}$$

$$l^* = \left\{ 1 - \frac{\mu_0}{1 + (1 - \alpha_t)e^*} \right\} l^*. \tag{2.2b}$$

Si $l^* \neq 0$, entonces la ecuación (2.2b) no es resoluble para e^* . Por lo tanto, al tomar $l^* = 0$ en la ecuación (2.2a), se deduce que $e^* = 0$. Adicionalmente, por el criterio de comparación [30], se tiene

$$l_{t+1} = \left\{ 1 - \frac{\mu_0}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} \right\} l_t \leq (1 - \tilde{\mu})l_t, \quad t \geq 0,$$

donde $\tilde{\mu} = 1/\{1 + \max_t e_t\}$. Entonces, $l_t \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow +\infty$. Por lo tanto, para todo $\varepsilon > 0$ existe un tiempo $T = T(\varepsilon) > 0$ tal que $0 < l_t < \varepsilon$ para todo $t > T$. De este modo,

$$e_{t+1} = (1 - \varphi(\alpha_t))e_t + \frac{\phi_{\max}(1 - \alpha_t)e_t}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} l_t R_t \leq (1 - \varphi_{\min} + \phi_{\max} M \varepsilon) e_t,$$

donde $\varphi_{\min} = \min\{\varphi_r, \varphi_m\}$ y $M = \sup\{R_t\}$. Elijiendo adecuadamente $\varepsilon < \varphi_{\min}(\phi_m M)^{-1}$, se deduce que $e_t \rightarrow 0$ a medida que $t \rightarrow +\infty$.

2.2. Problema de control óptimo. Desde una perspectiva biológica y evolutiva, se espera que las estrategias de historia de vida evolucionen para maximizar la aptitud del organismo, entendida como su capacidad de generar descendencia viable [31]. Esta aptitud suele cuantificarse mediante medidas como la tasa de crecimiento poblacional r , derivada de la ecuación de Euler-Lotka [32], o mediante la tasa neta de reproducción \mathcal{R}_0 [33] que representa el número esperado de crías hembras por hembra a lo largo de su vida. En organismos con crecimiento determinado, donde la madurez sexual se alcanza a una edad fija $t_0 = 0$, y cuya esperanza de vida termina en t_f , la tasa neta de reproducción puede expresarse como

$$\mathcal{R}_0 = \sum_{t=t_0}^{t_f} b_t l_t, \tag{2.3}$$

donde l_t es la probabilidad de supervivencia hasta la edad t , y $b_t = \alpha_t e_t$ es la fecundidad específica a la edad t . Esta formulación vincula explícitamente la fisiología energética del organismo con su rendimiento reproductivo, destacando el papel fundamental de la asignación de recursos como mecanismos subyacentes en la evolución de las estrategias de vida [2]. La maximización de \mathcal{R}_0 , en este contexto, implica no solo que el individuo sobrevive y se reproduce, sino que también es de manera óptima dada la dinámica energética del individuo [34]. Por lo tanto, surge naturalmente la pregunta de cuál es el modo de asignación de energía α_t que maximiza \mathcal{R}_0 sujeta a las restricciones dinámicas biológicas e internas de los individuos.

Para esto, el objetivo es determinar $\alpha = (\alpha_0, \alpha_1, \dots, \alpha_{t_f-1})$ donde \mathcal{R}_0 alcanza el máximo en todas las secuencias $\alpha_t \in [0, 1]$ sujeto al modelo (2.1) y considerando los valores iniciales $e_0 > 0$ y $l_0 = 1$ con e_{t_f} y l_{t_f} como valores libres. La existencia de un control óptimo α para el problema descrito en (2.3) está garantizada por una condición suficiente que se deduce de los resultados presentados en [35, 36], y caracterizada vía el Principio de Máximo de Pontryagin [37], obteniéndose las condiciones de optimalidad necesarias. Consecuentemente, el problema de control óptimo se formula como la búsqueda de un proceso admisible $(l_{t_*}, e_{t_*}, \alpha_{t_*})$ que maximice el funcional de coste \mathcal{R}_0 . En este marco, el vector de controles $\alpha_{t_*} = (\alpha_0^*, \alpha_1^*, \dots, \alpha_{t_f-1}^*)$ se denomina control óptimo.

