



UNIVERSITAT D'ALACANT

Facultat de Ciències  
Facultad de Ciencias

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**GRADO EN CIENCIAS DEL MAR**  
**TRABAJO FIN DE GRADO**  
**CURSO ACADÉMICO [2018-2019]**

TÍTULO:

**Análisis de sensibilidad en poblaciones periódicas  
estructuradas utilizando modelos matriciales:  
*Pelagia noctiluca* y *Discophyton rudyi*.**

AUTOR:

**Mirco Alfonsi Riera**

## RESUMEN

En el presente Trabajo de Fin de Grado se va a presentar un análisis de sensibilidad en modelos periódicos de matriciales poblacionales. Las especies objeto de este análisis son *Discophyton rudyi* (Verseveldt y van Ofwegen 1992), un coral incrustante que habita las regiones costeras del Pacífico Norte y *Pelagia noctiluca* (Forsskål 1775), una escifomedusa muy común y estudiada en el Atlántico y Mediterráneo. Los objetivos de este estudio son analizar la biología de la especie así como realizar propuestas de posibles objetivos de gestión para alcanzar la estabilidad poblacional. En el caso de ambas especies se ha registrado un decrecimiento poblacional, en *Discophyton rudyi* ha resultado ser de mayor importancia la reproducción asexual que la sexual para el mantenimiento de la población y aumentar la supervivencia de las colonias mayores durante los meses más fríos puede ser una excelente medida para lograr el equilibrio en la proyección poblacional. En cuanto a *Pelagia noctiluca* han resultado ser poco influyentes en la proyección poblacional el proceso de shrinkage y la supervivencia de las medusas con un diámetro de umbrela mayor a 8,5cm., los datos obtenidos sobre esta especie provienen de un período en que *P. noctiluca* invadió las aguas del Adriático Norte.

## ABSTRACT

In this Final Degree Paper, a sensitivity analysis on periodic population matrix models will be presented. The species object of this analysis are *Discophyton rudyi* (Verseveldt and van Ofwegen 1992), an encrusting coral that inhabits the coastal regions of the North Pacific and *Pelagia noctiluca* (Forsskål 1775), a widely studied and common jellyfish in the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. The objectives of this study are to analyze the biology of the species as well as to make proposals for possible management objectives to achieve population stability. In the case of both species the populations decreased, in *Discophyton rudyi* asexual reproduction has proved to be of greater importance than sexual reproduction for the maintenance of the population and increasing the survival of the larger colonies during the coldests months may be an excellent measure to achieve equilibrium in the population's projection. As for *Pelagia noctiluca*, the shrinkage process and the survival of jellyfish with an umbrella diameter greater than 8.5 cm are not very influential, the data obtained on this species come from a period in which *P. noctiluca* invaded the waters of the North of Adriatic Sea.

**Palabras clave:** Elasticidad, sensibilidad, modelos de matrices periodicas, *Discophyton rudyi*, *Pelagia noctiluca*.

**Key words:** Elasticity, sensibility, periodic matrix models, *Discophyton rudyi*, *Pelagia noctiluca*.

# ÍNDICE:

Introducción y antecedentes:	1
Objetivos	4
Material y métodos:	4
Resultados:	12
Discusión:	18
Cronograma:	21
Conclusión:	22
Bibliografía:	24
Anexo I:	27
Anexo II:	28

## 1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES:

Se define la dinámica de poblaciones como la ciencia que estudia las variaciones que sufren las poblaciones biológicas en cuanto a tamaño, características físicas de sus miembros, edad, sexo, distribución y demás parámetros, así como las causas que provocan dichas variaciones. La modelización matemática de las poblaciones es por tanto una herramienta muy difundida en esta disciplina.

En este estudio se va a operar con modelos matriciales de proyección, concretamente con modelos de matrices periódicas, es decir modelos que analizan la variabilidad intraanual. Las matrices poblacionales son una herramienta muy poderosa y práctica para el análisis demográfico de poblaciones biológicas, fueron introducidas por primera vez en la literatura científica en los años cuarenta por P.H. Leslie (Leslie, 1945), en cambio la modelización de poblaciones utilizando la iteración de modelos de matrices de proyección periódicas fue introducida por J.G. Skellam en 1966 (Skellam, 1966).

El análisis de modelos poblacionales de proyección está siendo usado cada vez más frecuentemente por biólogos conservacionistas y gestores del territorio para evaluar la estabilidad de especies sensibles así como la eficacia de estrategias de gestión, captura, pasto y demás (Bierzychudek, 1999).

Cuando se trabaja con matrices periódicas surge la necesidad de definir cuáles son los períodos o estaciones que van a marcar la frecuencia del muestreo, de forma tradicional se utilizan las estaciones del año como lapso de tiempo necesario para captar la variabilidad intraanual, existen por tanto dos tipos básicos de ciclos anuales que representan con estos modelos: ciclos de dos estaciones: época seca y época de lluvias y ciclos de cuatro estaciones: otoño, invierno, primavera y verano, se analizará un ejemplo de un ciclo modelado tanto con cuatro como con dos estaciones.

Las especies objeto de estudio serán *Pelagia noctiluca* (Forsskål 1775) y *Discophyton rudyi* (Verseveldt y van Ofwegen 1992), esta especie se denomina *Alcyonium* sp. en varias de las obras de la bibliografía, incluidas las principales, posteriormente se denominó *Alcyonium rudyi* hasta que se clasificó como *Discophyton rudyi* (McFadden y Hochberg, 2003).

Los datos tomados sobre *Discophyton rudyi* son los mismos que se tomaron por primera vez para introducir el análisis numérico a realizar, el análisis de sensibilidad sobre matrices de proyección periódicas (Caswell y Trevisan, 1994).

*Discophyton rudyi* se destruye en ambientes rocosos desde la Isla de Vancouver hasta California (Williams, 2007). Las colonias son poco incrustantes, circulares u ovals. Los pólipos miden 5-6 mm. de longitud cuando están completamente extendidos y poseen espículas de

carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ), estos se conectan el uno con el otro gracias a una red gastrovascular compartida. *Discophyton rudyi* se reproduce asexualmente por fisión binaria produciendo dos (ocasionalmente tres) colonias hijas de tamaño aproximadamente igual y de forma sexual generando larvas plánula, la fecundación ocurre entre Junio y Julio (McFadden, 1991). En la mayoría de los puntos registrados esta especie se distribuye en la zona intermareal, llegando a una profundidad máxima registrada de 10 metros, en Cabo Arago, en Oregón (McFadden y Hochberg, 2003).

*Pelagia noctiluca* es en cambio un escifozoo de color rosado, de distribución Atlántica y Mediterránea, habita en ambientes epipelágicos y posee tentáculos de alrededor de 10cm. de longitud. Desarrolla sin escifistoma, no posee fase bentónica en su ciclo vital. Se caracteriza por formar agrupaciones que pueden llegar a contar con varios cientos de individuos (Hayward y Rynald, 2017). Se nutre de gran variedad de zooplancton y es una de entre las especies más abundantes y urticantes del Mediterráneo (Mariottini *et al.*, 2008), existe una abundante y variada bibliografía sobre esta especie.

A principio de la década de 1980 la gran proliferación de *Pelagia noctiluca* en el Mediterraneo llamó la atención de los gobiernos, del público general y de los científicos (Bernard *et al.*, 2011).

Nuevas proliferaciones de medusas pueden ocurrir en el Mar Mediterráneo, posiblemente como consecuencia del cúmulo de efectos originados por el impacto antropogénico. Muchos de los sucesos de proliferación de medusas que ocurren en el Mar Mediterráneo son debidos a *Pelagia noctiluca*, este escifozoo se ha vuelto muy abundante a lo largo de las costas. *Pelagia noctiluca* es considerada una de las especies más importantes del Mediterráneo debido a su distribución, abundancia, el papel ecológico que juega y la interacción negativa con el hombre (Canepa *et al.*, 2013).

Los principales antecedentes de este texto son los estudios que se toman como base para extraer los datos (McFadden, 1991), (Malej y Malej, 1992) y la bibliografía donde se expone el análisis de sensibilidad en este tipo de modelos (Caswell y Trevisan, 1994) y (Caswell, 2006).

