

TESIS DOCTORAL

MODELOS DE DINÁMICA DE POBLACIONES MIGRATORIAS CON FACTORES DE RECLUTAMIENTO, DEPREDACIÓN Y CAPTURA

Lilia Mercedes Ladino Martínez 2012

A mis padres, por su amor y ser el pilar fundamental en mi formación.

A mi hermana, por su constante compañía y apoyo incondicional.

A sikuani, por existir.

Quisiera mostrar mi más sincero agradecimiento a mi director José Carlos Valverde Fajardo, por la ayuda inconmensurable que en esta labor me ha prestado.

Así mismo, desde aquí doy las gracias a las personas responsables del Programa de Doctorado FISYMAT, José Carlos Bellido y Henar Herrero, por ayudarme a solventar los problemas burocráticos de manera eficiente; a mis compañeros del grupo de investigación Sistemas Dinámicos de la Universidad de los Llanos (Colombia), Angélica María Atehortúa Labrador y Edison Ivanú Sabogal Pérez, por sus aportaciones académicas; y a todos aquellos que durante este tiempo me colaboraron de uno u otro modo.

La filosofia è scritta in questo grandissimo libro che continuamente ci sta aperto innanzi a gli occhi (io dico l'universo), ma non si può intendere se prima non s'impara a intender la lingua, e conoscer i caratteri, ne' quali è scritto. Egli è scritto in lingua matematica, e i caratteri son triangoli, cerchi, ed altre figure geometriche, senza i quali mezi è impossibile a intenderne umanamente parola; senza questi è un aggirarsi vanamente per un oscuro laberinto.

Galileo Galilei: Il Saggiatore.

Índice general

| Pr | Preámbulo1Introduction (English version)3Introducción11 | | | | |
|----|---------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|--|--|
| In | | | | | |
| In | | | | | |
| 1. | Pre | iminares | 21 | | |
| | 1.1. | Conceptos y resultados necesarios de sistemas dinámicos continuos | 21 | | |
| | 1.2. | Elementos esenciales de la dinámica de poblaciones | 29 | | |
| | | 1.2.1. Dinámica poblacional de una sola especie | 29 | | |
| | | 1.2.2. Dinámica poblacional de dos especies en interacción | 40 | | |
| | 1.3. | Dinámica de poblaciones migratorias: El caso de las especies de peces Prochilodus y Pseudoplatystoma | 50 | | |
| 2. | Din | ámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con | | | |
| | capt | ura | 55 | | |
| | 2.1. | Preliminares | 55 | | |
| | 2.2. | Modelo matemático | 58 | | |
| | 2.3. | Estudio analítico del modelo | 61 | | |
| | 2.4. | Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales | 67 | | |
| | | 2.4.1. Especie en peligro de extinción | 68 | | |
| | | 2.4.2. Estabilidad ecológica | 68 | | |

| 3. | Din cap | ámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con tura y depredación | 71 |
|----|--------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| | 3.1. | Preliminares | 71 |
| | 3.2. | Modelo matemático | 74 |
| | 3.3. | Estudio analítico y numérico del modelo | 77 |
| | 3.4. | Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales | 89 |
| | | 3.4.1. Ecosistema en peligro de extinción | 90 |
| | | 3.4.2. Depredadores en peligro de extinción | 90 |
| | | 3.4.3. Estabilidad ecológica | 91 |
| 4. | Din mie | ámica poblacional de un sistema presa-depredador con recluta- nto y captura en ambas especies | 93 |
| | 4.1. | Preliminares | 93 |
| | 4.2. | Modelo matemático | 95 |
| | 4.3. | Estudio analítico del modelo | 99 |
| | 4.4. | Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales | L11 |
| 5. | Est aná esto | udio numérico de modelos: Software DSamala Toolbox para el lisis y simulación de sistemas dinámicos discretos, continuos y ocásticos | .15 |
| | 5.1. | Preliminares | 115 |
| | 5.2. | Metodología | 118 |
| | 5.3. | Resultados | 120 |
| | | 5.3.1. Instalación del producto | 120 |
| | | 5.3.2. Estructura DSamala Toolbox | 120 |
| | | 5.3.3. Caso de uso | 122 |
| 6. | Con | clusiones y futuras líneas de investigación 1 | 31 |
| | 6.1. | Conclusiones | 131 |
| | 6.2. | Futuras líneas de investigación | 134 |
| BI | BLI | OGRAFÍA 1 | 44 |

Índice general

Índice terminológico

v

Preámbulo

Siguiendo el procedimiento establecido por la UCLM para la elaboración, defensa y evaluación de la Tesis Doctoral, una vez recibidos los dos informes positivos de los dos expertos, así como la autorización del Director de Tesis, José Carlos Valverde Fajardo, y del Departamento de Matemáticas que es el órgano responsable del Programa de Doctorado FISYMAT en el marco del cual se ha realizado el doctorado, se remite esta memoria a la Comisión de Doctorado.

La Tesis Doctoral titulada "Modelos de dinámica de poblaciones migratorias con factores de reclutamiento, depredación y captura" que aquí se presenta, consiste en un trabajo original de investigación sobre las materias *Sistemas Dinámicos* y *Biomatemáticas* propias del programa de doctorado FISYMAT.

Las aportaciones científicas de la presente Tesis están avaladas por dos publicaciones en revistas del índice JCR (ISI): *Rev. Ing. Investig.* 32(2), 51–57, 2012 [3] y *Math. Meth. Appl. Sci.* 36(6), 722–729, 2013 [50]. Además, otros dos artículos [49, 2] se encuentran en la actualidad sometidos a procesos de revisión por revistas del índice JCR (ISI).

Por otra parte, la presente investigación recibió el *Premio al mejor póster en la rama de conocimiento: Ciencias*, presentado en las II Jornadas Doctorales de la Universidad de Castilla-La Mancha, celebradas en Toledo el 13 de Noviembre de 2012.

Y para que todo ello así conste, firmo la presente memoria.

En Albacete, 30 de noviembre de 2012

Fdo.: Lilia Mercedes Ladino Martínez.

Introduction (English version)

Science has dealt with the problem of studying the nature, seeking to generate and accumulate scientific knowledge through the systematic study of structures and natural phenomena, and of the organization of the results by means of general principles. In this sense, one of the purposes of Science is the modeling of the real world [17, 18]. A model is a simplified representation of a natural phenomenon, since it ignores irrelevant aspects of the phenomenon modeled and highlights its essentials. The possibility of modeling a system mathematically allows us to predict to a certain extent the future behavior of the system, in circumstances that cannot or are difficult to be reproduced in a laboratory. In this context, the dynamical system theory constitutes a fundamental tool for the mathematical modeling and analysis of the future evolution of systems in different disciplines of Natural, Social or Economic Sciences and Engineering.

Among all the models, those representing the evolution of a population, the interaction between species and the human impact on natural ecosystems have attracted interest not only in the field of Biology and Ecology, but also of Applied Mathematics. Population dynamics has been traditionally the object of study of Biomathematics. In its development, it faces questions related to biological growth of a population with or without age distribution, endangered populations, interaction between species and their environment, exploitation of natural resources, development of pesticide-resistant strains, growth of tumor cells, spread of epidemics, social revolutions, drug abuse, armed conflicts, etc.

The mathematical study of changes in populations has a very broad history. It is impossible to say which the first mathematical model formulated for the dynamics of a population was. But the oldest one that appears in the literature is that proposed by Leonardo of Pisa, also known as Leonardo Pisano or, more commonly, Fibonacci, who in 1202 established a simulation exercise involving a hypothetical growth of a population of rabbits (see [66]). The logical consequence of the assumptions formulated in this problem is the famous numerical series known as *Fibonacci sequence*. The result is evidently unrealistic because there are not pairs of rabbits that reproduce according to this series. Although the model is correctly formulated in the light of the assumptions on which it is based, it is not valid and these assumptions should be staked. From this event on, the extent and sophistication of mathematical models in population dynamics have increased significantly and reached considerable degrees of refinement. The evolution of these models can be identified with a process of weakening of the hypotheses or general assumptions underlying the modeling process [73].