Siguiendo el enfoque propuesto en [38], se introduce el hamiltoniano discreto dado por

$$\mathcal{H}_t = \alpha_t e_t l_t + \lambda_{t+1}^1 \left\{ (1 - \varphi(\alpha_t))e_t + \frac{\phi_{\max}(1 - \alpha_t)e_t l_t}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} R_t \right\} + \lambda_{t+1}^2 \left\{ 1 - \frac{\mu_0}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} \right\} l_t.$$

Aplicando la versión discreta del Principio de Máximo de Pontryagin, se derivan las siguientes ecuaciones adjuntas, donde λ_t^1 y λ_t^2 son las variables adjuntas, tales que

$$\begin{aligned} \lambda_t^1 &= \frac{\partial \mathcal{H}_t}{\partial e_t} = \alpha_t l_t + \lambda_{t+1}^1 \left\{ 1 - \varphi(\alpha_t) + \frac{\phi_{\max}(1 - \alpha_t)l_t}{[1 + (1 - \alpha_t)e_t]^2} R_t \right\} + \lambda_{t+1}^2 \frac{\mu_0(1 - \alpha_t)l_t}{[1 + (1 - \alpha_t)e_t]^2}, \quad y \\ \lambda_t^2 &= \frac{\partial \mathcal{H}_t}{\partial l_t} = \alpha_t e_t + \lambda_{t+1}^1 \frac{\phi_{\max}(1 - \alpha_t)e_t}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} R_t + \lambda_{t+1}^2 \left\{ 1 - \frac{\mu_0}{1 + (1 - \alpha_t)e_t} \right\}, \end{aligned}$$

con condiciones de transversalidad $\lambda_{t_f-1}^1 = \lambda_{t_f-1}^2 = 0$. Además, a partir de la ecuación

$$\frac{\partial \mathcal{H}}{\partial \alpha_t} = e_t l_t \left\{ 1 - \frac{\phi_{\max} R_t \lambda_{t+1}^1}{[1 + (1 - \alpha_t)e_t]^2} - \frac{\mu_0 \lambda_{t+1}^2}{[1 + (1 - \alpha_t)e_t]^2} \right\} - (\varphi_r - \varphi_m) e_t \lambda_{t+1}^1 = 0,$$

se obtiene la asignación óptima α_{t_*} , caracterizada por la secuencia $(\alpha_t^*)_t$ dada por

$$\alpha_t^* = \min \{1, \max \{0, \alpha_t^{\text{op}}\}\} \tag{2.4}$$

donde

$$\alpha_t^{\text{op}} = 1 + \frac{1}{e_t} - \frac{\sqrt{l_t [l_t + \lambda_{t+1}^1 (\varphi_m - \varphi_r)] (\lambda_{t+1}^1 \phi_{\max} R_t + \lambda_{t+1}^2 \mu_0)}}{e_t [l_t + \lambda_{t+1}^1 (\varphi_m - \varphi_r)]}$$

tal que

$$\left. \frac{\partial^2 \mathcal{H}_t}{\partial \alpha_t^2} \right|_{\alpha_t = \alpha_t^{\text{op}}} = - \frac{2(\lambda_{t+1}^1 \phi_{\max} R_t + \lambda_{t+1}^2 \mu_0) e_t^2 l_t}{[1 + (1 - \alpha_t) e_t]^3} < 0.$$

3. Simulaciones numéricas. Con el propósito de ilustrar la dinámica temporal de la estrategia de asignación (2.4) que maximiza la función objetivo (2.3) sujeta a las restricciones del modelo (2.1), se implementó una solución numérica con base en el método de *forward-backward* [39] empleado usualmente para la resolución de problemas de control óptimo de tiempo discreto y continuo.