Se muestra a continuación la taxonomía de las especies que se estudiarán:

**Tabla1: Taxonomía**

Especie	Filo	Clase	Orden	Familia	Género
<i>Pelagia noctiluca</i>	Cnidaria	Scyphozoa	Semaeostomeae	Pelagiidae	Pelagia
<i>Discophyton rudyi</i>	Cnidaria	Anthozoa	Alcyonacea	Alcyoniidae	Discophyton



**Imagen 1**

***Pelagia noctiluca*, fotografía de Roberto Pillon, realizada en Córcega, Francia. Fuente: WoRMS**

(<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=image&tid=135305&pic=48611>)



**Imagen 2**

***Discophyton rudyi*, fotografía de Neil McDaniel, realizada en Columbia Británica, Canadá. Fuente: WoRMS**

(<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=image&tid=289828&pic=116329>)

## 2. OBJETIVOS

El objetivo de este estudio es analizar que procesos del ciclo de vida de las poblaciones son los que tienen mayor capacidad para influir en el desarrollo poblacional y en qué época del año esta influencia es mayor.

Así mismo se pretende proponer distintos objetivos de gestión poblacional, resultado de la modificación de entradas concretas del modelo matricial, con la finalidad de buscar la estabilidad a largo plazo.

También se desea mostrar la utilidad y versatilidad de los modelos de matrices de proyección periódicas, de esta aspiración surge la necesidad de seleccionar distintos ciclos estacionales.

## 3. MATERIAL Y MÉTODOS

### 3.1 CONSTRUCCIÓN DE UNA MATRIZ:

La base de los modelos poblacionales matriciales es que conociendo una matriz  $A$  y conociendo el número actual de individuos en cada clase en que la población está dividida, que representamos con el vector  $(N_0)$ , donde la primera entrada corresponde al número de individuos de la primera clase y así sucesivamente, se puede calcular el número de individuos en un tiempo  $t$ ,  $(N_t)$  realizando la siguiente operación vectorial.

$$N_t = A^t \cdot N_0$$

**Ecuación 1**

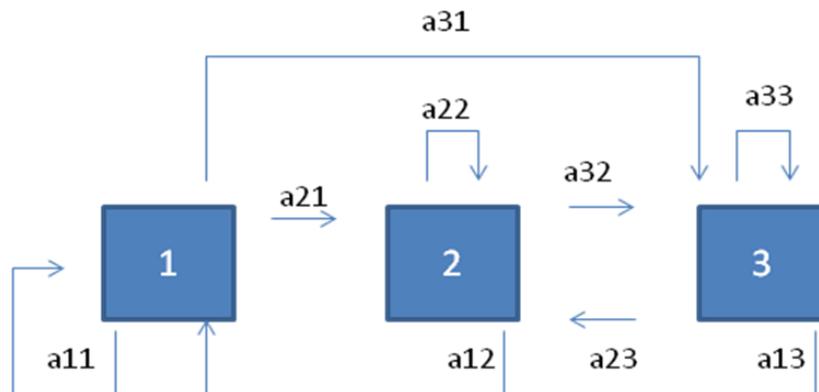
Las entradas de estas matrices  $(a_{ij})$  representan los flujos de transición de individuos entre las distintas clases en que la población está subdividida, generalmente estas clases corresponden a edades o tallas. Es decir, cada entrada de la matriz representa la probabilidad que tiene un individuo de crecer o no crecer, a excepción de los elementos presentes en la primera fila, la cual es indicativa de la reproducción y en esta cada entrada se compone del número de descendientes por individuo de la clase multiplicado por la probabilidad de que el individuo sobreviva, es decir, el sumatorio de los elementos del resto de la columna:

$$a_{1j} = (\sum a_{2j} + a_{3j} + a_{4j} \dots) \cdot \text{descendientes por individuo}$$

**Ecuación 2**

Donde  $a_{ij}$  representa cada entrada de la matriz, puesto que estas entradas son de naturaleza probabilística el sumatorio de los elementos de una misma columna exceptuando aquellos involucrados con la reproducción no puede ser mayor que 1, ya que no pueden sobrevivir más individuos de los existentes.

Para mejorar la comprensión sobre la construcción de estos modelos se adjuntan los dos siguientes esquemas de un ciclo dividido en tres tallas donde, por ejemplo, la entrada  $a_{22}$  representa la probabilidad de los individuos de la clase dos de mantenerse en la misma talla, la entrada  $a_{31}$  la probabilidad de un individuo de la talla uno de crecer hasta la tres y la entrada  $a_{13}$  representa la reproducción de los individuos de talla tres. En estos modelos los individuos de la primera clase no suelen tener capacidad reproductora:



**Esquema de transición entre tres clases: Esquema 1**

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}$$

**Ejemplo matriz poblacional con tres clases: Esquema 2**

Estas matrices pueden ser de naturaleza anual ( $A$ ) o estacional ( $B_n$ ) según la frecuencia del muestreo, en caso de trabajar con matrices estacionales también se puede obtener una matriz anual:

$$A_n = B_{n-x} \dots B_{n-1} \cdot B_n$$

**Ecuación 3**

La matriz anual varía según en qué orden se iteren las matrices estacionales puesto que la estructura de la población varía a lo largo del año (Anexos I y II). Esto es un ejemplo de cómo el análisis estacional es más detallado que el anual. Lo que sin embargo no varía según el orden en que se realice la operación es la tasa discreta de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).

### 3.2 TASA DISCRETA DE CRECIMIENTO ( $\lambda$ )

La tasa discreta de crecimiento describe la tendencia de la población a largo plazo, se define como el valor absoluto del autovalor principal de la matriz A, es decir, aquel que posee un mayor valor absoluto, en cambio, los autovectores principales por la derecha corresponden con la estructura estable de la población, es decir, el valor de cada entrada del autovector principal indica cuantos individuos de cada talla se espera encontrar en relación a la abundancia de individuos que encontremos en el resto de tallas. El autovector principal indica la proporción entre la abundancia de individuos de cada clase una vez que la población alcanza su estructura estable (ANEXO I), todos los vectores N(t) con el número de individuos reales por talla que correspondan a un período en que la población ha alcanzado la estructura estable son múltiplos del autovector principal de A. En sentido geométrico se describe autovector como aquel vector que multiplicado por la matriz A mantiene su dirección viéndose únicamente reducido o incrementado, el número de veces que este vector es incrementado corresponde al autovalor. Así, un autovalor de 0,5 significa que el autovector, en nuestro caso, cuando se ha alcanzado la estructura poblacional estable, con la información del número de individuos por talla, se reduce a la mitad en todas sus entradas proporcionalmente. La formulación derivada de esta descripción es:

$$|(A - \lambda \cdot I)| = 0$$

**Ecuación 4**

$$(A - \lambda \cdot I) \cdot W = 0$$

**Ecuación 5**

I denota a la matriz identidad. Aunque la matriz poblacional anual  $A_x$  se obtiene de la multiplicación de las matrices estacionales, es importante recordar que la tasa de crecimiento poblacional no conmuta, ya que la matriz  $A_x$  corresponde a la iteración de las matrices  $B_x, B_{x-1}, \dots$  esto significa que nunca se debe operar con las tasas discretas de crecimiento de las matrices

periódicas por si solas, ni realizar una multiplicación lineal para conocer  $\lambda$ , a continuación se muestra un ejemplo tomado de la bibliografía (Caswell, 2006):

$$\text{Si } B_s = \begin{pmatrix} 0.1 & 3.0 \\ 0.2 & 0.0 \end{pmatrix} ; \text{ "}\lambda_{BS}\text{" sería igual a: } 0,82$$

$$\text{Si } B_w = \begin{pmatrix} 0.2 & 0.2 \\ 1.0 & 0.0 \end{pmatrix} ; \text{ "}\lambda_{BW}\text{" sería igual a: } 0,55$$

$$\lambda_{BS} \cdot \lambda_{BW} = 0,45$$

En cambio el autovalor principal real es 3,02 y las matrices producto son:

$$A_s = \begin{pmatrix} 0.06 & 0.60 \\ 0.10 & 3.00 \end{pmatrix} \qquad A_w = \begin{pmatrix} 3.02 & 0.02 \\ 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}$$

### Ejemplo práctico 1

### 3.3 SENSIBILIDAD

Un análisis de sensibilidad es un método que permite identificar nuevos flujos de población en función del cambio de una variable  $a_{ij}$ , es decir, permite calcular cambios en la tasa discreta de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) en función de las variaciones en las entradas de las matrices de vida. El método que se debe seguir no es el mismo según se quiera analizar una matriz anual o una matriz estacional, lo cual es el objetivo de este estudio, para lograr dicho objetivo se debe seguir la metodología propuesta por Caswell y Trevisan (Caswell y Trevisan, 1994). Es importante destacar que si se está trabajando con una matriz anual producto de otras estacionales no se puede realizar el análisis directamente sobre la matriz producto ya que las entradas  $a_{ij}$  son una combinación compleja de las entradas  $b_{ij}$  y carecen de sentido biológico propio, además al ser el resultado de operar con entradas procedentes de distintas matrices estacionales se pierde la periodicidad del análisis.