The subsequent development of mathematical modeling in this area has not been continuous. Some centuries later, in 1798, the famous *Malthus model* [57] appeared. The assumptions underlying this model are completely unrealistic for human populations. That is, the malthusian model assumes that: resources are inexhaustible and homogenously distributed; the individuals in the population are undistinguishable from each other; the population is isolated (not interacts with other species); the population is uniformly distributed in its habitat; and also it is closed (no migration phenomena exist). In particular, the solution of the differential equation that models the population shows the famous exponential growth, which cannot be validated with empirical data. But, as in the Fibonacci model, this is a logical consequence of the assumptions and these are what should be changed.

In 1838, the Belgian mathematician Pierre-François Verhulst introduced the model that bears his name [88], also known as the *logistic equation*, which he continued developing until publishing his work [89] finally in 1845. In this model, it is omitted the hypotheses concerning the resource inexhaustibility. Thus, the Verhulst model modifies and improves the exponential growth model (or Malthus) through terms that express the factors hindering the growth. The limit imposed for the resources of the environment in the logistic model is known as the *carrying capacity* of the environment. Note that the solution is evidently closer to reality, while it does not allow the population to grow infinitely. But it is also evident that both the Verhulst equation and its solution are more complicated, from the mathematical point of view, than the Malthus model.

Other basic mathematical models in population dynamics built following the process of omitting hypotheses are described below. A model that eliminates the assumption that individuals are undistinguishable from each other is the *Leslie model* [53, 54] for structured populations. The famous *Lotka-Volterra model* [56, 90] omits the hypothesis of the isolation of the population. If the hypothesis of uniform distribution on a homogeneous medium is not considered, it is a *patch model* [82].

The process of removing assumptions allows the model to be something much closer to reality, but also much more complicated mathematically. This was the dominant paradigm until 1976, when Robert May, an Australian physicist, published a paper [61] which caused a veritable revolution in the philosophy of mathematical models in Biology (revolution easily extrapolated to models in Economics and Social Sciences) [73]. May analyzed a mathematical model, extremely simple, for the growth of an insect population. This model is equivalent to the Verhulst one, with the only difference that, in this case, it has a population that reproduces in separate generations and therefore it is considered that the time evolves in a discrete way. For this model, May showed how the dynamics reaches a chaotic regime by a period doubling cascade. In the chaos, there is a coexistence of orbits of all the periods, and this brings the dynamics wealth that it characterizes and distinguishes clearly between stable and periodic behavior, on one hand, and random behavior on the other hand. Although the notion of chaos was known before [63], no so simple mathematical model had presented such a complex dynamics. Thus, the foundation was laid for the gradual breakdown of the idea that complex phenomena require complex models, i.e., a simple mechanism can model a very intricate biological phenomenon.

The study of mathematical models of population dynamics through the theory of dynamical systems is increasing, reflecting their usefulness in understanding the dynamic processes involved and to make specific predictions. This can be seen in works by authors such as May [61, 60], Maynard Smith [62], Brauer and Castillo-Chavéz [12], Murray [66], Britton [15], Turchin [85] and Campos and Isaza [17, 18] where one can find many of the results known so far. These works are a basic reference for the mathematical modeling of populations, which can lead to the formulation of solutions, policies and strategies for the management, control and sustainability of different ecosystems.

The population dynamics models involve parameters related to reproduction, growth, mortality, predation, capture, exploitation, recruitment (for exploited species, it is the process by which an individual, or group of individuals, is included for the first time in the exploitable class [23, 79]), migration, system carrying capacity, amount of food available or physicochemical conditions of the environment, among others, which are fundamental in the evolution of the modeled systems. The validation of the models by means of numerical simulations, allows determining whether the relevant parameters to the dynamics of the modeled population have been considered. When environmental conditions cannot be modeled or the model cannot be studied analytically, due to consider the inclusion of a large number of variables or parameters, then the unique possibility is the numerical/statistical study. However, this possibility also carries different drawbacks as numerical data treatment or sample selection and collection.

The variation in the values of the population parameters can produce changes in

the dynamics of the system, what mathematically is known as bifurcations [5, 6, 48]. The bifurcations in a dynamical system may involve changes in the stability of equilibria, as well as the appearance or disappearance of them. The stability of these steady states has biological significance in the temporal evolution of the population modeled. For example, in the interaction between two species, it is possible that both of them approach a stable coexistence state or, on the contrary, by varying the value of the population parameters, they evolve towards the reduction of the size of the population of one or both species, that is, to the extinction.

Human activities have indirectly modified the dynamics of many populations, what considerably accelerates the natural rate of extinction of species and the increase of a great concern for biodiversity. In many cases, the underlying natural dynamics of the population has been modified due to the increase in the mortality induced by humans, although the populations are not exploited in the strict sense. Dynamic models (and statistical) are needed to investigate the consequences of human induced mortality in the general dynamics of a population (see [52]) and to propose strategies for the conservation and sustainable use of the species.

In particular, some of the most affected populations by the catch that humans exert on them are fish stocks. Given that changes in abundance of fish stocks can be explained by factors such as environmental changes (changes in temperature, salinity, current systems, contamination, etc.) [16, 66], ecosystem dynamics (multispecies interaction, migration, recruitment, etc.) [11, 37, 79], and changes in patterns of capture or fishing (dynamic open access, fishing regulations, etc.) [23, 66], it is necessary to include these factors in the modeling of the dynamics of fish populations.

In this sense, the starting point for the development of the research presented in this memory lies in the lack of models of population dynamics with migratory behavior affected by recruitment, predation and capture factors.

Indeed, with respect to the study of the dynamics of fish populations, there are statistical models and methods for the evaluation of fishery resources, as shown in the work of Sparre and Venema [79], Hilborn and Walters [37], Csirke [23], Plagányi [69] or Beverton and Holt [11]. But, in this context, most of the models relate to marine species and especially those whose changes in abundance are not dominated by migration. That is, species with little migratory behavior (mainly demersal fish, ie, those living in or near the bottom and have little movement [22]) [11, 37, 79]. However, there are highly migratory fish species, not only marine but also of freshwater, which are of great importance social, economic and environmental. In some of these species, young individuals are in nursery areas where adults are not present in a significant amount and, therefore, recruitment involves a migration to the area of exploitation from these nursery areas [11]. In this sense, studies are needed to predict structural changes in the dynamics of such populations in order to take measures to control its exploitation.

Furthermore, until now, in population dynamics models that include a capture factor [12, 15, 18, 66], the population is considered in its entirety, without discrimination in groups or stages of development, and therefore any possible relationship between subpopulations is ignored.

Moreover, the dynamics of some species is strongly influenced by interspecific relationships with other fishery resources, as occurs in the case of fishes of the genera *Prochilodus* and *Pseudoplatystoma*, which interact as a predator-prey system, respectively. They are abundant and of great commercial importance in the major river basins of South America [28, 72]. Therefore, studies are needed to establish interspecific interactions such as predation, to predict structural changes in exploited populations and to propose control measures [26]. However, in the study of the dynamics of predator-prey systems, it has been usually assumed a logistic type growth [89] for prey species, while a linear mortality rate [57] is assumed for predators [92], and only the capture of predators has been considered recently by researchers as Brauer and Castillo-Chavéz [12]. They also suggest studying the capture of preys, which would be appropriate for an examination of the extent to which a population can be controlled by manipulating their food supply.