En el modelo propuesto, R_t representa la disponibilidad de recursos por individuo de edad t en el tiempo instante t , considerada como la fuente de energía adquirida por los organismos mediante de la búsqueda de alimento. Tales valores influyen directamente en el beneficio energético B_t , condicionando la energía interna e_t , la probabilidad de supervivencia l_t , la fecundidad b_t , y por lo tanto, el valor de la tasa neta reproductiva \mathcal{R}_0 . Para el análisis, se consideraron tres escenarios diferentes los cuales representan tendencias temporales de la disponibilidad de recursos.

3.1. Disponibilidad de recursos constantes. Este escenario representa un entorno con disponibilidad individual de recursos estables a lo largo del ciclo vital del organismo por individuo. En la Figura 3.1 se observa que el incremento en los costos de reproducción y mantenimiento ($\varphi_r, \varphi_m \rightarrow 1$) provoca una contracción de las curvas correspondientes a la probabilidad de supervivencia y a la energía interna del organismo (Fig. 3.1(a)-(d), Fig. 3.1(b)-(e)), lo que se traduce en una disminución progresiva de sus valores en el tiempo, siendo notorio en los *peaks* del almacenamiento energético. En contraste, la asignación de energía hacia la reproducción muestra una tendencia creciente (Fig. 3.1(c)-(f)), actuando como un mecanismo de compensación biológica orientado a maximizar la tasa reproductiva neta.

Adicionalmente, al comparar las curvas de las Figuras 3.1(a) y 3.1(d), así como las de las Figuras 3.1(c) y 3.1(f), se observa que la probabilidad de supervivencia se ve más afectada por el aumento de los costos de reproducción que por los de mantenimiento. Esto sugiere una mayor inversión energética en funciones reproductivas durante la fase transitoria.