La definición de sensibilidad es por tanto:

$$S = \frac{d(\lambda)}{d(b_{ij})}$$

**Ecuación 6**

Cuando se pretende analizar una matriz anual en su conjunto se necesita conocer los autovectores principales tanto por la derecha ( $w$ ) como por la izquierda ( $v$ ), el método que se debe seguir es el siguiente:

$$S = \frac{d(\lambda)}{d(b_{ij})} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

**Ecuación 7**

Donde  $\langle w, v \rangle$  indica el producto escalar entre  $w$  y  $v$ .

En cambio para realizar el análisis de sensibilidad en una matriz estacional se debe utilizar la ecuación 8 donde el exponente  $T$  indica la trasposición de la matriz:

$$S_{Bn} = (B_{n-x} \dots B_{n-2} \cdot B_{n-1})^T \cdot S_{An}$$

**Ecuación 8**

De esta forma se obtiene una matriz  $S_x$  cuyas entradas  $s_{ij}$  corresponden a las sensibilidades de las correspondientes entradas  $b_{ij}$  de la matriz periódica  $B_x$ .

### 3.4 ELASTICIDAD

La elasticidad es la herramienta complementaria a la sensibilidad que se utiliza para el análisis de este tipo de modelos, viene presentada la metodología para su utilización en la misma obra que las anteriores (Caswell y Trevisan, 1994), se define como el cociente entre las tasas de variación de la constante poblacional y las entradas de la matriz objeto de estudio, como se muestra a continuación:

$$e_{ij} = \frac{\% \text{variación } \lambda}{\% \text{variación } b_{ij}}$$

**Ecuación 9**

Se puede por tanto calcular la variación del flujo de población despejándolo de la ecuación si se conoce la elasticidad y el incremento o reducción de  $b_{ij}$  y del mismo modo se puede despejar  $b_{ij}$  conociendo  $e$  y la mutación de  $\lambda$ .

Estas expresiones son las que se utilizan por tanto para conocer la variación necesaria en la entrada  $b_{ij}$  para que la población se mantenga en equilibrio en la proyección ( $\lambda = 1$ ):

$$\% \text{variación } \lambda = \frac{(1 - \lambda) \cdot 100}{\lambda}$$

**Ecuación 10**

$$\text{nueva } b_{ij} = b_{ij} + (0,001 \cdot \% \text{variación } b) \cdot b_{ij}$$

**Ecuación 11**

El método que se debe seguir para calcular la elasticidad en matrices estacionales es el siguiente:

$$e_{ij} = \frac{b_{ij}}{\lambda} \cdot \frac{d(\lambda)}{d(b_{ij})}$$

**Ecuación 12**

Por tanto la matriz completa con las entradas de la elasticidad se puede calcular del siguiente modo:

$$E_{Bn} = \left( \frac{1}{\lambda} \right) \cdot B_n \circ S_{Bn}$$

**Ecuación 13**

Estas operaciones relacionadas con la elasticidad de cada entrada de la matriz y las tasas de cambio son las que se han utilizado para calcular posibles propuestas de gestión, ecuaciones de la 9 a la 13.

Cuando se realiza una propuesta de gestión real se deben analizar en profundidad la elasticidad y sensibilidad, se suele complementar con el uso de otros métodos y modelos, y se

debe tener en consideración la biología y ecología de la población, además de las limitaciones técnicas, instrumentales y económicas.

En este caso las propuestas analizadas se han decidido en base a los conocimientos obtenidos por la bibliografía y teniendo en cuenta que no se pueden realizar propuestas en que la tasa de supervivencia de una misma talla durante un mismo período supere el 100% puesto que no pueden sobrevivir más individuos de los existentes.

La sensibilidad mide variaciones lineales en la tasa de crecimiento en función de las entradas de la matriz. La elasticidad en cambio muestra variaciones porcentuales y toma los valores de las entradas como valores fijos (Ramirez Félix *et al.*, 2015), es más indicativa de la biología de la especie y puesto que mide la contribución proporcional de cada entrada de la matriz en  $\lambda$ , los valores del sumatorio de las entradas de la una matriz de elasticidad suman siempre uno (De Kroon *et al.*, 1986).

El cálculo de la influencia de los procesos vitales en la influencia poblacional se ha realizado mediante un sumatorio de las entradas  $e_{ij}$  relativas a cada proceso en cada estación del año, como propuesto por las fuentes (Caswell y Trevisan, 1994 ).

### 3.5 ORIGEN Y NATURALEZA DE LOS DATOS

Existen en la Tierra dos tipos clásicos de ciclos anuales, es decir, de dos estaciones, típico de latitudes bajas: estación seca y estación lluviosa o un ciclo anual de cuatro estaciones típico de latitudes medias: invierno, otoño, primavera y verano. El objetivo de este estudio es analizar un modelo diseñado tanto con dos como con cuatro estaciones.

Para satisfacer la necesidad de encontrar un ciclo biológico de dos estaciones se ha recurrido a las tablas de vida ofrecidas sobre *Discophyton rudyi* por la doctora McFadden (McFadden, 1991), las cuales son las que se utilizan por primera vez para presentar el método de análisis de sensibilidad y elasticidad en matrices periódicas (Caswell y Trevisan, 1994).

El ciclo anual de cuatro estaciones en cambio se encuentra representado por los datos sobre *Pelagia noctiluca* en el Mar Mediterráneo aportados por Malej y Malej (Malej y Malej, 1992), aunque estos datos unen en una única matriz el verano y el otoño separándolos del invierno y de la primavera, esto es posible ya que no es necesario que las matrices periódicas tengan la misma duración (Caswell, 2006).

Resulta especialmente interesante realizar estas operaciones con los datos ofrecidos sobre *P.noctiluca* puesto que se publicaron antes de divulgarse el método propuesto.

En ambos casos se han tomado modelos simplificados estructurados por tamaño y no edad (Hughes, 1984), además ambos poseen cinco clases, en *Discophyton rudyi* las clases se han dividido en función del tamaño de la colonia, estas clases son:

Larva plánula;<0,14 cm.<sup>2</sup>; 0,14-0,24 cm.<sup>2</sup>; 0,24-0,36 cm.<sup>2</sup>; >0,36 cm.<sup>2</sup>

En cambio en *Pelagia noctiluca* se ha medido el diámetro de la umbrela:

Ephyrae (<1cm.); 1-3,5cm.; 3,5-6cm.; 6-8,5cm.; >8,5cm.

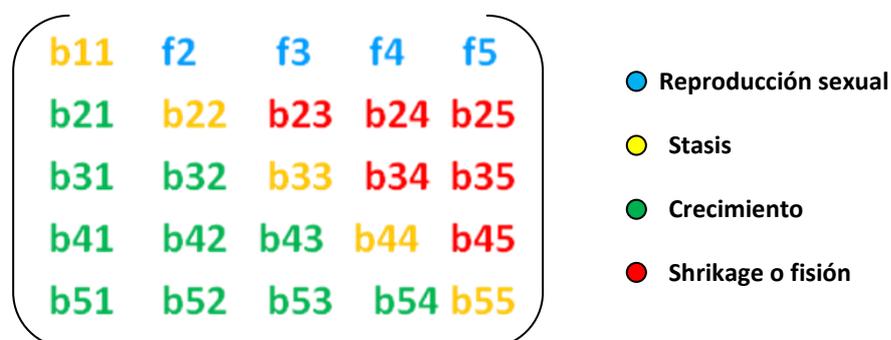
No se ha tenido en cuenta la fase larvaria del ciclo de vida de la medusa para el análisis.