In the work presented here, we provide models of migratory populations dynamics which cover these lacks of the models proposed so far. Also, we performe a study of the qualitative dynamics of these models given by nonlinear differential equations systems, from the point of view of dynamical systems theory. At the same time, numerical simulations, produced by varying the population parameters, are obtained from statistical data on the state of fisheries in some fish species of the genera *Prochilodus* and *Pseudoplatystoma* in the basins of the Orinoco and Magdalena in Colombia [20, 64], so showing different scenarios about the dynamics of the proposed models, which allows their validation.

Specifically, in the first chapter, we introduce the basic concepts and fundamental theorems of dynamical systems theory and population dynamics that are needed to realize this study. This chapter is divided into two sections. In the first one, we analyze the relationship between the concepts of dynamical system and system of ordinary differential equations, which concludes with the known Vinograd theorem, that guarantees for any flow of an autonomous system of ordinary differential equations, the existence of a dynamical system which has exactly the same orbits. Once this close relationship is known, it is formally defined the concept of orbit, around which the study of the dynamics is constituted, and we review the most important aspects such as periodicity or repulsion-attraction relative to other nearby orbits. Finally, we revise some of the essential theorems that are used for the analysis of our models. In the second section, we analyze some basic elements of population dynamics in the field of dynamical systems. Two types of continuous deterministic models that provide basic fundamentals of population dynamics are revised: single species models [57, 88, 89] and models of interaction between two species [46, 56, 90]. In the first type of models, we analyze a population for which it is assumed that all individuals are developed independently of each other. For this, it is necessary that those individuals live in an unrestricted environment, where no competition is possible. [12]. In particular, we present a review of the Malthusian model dynamics [57], of the logistic model [88, 89] and of a single species models with capture. Regarding the population dynamics of two interacting species the most important biological interactions are described, namely: competition, mutualism, predation, commensalism, amensalism and neutralism. In addition, we review the dynamics of classical models such as Lotka-Volterra model [56, 90] and Kolmogorov type models [46]. In the modeling process of population phenomena, the logistic model and the Lotka-Volterra model play a crucial role, because they serve as a starting point in the creation of more appropriate models for the description of new systems and processes [18].

In the second chapter, we model and analyze the qualitative behavior of a migratory species with recruitment and capture factors, considering a differentiated development of the species in two stages. It shows how the dynamics is determined by a threshold parameter \mathcal{R} . As a result, by Lyapunov-LaSalle theorem, it is proved that if $\mathcal{R} \leq 1$, then the extinction equilibrium is globally asymptotically stable, what ensures that the species could disappear under this condition, whatever the initial sizes of the population are. Furthermore, thanks to the Poincarè-Bendixson theorem, we proved that if $\mathcal{R} > 1$, the solution converges to a non trivial equilibrium point, what means that the population tends to be stable. Another important result from the mathematical point of view, is that the model undergoes a transcritical bifurcation [5, 48] at the parametric value $\mathcal{R} = 1$. Numerical simulations, produced by varying the parameters of empirical data obtained for two fish species of the genera *Prochilodus* that inhabit the basins of the Orinoco and Magdalena in Colombia [20, 64], show different situations with regard to the evolution of the population and allow us to validate the model.

In the third chapter, we expand and improve the model on the population dynamics of the migratory species exposed in the second chapter, now including interaction with other species, which can also be captured and occupy the same habitat, being the latter species predator of the first one and, thus, constituting a predatorprey system. In this context, it is shown that the dynamics of the system is also determined by a threshold parameter value \mathcal{R} that depends on the population parameters. In this case, we also show that if the combination of the population parameters results in $\mathcal{R} \geq 1$, then the extinction equilibrium point is globally asymptotically stable, what ensures that both species, preys and predators, are endangered for any initial population size. Again, the numerical simulations produced by varying the parameters obtained from empirical data, corresponding to species of the genera *Prochilodus* and *Pseudoplatystoma* from the river basins of the Orinoco and Magdalena in Colombia [20, 64], show different situations with regard to the evolution of the predator-prey system and also allow us to validate this new model.

In the fourth chapter, we provide a more general mathematical model for a predator-prev system with recruitment and capture factors in both species and their qualitative dynamics is analyzed. The model further considers, in this case, a population growth based on a general form of recruitment and of predator functional response and the capture of prevs and predators with a rate proportional to the density of their populations, respectively. Thus, the results obtained cover the casuistry originated by different types of predator functional response and recruitment established by several authors of biomathematics, biology and fisheries. In this new context, it is proved that the dynamics is determined by a threshold parameter, which is now two-dimensional, $\mathcal{R} = (m_1, m_2)$, with $m_1, m_2 > 0$. As the most relevant result, we prove that the threshold parameter \mathcal{R} determines the global stability of the extinction equilibrium point, what implies that, in such a case, the species are endangered and will become extinct. Statistical values are used to estimate some population parameters, while different numerical simulations varying the parameter values m_1 and m_2 , show different scenarios about the evolution of the system that allow us to validate the model provided.

In the fifth chapter, we describe a computational tool built for simulation and numerical analysis of discrete, continuous and stochastic dynamical systems. This tool, called DSamala Toolbox, is presented as a MATLAB Toolbox. DSamala Toolbox constitutes a significant contribution to the numerical study of not only the population models that are provided in this work, but also for other dynamic systems, when the modeling equations are difficult or impossible to be studied analytically. The DSamala Toolbox is a scalable software tool, easy to use, free available online, that delivers precise results and reduces costs of time and effort in the areas studied. So, DSamala Toolbox is a new software tool that provides many advantages in the study and research of the dynamical systems.

Finally, in the sixth chapter, we provide a brief overview of the main conclusions that emerge from the research presented in this memory. In addition, future research directions, which arise in terms of the results that have been obtained, are posed. Thus, on one hand, we are awaiting the analysis of the models where rates of reproduction and mortality may vary with environmental conditions, hunting and fishing seasons and techniques used. Moreover, it would be possible to consider other general forms of recruitment, which depend on special features of the system, such as cannibalism, other forms of interspecific interactions, disease transmission, fishing mortality of juvenile, barriers imposed by human that prevent access to exploitable areas, such as reservoirs, which are very common in freshwater rivers. For the cases of predator-prey models proposed in Chapters 3 and 4, it would also be interesting to investigate the dynamics of these systems with a predator functional response that depends on the density of both populations, preys and predators. Furthermore, the stochastic version of each model that is proposed in this memory would be a new research line that is open, which could lead to another approximation of the real dynamics of the species due to the presence of randomness in most nature systems.

Chapters 2 and 5 correspond to two papers published in journals of the index JCR (ISI): *Rev. Ing. Investig.* 32(2), 51-57, 2012 [3] and *Math. Meth. Appl. Sci.* 36(6), 722-729, 2013 [50]. Chapters 3 and 4 are two other papers [49, 2] that are currently under review processes in journals of the index JCR (ISI).

Introducción

La Ciencia se ha encargado de estudiar la naturaleza, buscando generar y acumular conocimiento a través del estudio sistemático de las estructuras y los fenómenos naturales, y de la organización de los resultados por medio de principios generales. En este sentido, uno de los propósitos de la Ciencia es el modelamiento del mundo natural [17, 18]. Un modelo es una representación simplificada de algún fenómeno real, ya que en él se ignoran los aspectos irrelevantes del fenómeno modelado y se destacan los esenciales. La posibilidad de modelar matemáticamente un sistema tiene su importancia en poder predecir con determinado acierto el comportamiento futuro de éste, en circunstancias que no pueden o son difíciles de ser reproducidas en un laboratorio. En este contexto, la teoría de sistemas dinámicos constituye una herramienta fundamental para el modelado matemático y el análisis de la evolución futura de sistemas en diferentes disciplinas de las Ciencias Naturales, Sociales, Económicas y de la Ingeniería.