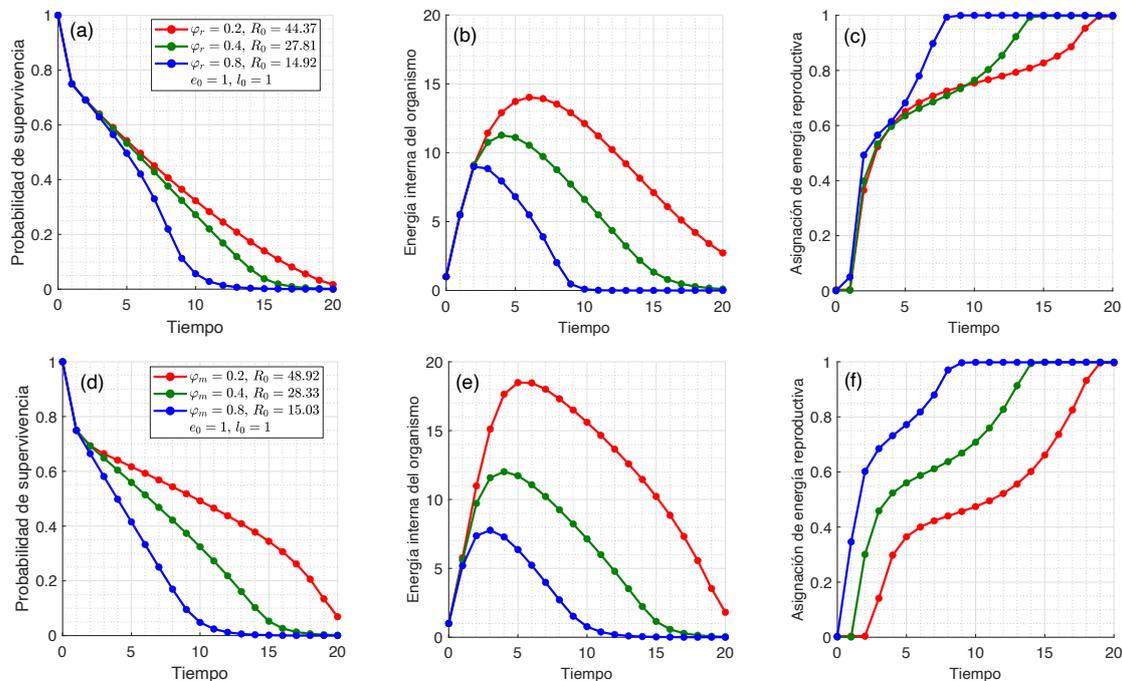


Figura 3.1: Dinámica temporal del modelo (2.1) con disponibilidad individual de recursos constantes, $R_t = 10$, para distintos niveles de costo reproductivo ($\varphi_r \in \{0.2, 0.4, 0.8\}$ con $\varphi_m = 0.5$) y de mantenimiento ($\varphi_m \in \{0.2, 0.4, 0.8\}$ con $\varphi_r = 0.5$), considerando $\mu_0 = 0.5$ y $\phi_{\text{máx}} = 1$.

3.2. Disponibilidad decreciente de recursos. Este escenario representa un entorno en el que la disponibilidad individual de recursos disminuye progresivamente a lo largo del tiempo. La Figura 3.2 muestra que esta reducción en los recursos disponibles durante el ciclo vital provoca, en comparación con entornos de recurso constante, un adelanto en la asignación de energía hacia funciones reproductivas y por lo tanto, una postergración en el mantenimiento asociado a la búsqueda de recursos energéticos. Esta estrategia responde a una disminución acelerada tanto en la probabilidad de supervivencia como en el almacenamiento energético del organismo, en virtud de una inversión reproductiva temprana.