Para *Pelagia noctiluca* se realizó un muestreo en el Golfo de Trieste, en el extremo Norte del Mar Adriático, en el Mediterráneo Occidental, entre Diciembre de 1984 y Abril de 1986 con una frecuencia de entre cada 3 o 4 semanas, a partir de este muestreo y de los conocimientos que la literatura científica aporta sobre esta especie se calcularon las distintas tasas presentes en la matriz (Malej y Malej, 1992).

En el caso de *Discophyton rudyi* se monitorearon dos poblaciones en Botanical Beach y dos en Tatoosh Island, estas localidades se encuentran en el Océano Pacífico Noroccidental, en lados opuestos del estrecho e Juan de Fuca, la primera en la Columbia Británica y la segunda en el Estado de Washington. Las poblaciones presentes en Botanical Beach se muestrearon durante 15 meses entre Junio de 1985 y Septiembre de 1986, las poblaciones de Tatoosh Island en cambio se muestrearon durante 20 meses entre Septiembre de 1985 y Mayo de 1987, las tasas que se muestran en las matrices son el resultado de la observación directa sobre estas cuatro poblaciones (McFadden, 1991).

Puesto que el estudio de McFadden ofrece dos matrices invernales se ha utilizado para realizar los cálculos una matriz media de las dos, como propuesto por Caswell y Trevisan (Caswell y Trevisan, 1994).

Es importante remarcar que los valores que se encuentran enmarcados entre la diagonal principal y la primera fila corresponden a la reproducción asexual en *D. rudyi* y en cambio corresponden al proceso de shrinkage o pérdida de talla en la *Pelagia noctiluca*. El esquema básico de estas matrices es el siguiente:



Esquema de las matrices de *Pelagia noctiluca* y *Discophyton rudyi*: Esquema 3

## RESULTADOS

Los resultados obtenidos para cada especie se muestran por separado, se mostrarán primero las matrices periódicas con sus respectivas matrices de sensibilidad y elasticidad, a continuación se mostrará el sumatorio de la elasticidad para cada proceso del ciclo vital como propuesto por Caswell y Trevisan (Caswell y Trevisan, 1994), en último lugar se mostrarán las propuestas de objetivos de gestión analizadas.

*Discophyton rudyi*:

La tasa de crecimiento poblacional de *Discophyton rudyi* es de 0,92 lo cual indica que la población se encuentra en regresión de un 8% cada año.

Se muestra a continuación el valor de las matrices periódicas con sus respectivas matrices de sensibilidad y elasticidad.

Verano:

$$B_s = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,22 & 0,45 & 4,09 \\ 0 & 0,58 & 0,18 & 0,13 & 0,05 \\ 0 & 0,17 & 0,76 & 0,34 & 0,21 \\ 0 & 0 & 0 & 0,47 & 0,36 \\ 0 & 0 & 0 & 0,03 & 0,43 \end{pmatrix}$$

**Matriz 1**

$$S_{B_s} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,001 & 0,001 & 0,001 \\ 0 & 0,088 & 0,145 & 0,184 & 0,201 \\ 0 & 0,116 & 0,192 & 0,243 & 0,265 \\ 0 & 0 & 0 & 0,340 & 0,371 \\ 0 & 0 & 0 & 0,412 & 0,449 \end{pmatrix}$$

**Matriz 2**

$$E_{B_s} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,000 & 0,001 & 0,005 \\ 0 & 0,055 & 0,028 & 0,026 & 0,011 \\ 0 & 0,021 & 0,159 & 0,090 & 0,061 \\ 0 & 0 & 0 & 0,174 & 0,145 \\ 0 & 0 & 0 & 0,013 & 0,210 \end{pmatrix}$$

**Matriz 3**

Invierno:

$$B_{W} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,007 & 0,215 & 0,13 & 0,1 & 0,05 \\ 0 & 0,195 & 0,29 & 0,24 & 0,08 \\ 0 & 0,17 & 0,33 & 0,35 & 0,205 \\ 0 & 0,13 & 0,135 & 0,405 & 0,815 \end{pmatrix}$$

**Matriz 4**

$$S_{B_{W}} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,818 & 0,097 & 0,201 & 0,139 & 0,080 \\ 0 & 0,143 & 0,297 & 0,205 & 0,118 \\ 0 & 0,183 & 0,380 & 0,262 & 0,151 \\ 0 & 0,239 & 0,496 & 0,342 & 0,198 \end{pmatrix}$$

**Matriz 5**

$$E_{B_{W}} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,006 & 0,023 & 0,028 & 0,015 & 0,004 \\ 0 & 0,030 & 0,094 & 0,053 & 0,010 \\ 0 & 0,034 & 0,136 & 0,100 & 0,034 \\ 0 & 0,034 & 0,073 & 0,150 & 0,175 \end{pmatrix}$$

**Matriz 6**

Para analizar la influencia de cada proceso vital en la tasa de crecimiento se realiza un sumatorio de las elasticidades de los elementos relativos a cada proceso del ciclo de vida de la especie como propuesto por la bibliografía (Caswell y Trevisan, 1994):

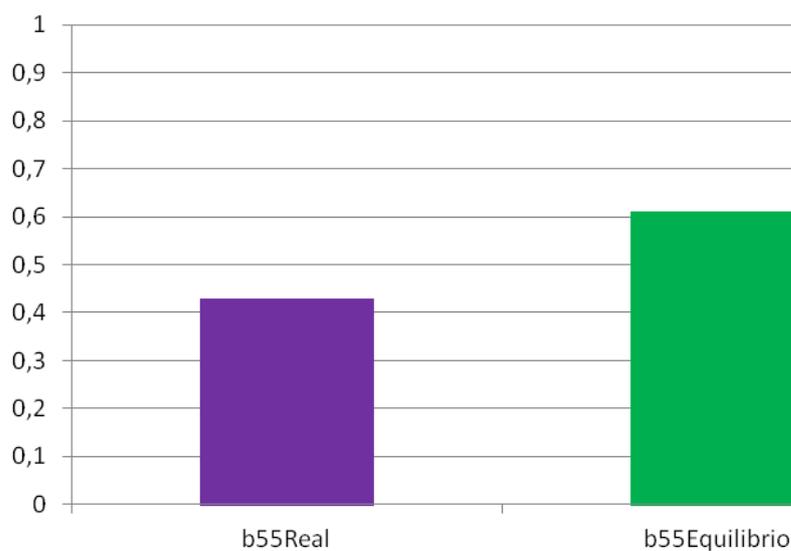
**Tabla 2: Tabla de elasticidades *D.rudyi***

Proceso	Invierno	Verano
Reproducción sexual	0	0,007
Fisión	0,144	0,353
Crecimiento	0,463	0,034
Stasis	0,392	0,598

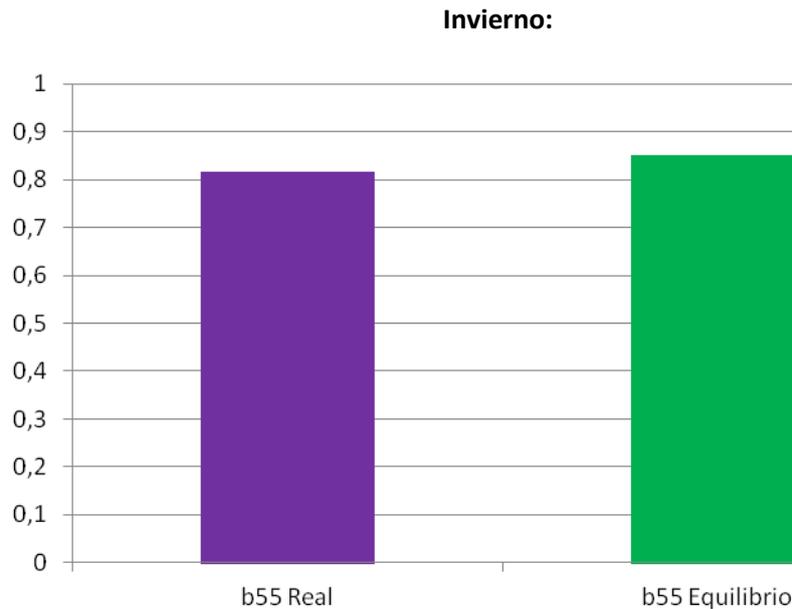
Las propuestas de gestión relacionadas con esta especie concernirán a la entrada  $b_{55}$ , esta entrada corresponde a la supervivencia de los individuos de la última clase, es decir, las colonias con una superficie mayor a  $36\text{cm}^2$ , anticipándonos a la discusión de los resultados, es importante notar como el número de descendientes por individuo obtenidos como resultado de la de reproducción sexual de esta talla es visiblemente mayor que el del resto de tallas reproductoras.