Entre los modelos, los que representan la evolución de una población, la interacción entre especies y el impacto del hombre sobre los ecosistemas naturales han despertado interés no sólo en el campo de la Biología y la Ecología, sino también de la Matemática Aplicada. La dinámica de poblaciones ha sido tradicionalmente el objeto de estudio de lo que ha venido a llamarse Biomatemática. En su desarrollo, ésta hace frente a cuestiones biológicas relacionadas con el crecimiento de una población con o sin distribución por edad, poblaciones en peligro de extinción, la interacción entre especies y su entorno, la explotación de recursos naturales, la evolución de cepas resistentes a los plaguicidas, el crecimiento de células tumorales, la propagación de epidemias, las revoluciones sociales, la drogadicción, los conflictos armados, etc.

El estudio matemático de los cambios en poblaciones tiene una historia muy amplia. Es imposible afirmar cuál fue el primer modelo matemático formulado para la dinámica de una población, pero el más antiguo que aparece en la literatura es el propuesto por Leonardo de Pisa, también conocido como Leonardo Pisano o, más comúnmente, Fibonacci, quién en 1202 estableció un ejercicio de simulación que implica un hipotético crecimiento de una población de conejos (véase [66]). La consecuencia lógica de las premisas formuladas en este problema es la famosa serie numérica conocida como *sucesión de Fibonacci*. El resultado es evidentemente irreal, pues no hay parejas de conejos que se reproduzcan siguiendo esa serie. Aunque el modelo está correctamente formulado a la luz de las hipótesis en que se basa, no es válido y son estas hipótesis las que se deberían replantear. A partir de Fibonacci, el alcance y la sofisticación de los modelos matemáticos en dinámica de poblaciones se han incrementado notablemente y han alcanzado grados considerables de refinamiento. La evolución de estos modelos se puede identificar con un proceso de debilitamiento de las hipótesis o supuestos generales que subyacen al proceso de modelaje [73].

El avance posterior de la modelación matemática en este área no se ha dado a una velocidad constante. Transcurrieron algunos siglos antes de aparecer el famoso *modelo de Malthus* [57] en 1798. Las hipótesis en las que se basa este modelo son completamente irreales para poblaciones humanas. Esto es, el modelo malthusiano asume que: los recursos son inagotables y homogéneamente distribuidos; los individuos de la población son indistinguibles entre sí; la población se encuentra aislada (no interactua con otras especies); la población está distribuida uniformemente en su hábitat; y además es cerrada (no existen fenómenos de migración). En particular, la solución de la ecuación diferencial que modela la población arroja el famoso crecimiento exponencial, que no es validable con datos empíricos. Pero, al igual que en el modelo de Fibonacci, esto es una consecuencia lógica de las hipótesis formuladas y son éstas las que habría que modificar.

En 1838 el matemático belga Pierre-François Verhulst introdujo el modelo que lleva su nombre [88], también conocido como la *ecuación logística*, que luego continuó desarrollando hasta publicar su trabajo [89] finalmente en 1845. En este modelo, se omite la hipótesis que hace referencia a la inagotabilidad de los recursos. Así, el modelo de Verhulst modifica y perfecciona el modelo de crecimiento exponencial (o de Malthus) a través de términos que expresan los factores que frenan el crecimiento. El límite que el medio le impone a los recursos en el modelo logístico es conocido como la *capacidad de carga* del medio. Cabe destacar que la solución es evidentemente más cercana a la realidad, en tanto no permite que la población crezca infinitamente. Pero, también es evidente que tanto la ecuación de Verhulst como su solución son más complicadas desde el punto de vista matemático que las del modelo de Malthus.

Otros modelos matemáticos básicos en dinámica de poblaciones construidos siguiendo el proceso de omitir hipótesis se describen a continuación. Un modelo que elimina el supuesto de que los individuos sean indistinguibles entre sí es el *modelo de Leslie* [53, 54] para poblaciones estructuradas. El famoso *modelo Lotka-Volterra* [56, 90] omite la hipótesis sobre el aislamiento de la población. Si no se considera la hipótesis de distribución uniforme sobre un medio homogéneo, se tiene un *modelo* de parches [82].

El proceso de quitar supuestos permite que el modelo sea algo mucho más cercano a la realidad, pero también mucho más complicado matemáticamente. Este fue el paradigma dominante hasta que, en 1976, Robert May, un físico australiano, publicó un trabajo [61] que provocó una verdadera revolución en la filosofía de los modelos matemáticos en Biología (revolución fácilmente extrapolable a modelos en Economía y Ciencias Sociales) [73]. May analizó un modelo matemático, extremadamente sencillo, de crecimiento de una población de insectos. Este modelo es equivalente al modelo de Verhulst, con la única diferencia de que en este caso se tiene una población que se reproduce en generaciones separadas y por esta razón considera que el tiempo evoluciona de manera discreta, esto es, en unidades enteras. Para este modelo, May mostró cómo la dinámica llega a un régimen caótico por doblamiento del periodo. En el caos se tiene una convivencia de órbitas de todos los períodos y eso le proporciona la riqueza dinámica que lo caracteríza y distingue nítidamente entre las conductas estables y periódicas, por una parte, y los comportamientos azarosos, por otra. Aunque la noción de caos era conocida desde antes [63], nunca se había presentado un modelo matemático tan simple que pudiera generar una dinámica así de compleja. De esta manera, se sentaron las bases para la ruptura paulatina de la idea de que los fenómenos complejos requieren modelos complejos, es decir, un mecanismo sencillo puede modelar un fenómeno biológico muy intrincado.

El estudio de modelos matemáticos de dinámica de poblaciones mediante la teoría de sistemas dinámicos es cada vez mayor, lo cual refleja su utilidad para entender los procesos dinámicos involucrados y para hacer predicciones concretas. Esto puede verse en obras de autores como May [61, 60], Maynard Smith [62], Brauer y Castillo-Chavéz [12], Murray [66], Britton [15], Turchin [85] y Campos e Isaza [17, 18] donde se reunen muchos de los resultados obtenidos hasta el momento. Las investigaciones en estas obras constituyen una referencia básica para el modelado matemático de poblaciones, que puede conducir a la formulación de soluciones, políticas y estrategias para el manejo, el control y la sostenibilidad de diferentes ecosistemas.

Los modelos de dinámica de poblaciones involucran parámetros relacionados con reproducción, crecimiento, mortalidad, depredación, captura, explotación, reclutamiento (para especies explotadas, es el proceso por el cual un individuo, o grupo de individuos, se integra por primera vez a la población explotable [23, 79]), migración, capacidad de carga del sistema, cantidad de alimento disponible o condiciones fisicoquímicas del ambiente, entre otros, que son fundamentales en la evolución de los sistemas modelados. La validación de los modelos por medio de simulaciones numéricas, permite constatar si se han considerado los parámetros relevantes para la dinámica de la población modelada. Cuando las condiciones del medio no pueden ser modeladas o el modelo no puede ser estudiado analíticamente, por tener que considerar la inclusión de un gran número de variables o parámetros, entonces la única posibilidad de estudiar el fenómeno se reduce al estudio numérico/estadístico. No obstante, esta posibilidad también conlleva diferentes inconvenientes como el tratamiento numérico de datos y la selección y recogida de muestras.

Las variaciones en los valores de los parámetros poblacionales pueden producir cambios en la dinámica del sistema, lo que desde el punto de vista matemático se conoce como bifurcaciones [5, 6, 48]. Las bifurcaciones en un sistema dinámico pueden implicar cambios en la estabilidad de los equilibrios, así como la aparición o desaparición de los mismos. La estabilidad de esos estados de equilibrio tiene significado biológico en la evolución temporal de la población modelada. Por ejemplo, en la interacción entre dos especies es posible que ambas se aproximen a un estado de coexistencia estable o que, por el contrario, al variar el valor de los parámetros poblacionales, evolucionen hacia la reducción significativa del tamaño de la población de una o ambas especies, esto es, hacia su extinción.