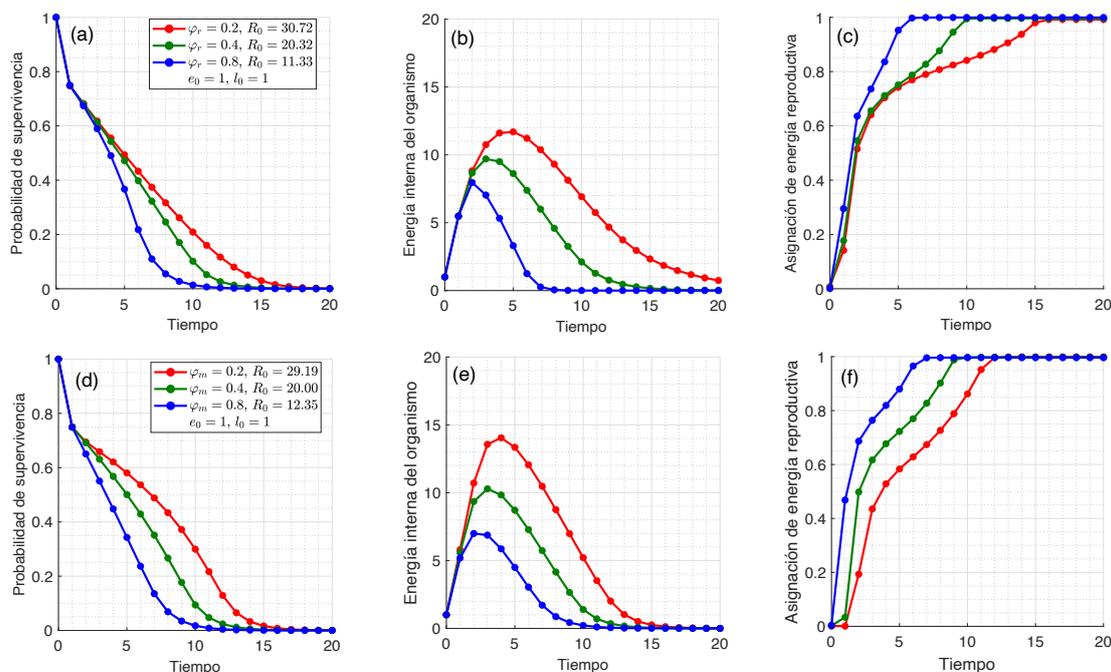


Figura 3.2: Dinámica temporal del modelo (2.1) en entorno con disponibilidad de recursos individuales decrecientes, $R_t = 10 - 0.5t$, para distintos niveles de costo reproductivo ($\varphi_r \in \{0.2, 0.4, 0.8\}$) con $\varphi_m = 0.5$) y de mantenimiento ($\varphi_m \in \{0.2, 0.4, 0.8\}$ con $\varphi_r = 0.5$), considerando $\mu_0 = 0.5$ y $\phi_{m\acute{a}x} = 1$.

3.3. Disponibilidad periódica de recurso. Este escenario representa un entorno en el que la disponibilidad individual de recursos varía de manera periódica en el tiempo, reflejando dinámicas estacionales. La Figura 3.3 muestra que las curvas conservan la tendencia y forma observadas en contextos de disponibilidad constante de recursos, salvo por las fluctuaciones inducidas por la periodicidad y la amplitud de las variaciones en los recursos.

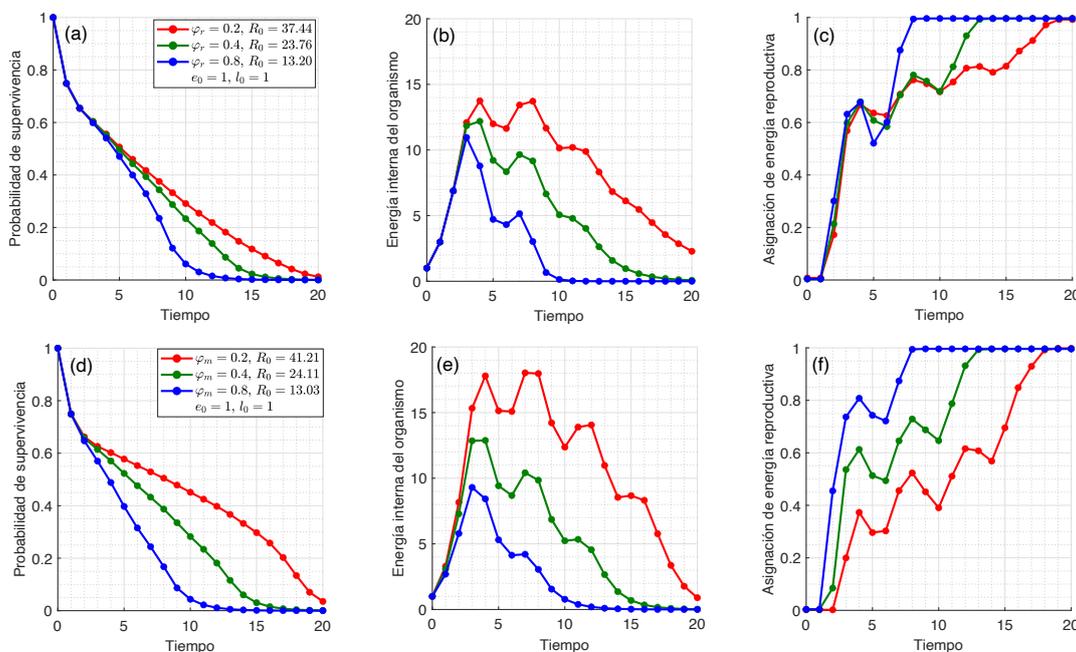


Figura 3.3: Dinámica temporal del modelo (2.1) en entorno con disponibilidad periódica de recursos individuales, $R_t = 10 + 5 \cos(\pi t/2 + \pi) \in [5, 15]$, para distintos niveles de costo reproductivo ($\varphi_r \in \{0.2, 0.4, 0.8\}$ con $\varphi_m = 0.5$) y de mantenimiento ($\varphi_m \in \{0.2, 0.4, 0.8\}$ con $\varphi_r = 0.5$), considerando $\mu_0 = 0.5$ y $\phi_{m\acute{a}x} = 1$.