Se muestran los valores que este porcentaje de supervivencia posee en la realidad y cuál tendría que ser el valor para alcanzar el equilibrio poblacional tanto en invierno como en verano:

**Verano:**



**Valor teórico entrada de B analizada para alcanzar el equilibrio: Gráfica 1**



**Valor teórico entrada de B analizada para alcanzar el equilibrio: Gráfica 2**

Para que la población se mantenga, si interviniésemos en la probabilidad de supervivencia de los individuos de mayor talla en verano esta probabilidad tendría que variar desde un 43% hasta un 61%, en cambio en invierno el incremento tendría que ser desde un 81,5% hasta un 85,2%.

*Pelagia noctiluca:*

Pasamos ahora a mostrar los resultados obtenidos sobre *Pelagia noctiluca*, la tasa de crecimiento poblacional es nuevamente menor que uno, en este caso tiene un valor de 0,90 así que la población estaría decreciendo un 10% cada año. La naturaleza de este dato, junto con los conocimientos que se tienen sobre esta especie son la causa de que no se realice ninguna propuesta de gestión poblacional, se profundizará más sobre este tema en la discusión.

Se muestran ahora las matrices periódicas junto con las matrices de sensibilidad y elasticidad:

Verano y Otoño:

$$B_v = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,5 & 0,8 & 0,85 \\ 0,6 & 0,15 & 0,1 & 0 & 0 \\ 0 & 0,65 & 0,3 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0 & 0,45 & 0,55 & 0,1 \\ 0 & 0 & 0 & 0,15 & 0,1 \end{pmatrix}$$

**Matriz 7**

$$S_{BV} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,166 & 0,151 & 0,031 \\ 0 & 0,233 & 0,243 & 0 & 0 \\ 0 & 0,280 & 0,292 & 0,267 & 0 \\ 0 & 0 & 0,300 & 0,274 & 0,056 \\ 0 & 0 & 0 & 0,134 & 0,027 \end{pmatrix}$$

**Matriz 8**

$$E_{BV} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,092 & 0,134 & 0,029 \\ 0 & 0,039 & 0,027 & 0 & 0 \\ 0 & 0,202 & 0,097 & 0,030 & 0 \\ 0 & 0 & 0,150 & 0,167 & 0,006 \\ 0 & 0 & 0 & 0,022 & 0,003 \end{pmatrix}$$

**Matriz 9**

Primavera:

$$B_p = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,3 & 0,7 & 0,75 \\ 0,6 & 0,15 & 0,1 & 0 & 0 \\ 0 & 0,65 & 0,3 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0 & 0,45 & 0,55 & 0,1 \\ 0 & 0 & 0 & 0,15 & 0,1 \end{pmatrix}$$

**Matriz 10**

$$S_{BP} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,153 & 0,147 & 0,023 \\ 0,383 & 0,067 & 0,280 & 0 & 0 \\ 0 & 0,075 & 0,314 & 0,301 & 0 \\ 0 & 0 & 0,285 & 0,273 & 0,044 \\ 0 & 0 & 0 & 0,058 & 0,009 \end{pmatrix}$$

**Matriz 11**

$$E_{BP} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0,051 & 0,114 & 0,020 \\ 0,256 & 0,011 & 0,031 & 0 & 0 \\ 0 & 0,055 & 0,105 & 0,033 & 0 \\ 0 & 0 & 0,142 & 0,167 & 0,005 \\ 0 & 0 & 0 & 0,010 & 0,001 \end{pmatrix}$$

**Matriz 12**

Invierno:

$$B_I = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,6 & 0,15 & 0,1 & 0 & 0 \\ 0 & 0,65 & 0,3 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0 & 0,45 & 0,55 & 0,1 \\ 0 & 0 & 0 & 0,15 & 0,1 \end{pmatrix}$$

**Matriz 13**

$$S_{BI} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,277 & 0,244 & 0,141 & 0 & 0 \\ 0 & 0,356 & 0,205 & 0,369 & 0 \\ 0 & 0 & 0,217 & 0,390 & 0,062 \\ 0 & 0 & 0 & 0,207 & 0,033 \end{pmatrix}$$

**Matriz 14**

$$E_{BI} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,185 & 0,041 & 0,016 & 0 & 0 \\ 0 & 0,257 & 0,068 & 0,041 & 0 \\ 0 & 0 & 0,109 & 0,238 & 0,007 \\ 0 & 0 & 0 & 0,035 & 0,004 \end{pmatrix}$$

**Matriz 15**

Para concluir se muestran los valores de los sumatorios de las elasticidades de los distintos procesos:

**Tabla3: Tabla de elasticidades *P.noctiluca***

Proceso	Invierno	Primavera	Verano-Otoño
Reproducción sexual	0	0,185	0,255
Decrecimiento	0,064	0,069	0,063
Crecimiento	0,586	0,463	0,374
Stasis	0,351	0,284	0,306

#### 4. DISCUSIÓN

Se procede a continuación a analizar en detalle el éxito o no de los objetivos propuestos, empezaremos por discutir el estudio del ciclo de vida de *Discophyton rudyi*:

Puesto que la tasa de crecimiento poblacional es menor que 1 los datos indican que la población está en regresión y por tanto las estrategias enfocadas a buscar la estabilidad poblacional se deben centrar en fomentar la supervivencia de los individuos.

Los principales hechos resaltables en cuanto al análisis de sensibilidad realizado son que la reproducción asexual posee mucha más influencia en el flujo de individuos que la reproducción sexual y que el desarrollo de las colonias en invierno, sobre todo las que poseen una superficie de entre 14cm<sup>2</sup> y 36cm<sup>2</sup> es crucial para la estabilidad de la población.

El hecho de que la reproducción asexual sea más importante en el mantenimiento de la población que la sexual no es sorprendente y es el resultado esperado por la bibliografía dada (Caswell y Trevisan, 1994), (McFaddeen, 1991).

La importancia del crecimiento de los individuos de la tercera y cuarta clases en invierno está relacionada con la importancia de la reproducción asexual de los individuos de tallas mayores, sobre todo en verano, el hecho de que estas colonias puedan crecer para después dividirse en dos o tres colonias menores de tamaños similares por fisión año tras año es el motor que mantiene activa la población. La variabilidad estacional en la relevancia del crecimiento de las colonias para el mantenimiento de la especie solo puede detectarse mediante un análisis periódico (Caswell y Trevisan, 1994).

No hay que olvidar sin embargo que la larva plánula juega un papel ecológico muy importante, no es solo el resultado del intercambio genético de individuos, también es la herramienta que esta especie sésil utiliza para colonizar nuevos ambientes (McFaddeen, 1991), si cambiásemos el enfoque del análisis pretendiendo abarcar un área geográfica mayor e incorporando modelos matriciales de migración los resultados podrían quedar en discusión.

Precisamente debido a la importancia ecológica de la reproducción sexual, relacionada con el intercambio genético y la colonización de nuevos espacios, se ha decidido estudiar el resultado de la actuación sobre la supervivencia de la última talla reproductora para buscar la estabilidad poblacional a largo plazo, ya que estas colonias tienen una mayor capacidad de producción de larvas plánula.

Se puede observar como si se interviene durante el invierno se necesita un incremento de apenas un 3,7% en la probabilidad de supervivencia ( desde 81,5% hasta 85,2%), mientras que si se decide actuar en verano la probabilidad de sobrevivir tendría que ser de un 18% mayor respecto a la probabilidad de sobrevivir original (desde 43% hasta 61%). Nuevamente, este resultado sólo se podría obtener realizando un análisis estacional.