Las actividades humanas han modificado indirectamente la dinámica de muchas poblaciones, lo que acelera considerablemente la tasa natural de extinción de las especies y el aumento de una gran preocupación por la biodiversidad. En muchos casos, la dinámica natural subyacente de la población ha sido modificada por el aumento en la mortalidad inducida por el ser humano, aunque las poblaciones no sean explotadas en sentido estricto. Los modelos dinámicos (y estadísticos) son necesarios para investigar las consecuencias de la mortalidad inducida por el hombre en la dinámica general de una población (véase [52]) y proponer estrategias para la conservación y el uso sostenible de las especies.

En particular, algunas de las poblaciones más afectadas por la captura que el hombre ejerce sobre ellas son los recursos pesqueros. Teniendo en cuenta que los cambios en abundancia de las poblaciones de peces pueden ser explicados por factores tales como cambios ambientales (variación en temperatura, salinidad, sistemas de corriente, contaminación, etc.) [16, 66], dinámica del ecosistema (interacción multiespecífica, migración, reclutamiento, etc.) [11, 37, 79], y cambios en los patrones de captura o pesca (dinámica de acceso abierta, regulaciones pesqueras, etc.) [23, 66], es necesario que en el modelado de la dinámica de poblaciones de peces se incluyan dichos factores.

En este sentido, el punto de partida, para el desarrollo de la investigación que se presenta en esta memoria, radica en la carencia de modelos de dinámica de poblaciones con comportamiento migratorio afectadas por los factores de reclutamiento, depredación y captura. En efecto, con respecto al estudio de la dinámica de poblaciones de peces, existen modelos y métodos estadísticos para la evaluación de recursos pesqueros, como muestran los trabajos de Sparre y Venema [79], Hilborn y Walters [37], Csirke [23], Plagányi [69] o Beverton y Holt [11]. Pero, en este contexto, la mayoría de los modelos se refieren a especies marinas y especialmente a aquellas cuyos cambios en abundancia no están dominados por migración. Esto es, especies con poco comportamiento migratorio (principalmente peces demersales, es decir, aquellos que viven en o cerca del fondo y presentan poco movimiento [22]) [11, 37, 79]. Sin embargo, existen especies de peces altamente migratorias, no sólo marinas sino también de agua dulce, que son de gran importancia social, económica y ambiental. En algunas de estas especies, los jóvenes ocupan zonas de cría donde los adultos no están presentes en una cantidad considerable y, por tanto, el reclutamiento implica una migración al área de explotación desde las zonas de cría [11]. En este sentido, se requieren de estudios que predigan cambios estructurales en la dinámica de este tipo de poblaciones con el fin de tomar medidas para el control de su explotación.

Además, hasta ahora, en los modelos de dinámica de poblaciones que incluyen un factor de captura [12, 15, 18, 66], la población es considerada en su totalidad, sin discriminación en grupos o etapas de desarrollo, y por tanto se ignora cualquier relación entre posibles subpoblaciones.

Por otra parte, la dinámica de algunas especies está fuertemente influenciada por las relaciones interespecíficas con otros recursos pesqueros, como es el caso de los peces de los géneros *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma* que interactúan como un sistema presa-depredador, respectivamente, y que son abundantes y de gran importancia comercial en las principales cuencas fluviales de América del Sur [28, 72]. Por tanto, resultan necesarios estudios que establezcan relaciones interespecíficas, como la depredación, para predecir cambios estructurales en poblaciones explotadas y proponer medidas de control conjuntas [26]. Sin embargo, en el estudio de la dinámica de sistemas presa-depredador usualmente se ha asumido un crecimiento tipo logístico [89] para la especie presa, mientras que una tasa de mortalidad lineal [57] es asumida para el depredador [92], y solamente la captura de depredadores ha sido considerada muy recientemente por investigadores como Brauer y Castillo-Chavéz [12]. Éstos sugieren estudiar también la captura de la presa, lo cual sería apropiado para un examen de la medida en que se puede controlar a una población mediante la manipulación de su suministro de alimentos.

En el trabajo que aquí se presenta se proporcionan modelos de dinámica de poblaciones migratorias que cubren esas carencias de los modelos planteados hasta ahora. Asimismo, se realiza el estudio de la dinámica cualitativa de estos modelos dados por sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales, desde la teoría de sistemas dinámicos. Al mismo tiempo, simulaciones numéricas producidas mediante la variación de los parámetros poblacionales, obtenidos de datos estadísticos sobre el estado de la pesca de algunas especies de peces de los géneros *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma* en las cuencas del Orinoco y Magdalena en Colombia [20, 64], muestran diferentes escenarios de la dinámica de los modelos propuestos, que permiten validarlos.

En concreto, en el primer capítulo, se introducen los conceptos básicos y teoremas fundamentales de la teoría de sistemas dinámicos y la dinámica de poblaciones. Este capítulo se divide en dos secciones. En la primera, se analiza la relación entre los conceptos de sistema dinámico y sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, lo que concluye con el conocido teorema de Vinograd que garantiza para cualquier flujo de un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales ordinarias, la existencia de un sistema dinámico que tiene exactamente las mismas orbitas. Una vez conocida esta estrecha relación, se define formalmente el concepto de orbita, en torno al cual gira el estudio de la dinámica, y se revisan las que son más importantes en aspectos como la periodicidad o la repulsión-atracción con respecto a otras órbitas cercanas. Finalmente, se enuncian algunos de los teoremas esenciales que son usados para el análisis de los modelos propuestos. En la segunda sección, se analizan algunos elementos fundamentales de la dinámica de poblaciones en el campo de los sistemas dinámicos. Se revisan dos tipos de modelos determinísticos continuos que proporcionan fundamentos básicos de la dinámica de poblaciones: modelos de especies aisladas [57, 88, 89] y modelos de interacción entre dos especies [46, 56, 90]. En el primer tipo de modelos, se analiza una población en la que se asume que todos los individuos se desarrollan independientemente uno de otro. Para que esto ocurra, es necesario que esos individuos vivan en un ambiente sin restricciones, donde ningún tipo de competición sea posible [12]. En particular, se presenta una revisión de la dinámica del modelo malthusiano [57], del modelo logístico [88, 89] y de modelos de una sola especie con captura. En cuanto a la dinámica poblacional de dos especies que interactúan, se describen las interacciones biológicas más importantes, a saber: competencia, mutualismo, depredación, comensalismo, amensalismo y neutralismo. Además, se revisa la dinámica de modelos clásicos como el modelo Lotka-Volterra [56, 90] y los modelos tipo Kolmogorov [46]. En el proceso de modelado de fenómenos poblacionales, el modelo logístico y el modelo Lotka-Volterra juegan un rol crucial, porque ellos sirven como punto de partida en la creación de modelos más apropiados para la descripción de nuevos sistemas y procesos [18].

En el segundo capítulo, se modela y analiza el comportamiento cualitativo de una especie migratoria con factores de reclutamiento y captura, considerando un desarrollo de la especie diferenciado en dos etapas. Se muestra cómo la dinámica está determinada por un parámetro umbral \mathcal{R} . Como resultado más importante, en virtud del teorema de Lyapunov-LaSalle, se prueba que si $\mathcal{R} \leq 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción es globalmente asintóticamente estable, lo que asegura que la especie podría desaparecer bajo esta condición, sean cuales sean los tamaños iniciales de la población. Además, gracias al teorema de Poincarè-Bendixson, se demuestra que si $\mathcal{R} > 1$, la solución converge a un punto de equilibrio no trivial, lo que significa que la población tiende a ser estable. Otro resultado importante, desde el punto de vista matemático, es que el modelo sufre una bifurcación transcrítica [5, 48] en el valor paramétrico $\mathcal{R} = 1$. Simulaciones numéricas, producidas mediante la variación de los parámetros obtenidos de datos empíricos correspondientes a dos especies del género *Prochilodus* que habitan en las cuencas del Orinoco y el Magdalena en Colombia [20, 64], muestran diferentes situaciones con respecto a la evolución de la población y permiten validar el modelo.