4. Conclusiones. En este trabajo se propuso un modelo matemático en tiempo discreto para describir el ciclo de vida de un organismo, considerando la probabilidad de supervivencia a la edad t como una función retroalimentada por la energía interna disponible que se asigna a funciones vitales como la reproducción y el mantenimiento. Esta formulación permite reforzar el vínculo entre la historia de vida de los organismos y la dinámica poblacional, a través de la maximización de la tasa reproductiva neta, definida como el número esperado de crías hembras por hembra a lo largo de su vida.

Aplicando el Principio del Máximo de Pontryagin, se determinó la estrategia óptima de asignación energética en función de las variables de estado asociadas a la supervivencia y el almacenamiento energético, así como de los parámetros que describen los costos reproductivos y de mantención, la eficiencia de consumo y mortalidad. También, la disponibilidad individual de recursos en regímenes constantes, decrecientes y periódicos incide en la estrategia de asignación en orden a evidenciar como las decisiones bioenergéticas emergen en distintos entornos ecológicos.

En los escenarios con disponibilidad individual de recursos constantes y periódicos, el análisis gráfico mostró que, a medida que aumentan los costos reproductivos, la asignación energética hacia la función reproductiva se incrementa anticipadamente durante la fase transitoria. Este ajuste compensa la disminución en la probabilidad de supervivencia, con el objetivo de maximizar la tasa reproductiva neta. El patrón de asignación descrito anteriormente se refuerza cuando la disponibilidad individual de recursos es decreciente a lo largo del ciclo de vida, lo cual es consistente con historias de vida propias de estrategias r [40].

Contribución de los Autores. Todos los autores contribuyeron igualmente a este estudio.

Financiamiento. R. H. agradece a la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado de la Universidad Católica del Maule, Chile. Para R. H. esta investigación fue financiada parcialmente por la Beca Doctoral UCM.

Agradecimientos. Los autores agradecen al Grupo de Modelamiento Matemático del Maule de la Universidad Católica del Maule, Chile, y al Grupo de Estudio en Matemática y Aplicaciones de la Universidad Autónoma de Chile.

Conflictos de Intereses. Los autores, declarar que no existe ningún conflicto de intereses en la publicación de este artículo, y que no existe ningún conflicto de intereses con ningún otro autor o institución por la publicación de este artículo.

ORCID and License

Víctor Saldaña-Núñez* <https://orcid.org/0000-0002-5236-5947>

Alex Altamirano-Fernández^f <https://orcid.org/0000-0002-0066-9383>

Ranghely Hernández-Castañeda[‡] <https://orcid.org/0009-0002-1769-6393>

Rodrigo Gutiérrez[§] <https://orcid.org/0000-0002-1119-9989>

This work is licensed under the [Creative Commons - Attribution 4.0 International \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Referencias

- [1] Stearns SC. The Evolution of Life Histories. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1992;23:1-29.
- [2] Partridge L, et al. The ecological context of life history evolution. *Science*. 1988;241(4872):1449-55.
- [3] Stearns SC. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*. 2000;87(11):476-86.
- [4] Stearns SC. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*. 1989;3(3):259-68.
- [5] Stearns SC. The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1977;8:145-71.
- [6] Caswell H. Life Table Response Experiments: Analyses of Effects on Population Growth Rate. *Ecological Monographs*. 1989;59(4):479-514.
- [7] Carey JR. Applied Demography for Biologists: With Special Emphasis on Insects. *Annual Review of Entomology*. 1993;38:39-52.
- [8] Caswell H. Sensitivity analysis of age-structured population models. *Ecology*. 1996;77(3):713-23.
- [9] Caswell H. Analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling*. 1989;46:221-37.
- [10] Belov M. Optimal control of the life cycle of complex systems. *Control sciences*. 2022;(1):15-26.
- [11] Akhmetzhanov AR, Grogard F, Mailleret L. Optimal life history strategies in seasonal consumer-resource dynamics. *Evolution*. 2011;65:113-3125.
- [12] Kozłowski J, Wiegert RG. Optimal allocation of energy to growth and reproduction. *Theoretical Population Biology*. 1986;29:16-37.
- [13] Ziólko M, Kozłowski J. Evolution of body size: an optimization model. *Mathematical Biosciences*. 1983;64:127-43.