El hecho de que resulte óptimo proteger a los individuos durante el periodo no reproductivo quizá se pueda relacionar con el balance energético estacional, es decir, es posible que se invierta más energía en sobrevivir en invierno y menos en verano, ya que también existe un desgaste considerable de recursos que se consumen en la reproducción, la cual es más intensa en las épocas cálidas en el caso de esta especie.

Los resultados del análisis realizado sobre *Pelagia noctiluca* se discuten a continuación:

La tasa discreta poblacional es 0,9, esto significa que la población estaría decreciendo un 10% cada año y en 5 años se producirá un descenso de más del 40% respecto a la población inicial, este dato llama la atención y merece ser discutido:

Nunca se ha ofrecido una explicación satisfactoria sobre los blooms de *Pelagia noctiluca* en las aguas del Mediterráneo y en las del Atlántico, incluso si se han señalado varias causas como responsables de este fenómeno, un gran número de científicos sugiere que puede tratarse de un ciclo natural de fluctuaciones, ya descrito en varias especies, relacionado con factores ambientales y tróficos (Mariottini *et al.*, 2008).

Los archivos y datos de la Estación Zoológica de Villefranche-sur-mer, en el Mediterráneo Noroccidental, con información sobre la frecuencia anual de *Pelagia noctiluca*, junto a otros datos adicionales, indican que a lo largo de 200 años (1785-1985) las explosiones demográficas de *Pelagia* han ocurrido aproximadamente cada 12 años (Goy *et al.*, 1989).

Debido a esta ciclicidad demográfica y a las evidencias de un incremento poblacional a gran escala espacial durante los años que enmarcan el muestreo analizado (Bernard *et al.*, 2011), se

puede decir que la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ) obtenida no es significativa de la tendencia real de la población a gran escala ni a largo plazo, si no que es una tasa instantánea y concreta relativa a la situación analizada. Este resultado es representativo de la invasión histórica de *Pelagia noctiluca* que ocurrió en el Norte del Mar Adriático entre 1977 y 1986, la cual concluyó con un colapso poblacional por motivos que no son claros (Malej y Malej Jr., 2004).

Por esta razón cualquier propuesta teórica de objetivos de gestión que se presentara se desmarcaría de la realidad ambiental que encontramos actualmente en el Mediterráneo, donde debido al calentamiento global se espera un incremento de depredadores gelatinosos como esta especie (Calvo *et al.*, 2011).

Sin embargo, aunque carezca de sentido realizar ninguna propuesta de gestión, los resultados obtenidos sobre la sensibilidad y la elasticidad sí que pueden ser representativos de la biología de la especie.

Se conoce sobre esta medusa que aunque la reproducción ocurre a lo largo de todo el año (en el modelo matricial analizado se ha considerado despreciable en invierno puesto que se argumenta que es mucho menor que durante el resto del año) el número de oocitos durante los diferentes estadios del desarrollo en una gónada puede oscilar en un rango cuyos valores mínimos se registran en verano con dos picos en primavera y otoño (Rottini y Avian, 1991).

Puesto que según el análisis realizado la influencia de la reproducción es mayor durante el periodo “verano-otoño” se podría argumentar que el otoño es el periodo de mayor importancia reproductiva para la *Pelagia noctiluca*.

La reproducción de *Pelagia noctiluca* se ha observado desde Abril hasta Diciembre con un pico en el Verano tardío y el Otoño. (Malej y Malej, 1992)

Es especialmente digno de mención el hecho de que según los resultados obtenidos el decrecimiento en talla de las medusas no es de importancia para el desarrollo poblacional, de hecho acumula las menores elasticidades de entre todos los procesos que existen durante el año.

Estudios sobre las tasas metabólicas de esta especie (Lilley *et al.*, 2014) sugieren que el proceso de pérdida de talla favorece la supervivencia del individuo durante los periodos en que el alimento es escaso, sin embargo a diferencia de otras especies de escifomedusas la *P. noctiluca* es capaz de seguir con el spawning incluso decreciendo.

*P. noctiluca* parece priorizar la supervivencia de la población a la propia reproduciéndose aún en procesos de pérdida de talla debida a la hambruna (Lilley *et al.*, 2014).

Según el análisis realizado sin embargo esta estrategia ecológica no parece ser determinante para la supervivencia de la población.

La gran diferencia que sin duda hay que comentar entre los resultados obtenidos en el presente estudio y los resultados obtenidos por las fuentes (Malej y Malej, 1992) es que según estas el decrecimiento es muy influyente en la dinámica poblacional, esta diferencia puede ser debida a que el análisis que se realiza en la bibliografía es un análisis a corto plazo, donde al modificar las entradas de las matrices para eliminar el factor relativo al shrinkage se altera también la estructura estable poblacional de las tallas, por tanto ese decrecimiento tan brusco que se registra no es indicativo de la tendencia de la población a largo plazo.

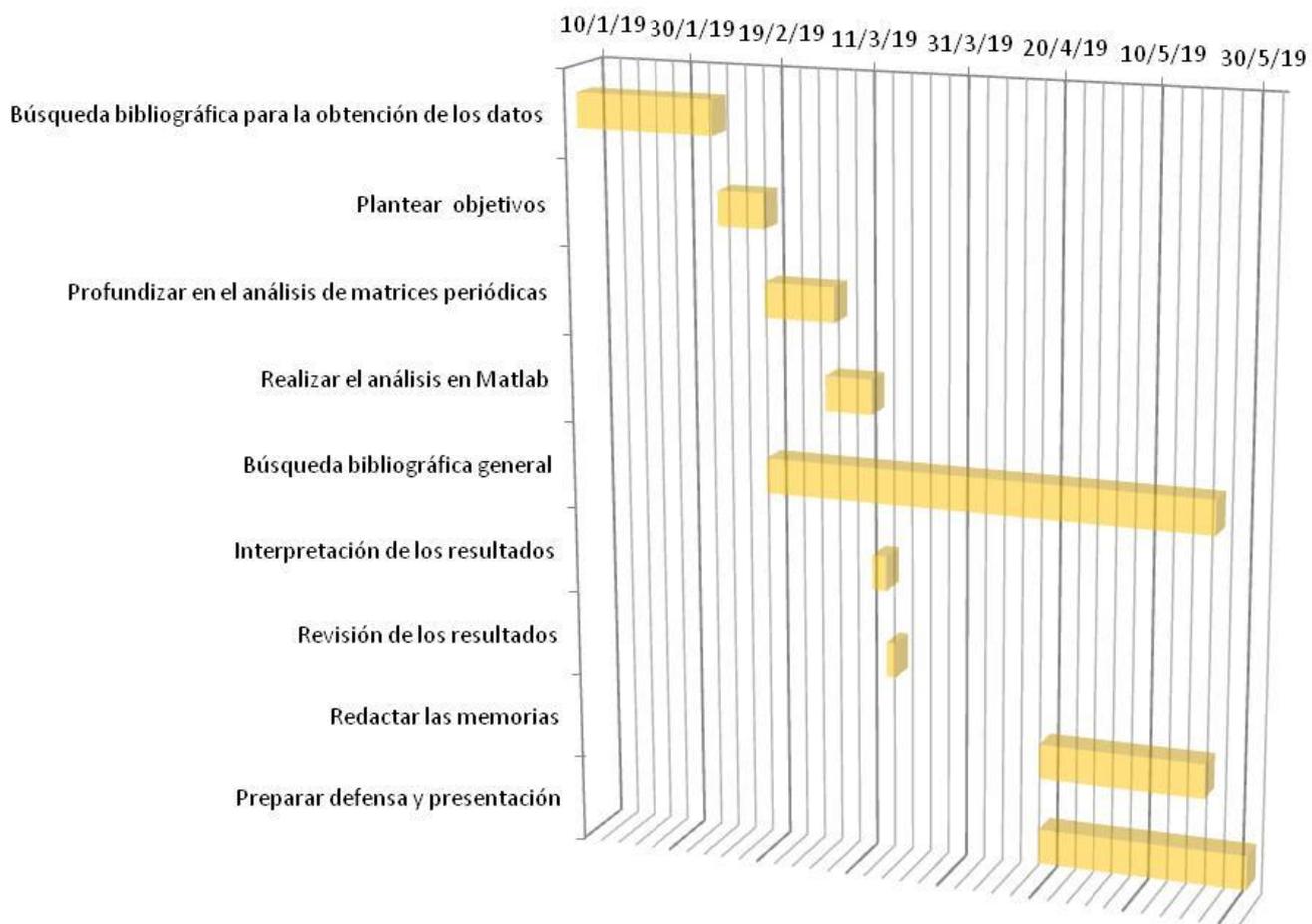
Si se invierte el enfoque del análisis de los datos ofrecidos sobre *Pelagia noctiluca* y se observa la influencia de cada talla al desarrollo poblacional, en lugar del aporte de cada proceso, se puede notar como llaman la atención la primera y segunda fase reproductora, los individuos con diámetro de umbrela de entre 3,5 y 8,5cm. frente a los individuos de tallas mayores, es decir, individuos de más de 8,5cm., la supervivencia de estos individuos de menor tamaño acumula la mayor elasticidad durante todos los períodos.