En el tercer capítulo, se amplía y mejora el modelo sobre la dinámica poblacional de la especie migratoria expuesto en el segundo capítulo, incluyendo ahora la interacción con otra especie, que también puede ser capturada, y que ocupa el mismo hábitat, siendo esta última especie depredadora de la primera y constituyendo así un sistema presa-depredador. En este contexto, se demuestra que la dinámica del sistema está también determinada por un valor paramétrico umbral \mathcal{R} que depende de los parámetros poblacionales. En este caso, también se demuestra que si la combinación de los parámetros poblacionales da como resultado $\mathcal{R} \geq 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción es globalmente asintóticamente estable, lo que asegura que ambas especies, presas y depredadores, están en peligro para cualquier tamaño inicial de la población. De nuevo, las simulaciones numéricas producidas mediante la variación de los parámetros obtenidos de datos empíricos correspondientes a especies de los géneros *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma* de las cuencas del Orinoco y Magdalena en Colombia [20, 64], muestran diferentes situaciones con respecto a la evolución del sistema presa-depredador y permiten asimismo validar este nuevo modelo.

En el cuarto capítulo, se proporciona un modelo matemático más general para un sistema presa-depredador con factores de reclutamiento y captura en ambas especies y se analiza su dinámica cualitativa. El modelo considera además en este caso un crecimiento de las poblaciones basado en una forma general de reclutamiento y de respuesta funcional del depredador, así como la captura de presas y depredadores con una tasa proporcional a la densidad de sus poblaciones, respectivamente. Por lo tanto, los resultados obtenidos cubren la casuística originada por diferentes tipos de respuesta funcional del depredador y de reclutamiento establecidos por diversos autores de las áreas de biomatemáticas, biología y pesca. En este nuevo contexto, se prueba que la dinámica está determinada por un parámetro umbral, que ahora es bidimensional, $\mathcal{R} = (m_1, m_2)$, con $m_1, m_2 > 0$. Como resultado más relevante, se prueba que el parámetro umbral \mathcal{R} determina la estabilidad global del punto de equilibrio de extinción, lo cual implica que, en tal caso, las especies están en peligro y se extinguirán. Valores estadísticos son usados para estimar algunos parámetros poblacionales, mientras que diversas simulaciones numéricas variando los valores de los parámetros m_1 y m_2 , muestran diferentes escenarios acerca de la evolución del sistema que validan el modelo proporcionado.

En el quinto capítulo, se describe una herramienta computacional construida para la simulación y el análisis numérico de sistemas dinámicos discretos, continuos y estocásticos. Esta herramienta, denominada DSamala Toolbox, se presenta como un Toolbox de MATLAB. DSamala Toolbox constituye un aporte significativo para el estudio numérico no sólo de los modelos poblacionales proporcionados en este trabajo, sino también para otros sistemas dinámicos, cuando las ecuaciones que los modelan son difíciles o imposibles de estudiar analíticamente. El software DSamala Toolbox es una herramienta escalable, fácil de usar, disponible gratuitamente en línea, que entrega resultados precisos y reduce costos de tiempo y esfuerzo en las áreas estudiadas. Por tanto, DSamala Toolbox es una nueva herramienta de software que proporciona muchas ventajas en el estudio y la investigación de sistemas dinámicos.

Finalmente, en el sexto capítulo, se expone un breve resumen de las principales conclusiones que se desprenden de la investigación presentada en esta memoria. Además, se plantean futuras líneas de investigación que quedan abiertas en función de los resultados que se han obtenido. En este sentido, por un lado, están pendientes de analizar modelos donde las tasas de reproducción y mortalidad puedan variar con las condiciones ambientales, temporadas de caza o pesca y técnicas usadas. Por otra parte, es posible considerar otras formas generales de reclutamiento, que dependan de características especiales del sistema, tales como canibalismo, otras formas de interacción interespecífica, transmisión de enfermedades, mortalidad por pesca de juveniles, barreras impuestas por el hombre que impiden el acceso a las áreas explotables, como embalses, las cuales son muy comunes en los rios de agua dulce de gran tamaño. Para los casos de los modelos presa-depredador propuestos en los capítulos 3 y 4, también sería interesante investigar la dinámica de estos sistemas con una respuesta funcional del depredador que dependa de la densidad de ambas poblaciones, presas y depredadores. Además, la versión estocástica de cada modelo que se ha propuesto en esta memoria sería otra nueva línea de investigación que queda abierta, la cual podría conducir a otra aproximación de la dinámica real de las especies, debido a la presencia de aleatoriedad en la mayoría de los sistemas de la naturaleza.

Los capítulos 2 y 5 corresponden a dos artículos publicados en revistas del índice JCR (ISI): *Rev. Ing. Investig.* 32(2), 51-57, 2012 [3] y *Math. Meth. Appl. Sci.* 36(6), 722-729, 2013 [50]. Los capítulos 3 y 4 constituyen otros dos artículos [49, 2] que se encuentran en la actualidad sometidos a procesos de revisión por revistas del índice JCR (ISI).

Capítulo 1

Preliminares

1.1. Conceptos y resultados necesarios de sistemas dinámicos continuos

Uno de los principales objetivos del estudio de un sistema dinámico es dar una completa caracterización de la geometría de su estructura orbital [48]. Además, si el sistema dinámico depende de parámetros, resulta también interesante conocer el cambio en la estructura orbital cuando los parámetros varíen. Sin embargo, es necesario aclarar que no siempre es posible alcanzar este objetivo en el estudio de todos los sistemas dinámicos.

En esta memoria, se hace referencia solamente a sistemas dinámicos continuos, en particular dados por sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales. El estudio de un sistema de este tipo se simplifica cuando éste es autónomo, es decir, de la forma

$$x' = f(x) \tag{1.1}$$

donde $f: X \to \mathbb{R}^n$ es una función continua definida en un conjunto abierto $X \subset \mathbb{R}^n$ y con la suficiente regularidad para que se tenga la garantía de existencia y unicidad de soluciones para condiciones iniciales dadas. Esto ocurre si f es de clase \mathcal{C}^1 , que es lo que se supone habitualmente. No obstante, un sistema no autónomo

$$x' = f(t, x) \tag{1.2}$$

puede incluirse en uno autónomo, añadiendo una variable al sistema, pues basta definir F(t, x) = (1, f(t, x)) y considerar

$$z' = F(z) \tag{1.3}$$

donde z = (t, x). En este contexto, si x(t) es solución de (1.2), entonces z(t) = (t, x(t)) es solución de (1.3). De esta manera, el considerar únicamente sistemas autónomos no supone una pérdida de generalidad. Aún así, el aumento en una unidad de la dimensión dificulta de manera significativa el análisis, por lo que normalmente los sistemas no autónomos se estudian de manera independiente.

Las soluciones del sistema (1.1) pueden darse a través del *flujo* del sistema, como se explica a continuación. Sea φ una función definida sobre un abierto A

$$\varphi: \mathbb{A} \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R} \times X \to X$$

para la cual se tiene que: si $t_0 \in \mathbb{R}$ y $x_0 \in X$, entonces $\varphi_{t_0,x_0} : I(t_0,x_0) \to X$, dada por $\varphi_{t_0,x_0}(t) = \varphi(t,t_0,x_0)$, es la solución de (1.1) con condición inicial x_0 en t_0 . La función φ es continua y presenta propiedades de diferenciabilidad análogas a las de f.