- [14] Kozłowski J. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology & Evolution*. 1992;7:15-9.
- [15] Engen S, Saether BE. Optimal Allocation of Resources to Growth and Reproduction. *Theoretical Population Biology*. 1994;46:232-48.
- [16] Heino, Kaitala. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology*. 1999;12:423-9.
- [17] Perrin N, Sibly R. Dynamic Models of Energy Allocation and Investment. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1993;24:379-410.
- [18] Fischer B, Taborsky B, Dieckmann U. Unexpected Patterns of Plastic Energy Allocation in Stochastic Environments. *The American Naturalist*. 2009;173:108-20.
- [19] Fischer B, Dieckmann U, Taborsky B. When to store energy in a stochastic environment. *Evolution*. 2010;65:1221-32.
- [20] Mailleret L, Lemesle V. A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. 2009;367:4779-99.
- [21] Cordova-Lepe F, Robledo G, Cabrera-Villegas J. Population growth modeling with boom and bust patterns: the impulsive differential equation formalism. *Journal of Biological Systems*. 2015;23(sup01):S135-49.
- [22] Gutiérrez R, Córdoba-Lepe F, Moreno-Gómez FN, Velásquez NA. Persistence and size of seasonal populations on a consumer-resource relationship depends on the allocation strategy toward life-history functions. *Scientific Reports*. 2020;10:21401.
- [23] Gutiérrez R, Córdoba-Lepe F, Moreno-Gómez FN, Velásquez NA. Plastic energy allocation toward life-history functions in a consumer-resource interaction. *Journal of mathematical biology*. 2022;85:68.
- [24] Chevin LM, Hoffmann AA. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2017;372:20160138.
- [25] Fox RJ, Donelson JM, Schunter C, Ravasi T, Gaitán-Espitia JD. Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2019;374:20180174.
- [26] Van Noordwijk AJ, de Jong G. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *The American Naturalist*. 1986;128(1):137-142.
- [27] Ng'oma E, Perinchery AM, King EG. How to get the most bang for your buck: the evolution and physiology of nutrition-dependent resource allocation strategies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2017;284(1857):20170445.
- [28] Boggs C. Resource Allocation: Exploring Connections between Foraging and Life History. *Functional Ecology*. 1992;6:508-18.
- [29] Reznick D. Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*. 1992;7:42-5.
- [30] Elaydi S. An Introduction to Difference Equations. 3rd ed. Undergraduate texts in mathematics. Springer; 2005.
- [31] Flatt T, Heyland A. Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs. Oxford university press; 2011.
- [32] Kot M. Elements of Mathematical Ecology. 1st ed. Cambridge University Press; 2001.
- [33] Fisher RA. The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition. Oxford University Press; 1999.
- [34] Smith TM, Smith RL. Elements of ecology. Pearson Higher Ed; 2012.
- [35] Dabbs K. Optimal control in discrete pest control models [Thesis]. University of Tennessee; 2010.
- [36] Doležal J. Existence of optimal solutions in general discrete systems. *Kybernetika*. 1975;11(4):301-12.
- [37] Lenhart S, Workman JT. Optimal Control Applied to Biological Models. 1st ed. Chapman and Hall/CRC; 2007.
- [38] Lewis FL, Xie L, Popa D. Optimal and robust estimation: with an introduction to stochastic control theory. CRC press; 2017.
- [39] Altamirano-Fernández A, Rojas-Palma A, Espinoza-Meza S. Optimal rotation age in fast growing plantations: a dynamical optimization problem. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2024;86(5):51.
- [40] Pianka ER. On r-and K-selection. *The american naturalist*. 1970;104(940):592-7.