También la influencia de la reproducción de los individuos de la talla 5 es menor que la influencia del resto de tallas reproductoras. Los resultados coinciden en parte con los obtenidos por los autores de los datos antes de que se publicase el método para realizar análisis de sensibilidad en matrices periódicas, los cuales concluían: La talla de primera reproducción afecta significativamente al crecimiento de la población, si la tasa reproductiva se reduce a 0 la tasa de crecimiento poblacional se reduce a la mitad incluso si la tasa de reproducción de las clases cuatro y cinco se elevan a 1. ( Malej y Malej, 1992).

Es probable que esta baja influencia de las medusas con mayor diámetro de umbrela en la dinámica poblacional esté ligada a la menor probabilidad de sobrevivir de las mismas, ya que en principio poseen una capacidad reproductora ligeramente mayor, como se observa en las correspondientes matrices periódicas B.

## **5. CRONOGRAMA**

Se muestra a continuación el calendario de trabajo resumido de los pasos seguidos para realizar el presente trabajo, este calendario comienza en Enero de 2019 con el comienzo del segundo semestre del curso 2018-2019, durante el cual transcurre la asignatura y concluye en Junio de 2019, cuando se debe entregar el proyecto.



Cronograma: Gráfica 3

## 6. CONCLUSIÓN

El análisis realizado ha resaltado varios aspectos relevantes sobre el ciclo de las especies analizadas, en cuanto a *Discophyton rudyi*, se han obtenido los resultados esperados, ha quedado expuesta la periodicidad de la importancia del crecimiento y el mayor valor de la reproducción asexual sobre la sexual en la proyección de la población.

Sin embargo la reproducción sexual puede llegar a ser muy importante para el desarrollo de la especie a una escala espacio-temporal mayor a la analizada, sería interesante estudiar con mayor detalle la relevancia de este proceso.

Así mismo era esperado por los resultados expuestos en la bibliografía (Caswell y Trevisan, 1994) detectar un decrecimiento progresivo en el número de individuos de la población analizada, a raíz de este decrecimiento surge la proposición del objetivo de gestión relacionado con aumentar la supervivencia de los individuos de mayor talla. Como resultado del análisis se

ha observado que en invierno el esfuerzo teórico necesario para fomentar la estabilidad poblacional es menor que en verano.

En cuanto a *Pelagia noctiluca* se ha podido detectar la baja importancia de la supervivencia de las medusas con diámetro de umbrela mayor a 8,5cm. en el mantenimiento de la población, así mismo también es baja la influencia del proceso de shrinkage.

Se ha detectado también la periodicidad de la influencia en  $\lambda$  de la reproducción a lo largo de las varias épocas del año.

Para el caso de esta especie no se ha realizado ninguna propuesta de gestión puesto que los resultados obtenidos en cuanto a la tendencia poblacional no son significativos de la realidad actual, además los ciclos poblacionales de esta especie son de duración mayor a la analizada en el muestreo tomado como referencia y hay evidencias de que los factores ambientales también son muy influyentes (Bernard *et al*, 2011).

Es posible que otro tipo de modelos más complejos y que incorporen un mayor número de variables sean más aptos para la modelización de los procesos que afectan a esta medusa.

Ha quedado en conjunto demostrada la practicidad del análisis de sensibilidad en matrices poblacionales periódicas y han quedado expuestas varias variaciones estacionales en los ciclos de vida de ambas especies que no se podrían haber detectado en un análisis anual.

## 6. CONCLUSION

The analysis carried out has highlighted several relevant aspects about the cycle of the species analysed, as regards *Discophyton rudyi*, the periodicity of the importance of growth and the greater value of asexual reproduction over sexual reproduction in the projection of the population have been exposed.

However, sexual reproduction may become very important for the development of the species at a space-time scale greater than that analyzed, it would be interesting to study in greater detail the relevance of this process.

Also it was expected by the results exposed in the bibliography (Caswell and Trevisan, 1994) to detect a progressive decrease in the number of individuals of the analyzed population, due to this decrease and the strategic importance of the sexual reproduction for the development of the species arises the proposition of the objective of management related to increase the survival of the individuals of greater height. Result of the analysis it has been observed that in Winter the necessary effort to increase the population increase is smaller than Summer.

As for *Pelagia noctiluca*, it has been possible to detect the low importance of jellyfish with umbrella diameter greater than 8.5 cm. in the maintenance of the population, the influence of the shrinkage process is also low.

Periodicity has also been detected in the influence of reproduction throughout the various seasons of the year on  $\lambda$ .

In the case of this species no management proposal has been made since the results obtained in terms of population trend are not significant from the current reality, in addition the population cycles of this species are longer than analyzed in the sample taken as reference and there are evidences that environmental factors are also very influential (Bernard *et al*, 2011).

It is possible that other types of models that are more complex and that incorporate a greater number of variables could be more suitable for modelling the processes that affect this jellyfish.

The practicality of sensitivity analysis in periodic population matrices has been demonstrated and several seasonal variations in the life cycles of both species that could not have been detected in annual analysis have been exposed.

## BIBLIOGRAFÍA:

Bernard, P., Berline, L., y Gorsky, G. (2011). Long term (1981-2008) monitoring of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) on the French Mediterranean Coasts. *Journal of Oceanography, Research and Data*, 4,1: 1-10

Bierzychudek P. (1999). Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological applications*, 9,4:1278-1287.

Calvo E., Simó R., Coma R. y Ribes, M. (2011). Effects of climate change on Mediterranean marine ecosystems: the case of the Catalan Sea, *Climatic reserach*, 50,1:1-29.

Carlton J.T, (2007). *Cnidaria*, in *Intertidal invertebrates from California to Oregon*, fourth edition, (Light G. y Smith S. eds.). University of California Press, Berkeley, [ucpress.edu/book/9780520239395/the-light-and-smith-manual](http://ucpress.edu/book/9780520239395/the-light-and-smith-manual).

Canepa A., Fuentes V., *et al*. (2014). *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean Sea, in Jellyfish Blooms (Pitt K. y Lucas C., eds.). Springer, Dordrecht, 237 266, [doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-007-7015-7_11)

Caswell H., (2006). *Matrix Populations models Construction Analysis and Interpretation*, 2, Oxford University Press, Oxford, 722pp.