Sea

$$\Lambda = \{(t, x) \in \mathbb{R} \times X : (t, 0, x) \in \mathbb{A}\}$$

y redefínase φ en Λ como $\varphi(t, x) = \varphi(t, 0, x)$. Denótese I(x) = I(0, x) para cada $x \in X$. Se llamará *flujo* de (1.1) a la función $\varphi(t, x)$. Según se desee enfatizar como actúa φ sobre la variable temporal o sobre la de estado, se escribirá $\varphi_x(t)$ o bien $\varphi_t(x)$, en lugar de $\varphi(t, x)$.

El flujo definido de esta manera verifica una serie de propiedades [38] que se enumeran en el siguiente teorema, cuya demostración puede verse en [44].

Teorema 1.1.1. Sea $\varphi : \Lambda \to X$ el flujo del sistema (1.1). Entonces se verifican las siguientes afirmaciones:

- 1. Λ es abierto
- 2. φ es continua
- 3. $(0, x) \in \Lambda$ y $\varphi(0, x) = x$ para todo $x \in X$

4. $\varphi(t+s,x) = \varphi(t,\varphi(s,x))$, en el sentido tal que si la parte de la derecha está bien definida la de la izquierda también lo está y ambas son iguales.

Si además $\Lambda = \mathbb{R} \times X$ entonces, para cada $t \in \mathbb{R}$ fijo, la aplicación $\varphi_t : X \to X$ es un homeomorfismo.

En general, si $\varphi : \Lambda \subset \mathbb{R} \times X \to X$ es un aplicación que cumple las propiedades del teorema anterior, se dice que es un sistema dinámico local, y en el caso en que $\Lambda = \mathbb{R} \times X$ entonces se denomina sistema dinámico global (o simplemente sistema dinámico).

En este contexto, la noción de sistema dinámico es esencialmente equivalente a la de flujo. En efecto, en 1949 Vinograd demostró un teorema que garantiza que para cualquier flujo existe un sistema dinámico global que tiene exactamente las mismas órbitas. Su demostración puede verse en [67].

Por otro lado, el siguiente teorema asocia un flujo a cualquier sistema dinámico continuo dado con la suficiente diferenciabilidad. Su demostración puede verse en [44].

Teorema 1.1.2. Sea $\varphi : \mathbb{R} \times X \to X$, $\varphi = \varphi(t, x)$ el flujo u operador de evolución de un sistema dinámico de clase \mathcal{C}^2 y considerese la función $f : X \to \mathbb{R}^n$ definida por $f(x) = \frac{\partial \varphi(t,x)}{\partial t}\Big|_{t=0}$. Entonces φ es el flujo del sistema autónomo de ecuaciones diferenciales ordinarias x' = f(x).

El flujo $\varphi(t, x)$ del sistema (1.1) se puede interpretar como la evolución temporal de todos los elementos del espacio de estados. Desde este punto de vista, estudiar un sistema dinámico significa analizar cómo evoluciona asintóticamente cada uno de esos elementos o, lo que es lo mismo, cómo es su estructura orbital. Para esto, el concepto matemático de *orbita* es el que formaliza la evolución de un estado (inicial).

Definición 1.1.1. Se llama *órbita* del estado (inicial) x_0 del sistema dinámico (1.1) al conjunto

$$Orb(x_0) = \{x \in X : x = \varphi(t, x_0), t \in \mathbb{R}\} = \operatorname{Im}(\varphi_{x_0})$$

ordenado en sentido creciente de la variable temporal t.

Los casos más simples que aparecen son los *estados de equilibrio* (o puntos de equilibrio) (aquellos para los que el sistema no evoluciona a lo largo del tiempo, esto es, permanece en ese estado para siempre), que generan las llamadas *órbitas estacionarias*, y los *estados periódicos* (aquellos en los que el sistema evoluciona, pero tras un periodo de tiempo vuelve al estado inicial), que dan lugar a las conocidas

como *órbitas periódicas* o *ciclos*. El estudio local se origina a partir estos estados y a partir de ahí, en ocasiones, se puede llegar a la descripción global del sistema, como ocurre en el caso de los modelos que se analizan en esta memoria.

Otro resultado importante hace referencia a que dos órbitas distintas de un sistema autónomo no se cortan entre sí, como lo indica el siguiente teorema.

Teorema 1.1.3. Sean $x_1 : I_1 \to X$ e $x_2 : I_2 \to X$ dos soluciones de (1.1) siendo respectivamente $\Gamma_1 y \Gamma_2$ sus órbitas asociadas. Entonces $\Gamma_1 y \Gamma_2$ son o bien disjuntas o bien coincidentes. El segundo caso ocurre si y sólo si existe algún $t_0 \in \mathbb{R}$ tal que $I_2 = I_1 + t_0 \ e \ x_1(t) = x_2(t + t_0)$ para todo $t \in I_1$.

Demostración. Se supone que Γ_1 y Γ_2 se intersectan en algún punto p. Se probará entonces que $\Gamma_1 = \Gamma_2$. Tómese $t_1 \in I_1, t_2 \in I_2$ tales que $x_1(t_1) = p = x_2(t_2)$. Defínase las funciones $x : I_1 - t_1 \to \Omega$ y $\tilde{x} : I_2 - t_2 \to \Omega$ mediante $x(t) = x_1(t + t_1)$ y $\tilde{x}(t) = x_2(t + t_2)$ respectivamente. Entonces x(t) y $\tilde{x}(t)$ son soluciones de (1.1), y además $x(0) = x_1(t_1) = x_2(t_2) = \tilde{x}(0)$. La unicidad de soluciones garantiza que $I_1 - t_1 = I_2 - t_2 = I$ y $x(t) = \tilde{x}(t)$ para todo $t \in I$, o lo que es lo mismo $x_1(t + t_1) = x_2(t + t_2)$ para todo $t \in I$. Por tanto, $\Gamma_1 = \Gamma_2$.

La implicación recíproca de la segunda parte del teorema es trivial. En cuanto a la implicación directa, basta notar que si $\Gamma_1 = \Gamma_2$, entonces, con la notación del párrafo anterior (escribiendo $t_0 = t_2 - t_1$), se tiene $I_2 = I_1 + t_0$ y $x_2(t + t_0) = x_2(t - t_1 + t_2) = x_1(t - t_1 + t_1) = x_1(t)$ para todo $t \in I_1$.

A partir de este resultado, se puede concluir que para cada $x \in X$ existirá exactamente una órbita que lo contiene y, por tanto, el *espacio de fases* de (1.1) puede descomponerse en una unión disjunta de órbitas que además se pueden orientar de un modo natural en el sentido creciente de t. A la representación del conjunto X junto a su descomposición en órbitas orientadas (más representativas) se le llama *diagrama de fases* del sistema.

Aunque no es común que un sistema presente únicamente órbitas estacionarias y periódicas, si es muy interesante que las que no lo son tiendan a acercarse a alguna de éstas, esto es, que una órbita estacionaria o periódica "atraiga" a aquellas que se encuentren dentro de una cierta región. Se dice que una órbita $\Gamma = \varphi_x(t)$ es una *órbita atractora* o un *atractor* si existe un $\delta > 0$ tal que para cada y que verifique $d(x, y) < \delta$, se tiene que

$$d(\varphi_x(t), \varphi_y(t)) \to 0$$
 cuando $t \to \infty$,

independientemente del estado x de la órbita Γ elegida.
Una característica muy ventajosa de un sistema dinámico es que a partir de datos similares las evoluciones del sistema sean también similares. En este contexto, se dice que una órbita es *estable* si para cada $\epsilon > 0$ existe un $\delta > 0$ tal que si $d(x, y) < \delta$, entonces

$$d(\varphi(t, x), \varphi(t, y)) < \epsilon$$
 para todo $t > 0$.