Apéndice A. Código en MATLAB.

```
T = 21;
t = 0:T;
%% Par\ 'ametros comunes
phimax = 1;
mu0 = 0.5;
phim = 0.5;
phir = 0.5;
em=1;
%% Par\ 'ametros de control
c = 0.5;
deltaError = 0.01;
Amax = 1;
Amin = 0;
%% Casos
K=1;
if K==1
```

```

Rt = repmat(10, 1, T + 1);
else
    if K==2
        Rt = 10-0.5*t;
    else
        A = 5;
        B = pi;
        C = 10*pi/T;
        D = 10;
        Rt = A*cos(B*t+C)+D;
    end
end
end
%% Estados
e = zeros(1, T + 1); e(1) = 1;
p = zeros(1, T + 1); p(1) = 1;
Lambdal = zeros(1, T + 1);
Lambda2 = zeros(1, T + 1);
alpha = zeros(1, T + 1);
test = 1;

while test > 0
    olde = e;
    oldp = p;
    oldLambdal = Lambdal;
    oldLambda2 = Lambda2;
    oldalpha = alpha;

    for i = 1:T
        e(i + 1) = (1 - (phir * alpha(i) + phim * (1 - alpha(i)
            ))) * e(i) + ...
            phimax * p(i) * ((1 - alpha(i)) * e(i) / (em + (1
                - alpha(i)) * e(i))) * Rt(i);
        p(i + 1) = (1 - (mu0 * em / (em + (1 - alpha(i)) * e(i)
            ))) * p(i);
    end

    for i = 1:T
        j = T + 2 - i;
        Lambdal(j - 1) = alpha(j) * p(j) + Lambdal(j) * ...
            (1 - (phir * alpha(j) + phim * (1 - alpha(j)))) +
            ...
            (phimax * em * (1 - alpha(j)) / (em + (1 - alpha(j)
                )) * e(j))^2) * p(j) * Rt(j)) + ...
            Lambda2(j) * mu0 * em * (1 - alpha(j)) * p(j) / ((
                em + (1 - alpha(j)) * e(j))^2);
        Lambda2(j - 1) = alpha(j) * e(j) + Lambdal(j) * ...
            (phimax * (1 - alpha(j)) * e(j) / (em + (1 - alpha
                (j)) * e(j))) * Rt(j) + ...
            Lambda2(j) * (1 - mu0 * em / (em + (1 - alpha(j))
                * e(j))));
    end

    for i = 1:T
        if phir == phim
            vAux = 1 + (em - sqrt(em * (Lambda2(i + 1) * mu0 +
                Lambdal(i + 1) * phimax * Rt(i)))) / e(i);
        else
            discriminant = p(i) * (p(i) + Lambdal(i + 1) * (
                phim - phir)) * ...
                (Lambdal(i + 1) * phimax * Rt(i) + Lambda2(i +
                    1) * mu0);
            if discriminant >= 0
                vAux = 1 + em / e(i) - sqrt(discriminant) /
                    ...
                    (e(i) * (p(i) + Lambdal(i + 1) * (phim -
                        phir)));
            else

```

```
        vAux = 0;
    end
end
auxalpha = min([Amax, max([Amin, vAux])]);
alpha(i) = auxalpha * (1 - c) + c * oldalpha(i);
end

test = norm(oldalpha - alpha, 'fro') - norm(alpha, 'fro')
      * deltaError;
end

R0 = sum(alpha(1:T) .* e(1:T) .* p(1:T));
```