- Caswell H. y M.Trevisan (1994). Sensitivity Analysis of Periodic Matrix Models, *Ecology*, 75, 5: 1299-1303.
- De Kroon H., Plaisier A., van Groenendael J., Caswell H. (1989). Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate, *Ecology*. 67, 5: 1427-1431.
- Goy J., Morand P. y Etienne M., (1989). Long-term fluctuations of *P.noctiluca* in the West Mediterranean sea prediction by climatic variables, *Deep sea research*, 36, 2: 269-279.
- Hayward P. y Ryland J. (2017), Handbook of the marine fauna of the North-West Europe, 2, Oxford University Press, Oxford, 785pp. DOI10.1093/acprof:oso/9780199549443.
- Hughes T.P., (1984). Population Dynamics Based on Individual Size Rather than Age: A General Model with a Reef Coral, *The American naturalist*, 6, 123: 778-795.
- Leslie, P.H. (1945). The use of matrices in certain population mathematics, *Biometrika*, 33,3: 183–212.
- Lilley M.K.S., Elineau A., Ferraris M., Thiéry A., Stemman L., Gorsky G. y Lombard F. (2014). Individual shrinking to enhance population survival: quantifying the reproductive and metabolic expenditures of a starving jellyfish, *Pelagia noctiluca*, *Journal of Plancton research*, 36,6: 1585-1597.
- Malej A. y Malej A. (2004). Invasion of the Jellyfish *Pelagia noctiluca* in the Northern Adriatic: a non-success story, in *Invasions in the Black, Caspian and Mediterranean Seas*, vol.35, (Dumont H., Shiganova H., et al., eds.), Nato Science series, Dordrecht, doi.org/10.1007/1-4020-2152-6\_16.
- Malej, A; Malej, M.(1992) Population dynamics of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775), in *Marine Eutrophication and Population Dynamics*, (Colombo G y Ferrara I, eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, pp. 215–219.
- Mariottini G.L., E. Giacco y Pane, L. (2008). The mauve stinger *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). Distribution, ecology, toxicity and epidemiology of stings. A review, *Marine drugs*, 6,3: 496–513.
- McFadden C.S., (1991). Acomparative Demographic Analysis of Clonal Reproductyion in a Temperate Soft Coral, *Ecology*, 72, 5: 1849-1866.
- McFadden C.S. y Hochberg E.G. (2003). Biology and taxonomy of encrusting alcyoniid soft corals in the northeastern Pacific Ocean with descriptions of two new genera (Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia), *Invertebrate Biology*, 122, 2: 93-113.
- Ramírez Félix E.A., Márquez-Farías J.F. et al (2015), Análisis de elasticidad de *Panopea globosa* con base en la matriz de Lefkovich, *Hidrobiológica*, 25,1: 120-126.

Rottini Sandrini L. y Avian M. (1991). Reproduction of *Pelagia noctiluca* in te central and northen adriatic sea, *Hydrobiologia*, 216,1: 197-202.

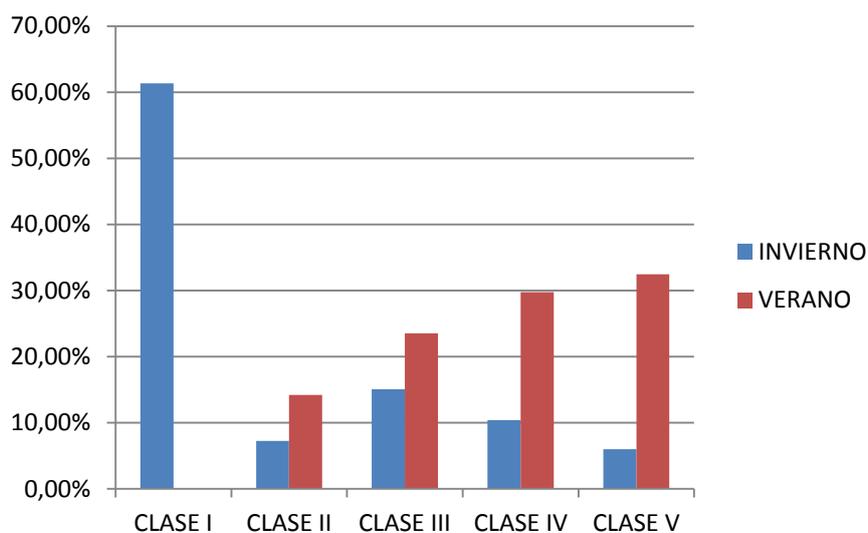
Skellam, J. G. (1967) Seasonal periodicity in theoretical population ecology in *Proceedings of the Fijth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability: Biology and Problems of Health*(Le Cam L.M. y Neyman J. ed.), University of California Press, Berkeley, 179-205.  
[projecteuclid.org/euclid.bsmsp/1200513793](http://projecteuclid.org/euclid.bsmsp/1200513793).

## ANEXO I:

### Estructura estable de las poblaciones analizadas:

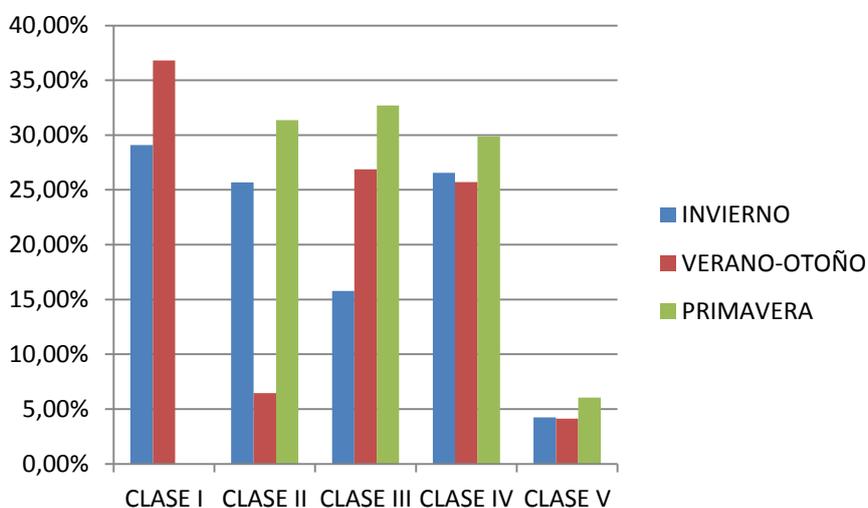
#### *Discophyton rudyi:*

	CLASE I	CLASE II	CLASE III	CLASE IV	CLASE V
INVIERNO	61,32%	7,24%	15,08%	10,38%	6,01%
VERANO	0%	14,23%	23,53%	29,77%	32,47%



#### *Pelagia noctiluca:*

	CLASE I	CLASE II	CLASE III	CLASE IV	CLASE V
INVIERNO	29,09%	25,68%	15,79%	26,57%	4,25%
VERANO-OTOÑO	36,82%	6,45%	26,87%	25,71%	4,12%
PRIMAVERA	0%	31,35%	32,71%	29,87%	6,06%



## ANEXO II:

### Matrices anuales resultado de la iteración de las matrices periódicas:

#### *Discophyton rudyi:*

Verano:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,15 & 0,14 & 0,12 & 0,12 \\ 0 & 0,16 & 0,26 & 0,24 & 0,19 \\ 0 & 0,15 & 0,28 & 0,30 & 0,29 \\ 0 & 0,10 & 0,13 & 0,28 & 0,53 \end{pmatrix}$$

Invierno:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0,65 & 0,76 & 1,87 & 3,44 \\ 0,00 & 0,19 & 0,18 & 0,17 & 0,11 \\ 0,00 & 0,27 & 0,38 & 0,40 & 0,31 \\ 0 & 0,13 & 0,20 & 0,31 & 0,39 \\ 0 & 0,06 & 0,07 & 0,18 & 0,36 \end{pmatrix}$$

#### *Pelagia noctiluca:*

Primavera:

$$\begin{pmatrix} 0,20 & 0,38 & 0,46 & 0,42 & 0,08 \\ 0,05 & 0,04 & 0,05 & 0,07 & 0,07 \\ 0,18 & 0,17 & 0,24 & 0,34 & 0,30 \\ 0,18 & 0,29 & 0,31 & 0,25 & 0,04 \\ 0 & 0,04 & 0,06 & 0,06 & 0,01 \end{pmatrix}$$

Otoño-verano:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,05 & 0,16 & 0,31 & 0,40 & 0,16 \\ 0,18 & 0,17 & 0,32 & 0,38 & 0,34 \\ 0,18 & 0,29 & 0,31 & 0,25 & 0,04 \\ 0 & 0,04 & 0,06 & 0,06 & 0,01 \end{pmatrix}$$

Invierno:

$$\begin{pmatrix} 0,12 & 0,29 & 0,38 & 0,35 & 0,07 \\ 0,05 & 0,24 & 0,33 & 0,38 & 0,1 \\ 0,18 & 0,17 & 0,13 & 0,07 & 0,01 \\ 0,18 & 0,29 & 0,31 & 0,25 & 0,04 \\ 0 & 0,04 & 0,06 & 0,06 & 0,01 \end{pmatrix}$$