Una órbita que no sea estable se denomina *inestable*.

Si una órbita es atractora y estable a la vez, entonces se dice que es *asintóti*camente estable. Además, si se cambia $t \to \infty$ por $t \to -\infty$, se llega fácilmente a las nociones de órbita estable hacia atrás, inestable hacia atrás y asintóticamente estable hacia atrás.

Como puede observarse, uno de los aspectos relevantes en el estudio de los sistemas dinámicos es el relacionado con el concepto de estabilidad de las órbitas. El siguiente teorema, también conocido como *primer método o método indirecto de Lyapunov*, establece un criterio para determinar cuándo una órbita estacionaria es estable o inestable, a partir de la función que describe el sistema (véase [48]), o lo mismo, a través de la linealización del sistema alrededor del equilibrio.

Teorema 1.1.4. Considérese el sistema dinámico descrito por

$$x' = f(x), \quad x \in X \subseteq \mathbb{R}^n$$

donde f es de clase C^1 . Supóngase que el sistema presenta un estado de equilibrio en $x^* \in X$ y denótese por $Jf(x^*)$ a la matriz Jacobiana de la función f evaluada en x^* . Entonces, x^* es una órbita estacionaria estable si todos los autovalores de dicha matriz tienen parte real menor que 0. En caso contrario, si alguno de ellos tiene parte real mayor que 0, entonces dicha órbita es inestable.

Además, si todos los autovalores de $Jf(x^*)$ tienen parte real no nula, se dice que x^* es un estado (o punto) de equilibrio *hiperbólico*.

Un caso especial que vale la pena mencionar aquí es el de los sistemas bidimensionales, ya que serán indispensables en el siguiente capítulo para estudiar modelos continuos de interacción entre dos especies. Para esto, considérese (x^*, y^*) un equilibrio del sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{cases} x' = F(x, y) \\ y' = G(x, y) \end{cases}$$
(1.4)

En este contexto, el siguiente teorema proporciona un criterio para la estabilidad del estado de equilibrio (x^*, y^*) en términos de los elementos de la matriz Jacobiana del sistema evaluada en dicho equilibrio, esto es, la traza $(trJ(x^*, y^*))$ y el determinante $(detJ(x^*, y^*))$ [12]. **Teorema 1.1.5.** Si (x^*, y^*) es un equilibrio del sistema (1.4) y si todos los autovalores de la matriz Jacobiana del sistema evaluada en este equilibrio tienen parte real negativa, esto es, específicamente si

$$\left\{ \begin{array}{l} trJ(x^*,y^*) < 0 \\ detJ(x^*,y^*) > 0 \end{array} \right.$$

entonces el equilibrio (x^*, y^*) es asintóticamente estable.

Se puede ser más específico acerca de las órbitas cerca de un equilibrio. En términos de los elementos de la matriz Jacobiana, se pueden caracterizar los siguientes casos [12], teniendo en cuenta que los autovalores son complejos si y solamente si

$$\Delta = (trJ(x^*, y^*))^2 - 4detJ(x^*, y^*) < 0.$$

- 1. Si $det J(x^*, y^*) < 0$, el equilibrio es un punto de silla (inestable).
- 2. Si $det J(x^*, y^*) > 0$ y $tr J(x^*, y^*) < 0$, el equilibrio es asintóticamente estable, un nodo si $\Delta \ge 0$ y un punto espiral si $\Delta < 0$.
- 3. Si $det J(x^*, y^*) > 0$ y $tr J(x^*, y^*) > 0$, el equilibrio es inestable, un nodo si $\Delta \ge 0$ y un punto espiral si $\Delta < 0$.
- 4. Si $det J(x^*, y^*) > 0$ y $tr J(x^*, y^*) = 0$, el origen del sistema linealizado en el equilibrio es un centro. Este resultado no permite determinar la estabilidad del equilibrio.

Un resultado fundamental para obtener la estabilidad global de los equilibrios de un sistema dinámico en el dominio de definición es el *teorema de Lyapunov-LaSalle* [8, 51], que es la base del denominado *método directo de Lyapunov* [35, 38, 44].

Teorema 1.1.6. Sea $x^* \in X$ un equilibrio del sistema (1.1). Sea $V : U \to \mathbb{R}$ una función continua definida en un entorno abierto $U \subset X$ de x^* , diferenciable en $U \setminus \{x^*\}$ tal que

- (a) $V(x^*) = 0$ y V(x) > 0 si $x \neq x^*$,
- (b) $\dot{V} \leq 0$ en $U \setminus \{x^*\}$.

Entonces x^* es estable. Si además se cumple que

(c) $\dot{V} < 0$ en $U \setminus \{x^*\},$

entonces x^* es asintóticamente estable. Esta estabilidad será global si U = X y, además, la función V es radialmente no acotada, es decir, $\lim_{\|x\|\to\infty} V(x) = \infty$.

Una función V que satisface (a) y (b) es llamada una función de Lyapunov para x^* . Si también se tiene (c), se llama a V una función de Lyapunov estricta para x^* [38, 44]. Nótese que si en el enunciado del teorema se sustituye $\dot{V} \leq 0$ o $\dot{V} < 0$ por $\dot{V} \geq 0$ o $\dot{V} > 0$ entonces un razonamiento análogo permite deducir que x^* es estable hacia atrás o asintóticamente estable hacia atrás respectivamente [44].

Por otra parte, el *teorema de Poincarè-Bendixson* es considerado el resultado más importante de la teoría cualitativa global de sistemas planos debido a sus importantes implicaciones. Este teorema muestra que, bajo ciertas condiciones, las órbitas del sistema siempre tienden a comportarse asintóticamente como órbitas periódicas [44].

El teorema de Poincarè-Bendixson está relacionado con la noción de conjunto ω -límite y α -límite. Considérese el sistema

$$\mathbf{x}' = \mathbf{f}(\mathbf{x}) \tag{1.5}$$

con $\mathbf{f} = (f_1, f_2) : \Omega \subset \mathbb{R}^2 \to \mathbb{R}^2$ de clase \mathcal{C}^1 . Sea Γ una órbita de (1.5), elíjase $\mathbf{x} \in \Gamma$ y considérese la correspondiente solución $\varphi_{\mathbf{x}}(t)$ definida en un intervalo abierto (a, b) (eventualmente $a = -\infty$ y/o $b = \infty$). Defínase el ω -límite de la órbita Γ , $\omega_{\mathbf{f}}(\Gamma)$, como el conjunto de puntos de acumulación de la solución $\varphi_{\mathbf{x}}(t)$ cuando $t \to b$ que están *dentro* de Ω , es decir,

 $\omega_{\mathbf{f}}(\Gamma) = \{ \mathbf{u} \in \Omega : \text{ existe una succession } t_n \to b \text{ tal que } \varphi_{\mathbf{x}}(t_n) \to \mathbf{u} \}.$

Es obvio que la definición no depende del punto \mathbf{x} escogido. La definición de α -*límite* de Γ , $\alpha_{\mathbf{f}}(\Gamma)$, es similar, con *a* jugando el papel de *b*. En adelante, por comodidad, se expresarán los resultados únicamente para ω -límites; para α -límites existen versiones análogas.

Las siguientes propiedades son necesarias y su demostración puede verse en [44].

Proposición 1.1.1. Sea Γ una órbita de (1.5). Entonces $\omega_{\mathbf{f}}(\Gamma)$ es una unión de órbitas de (1.5).

De ahora en adelante, dada una órbita Γ y un punto $\mathbf{x} \in \Gamma$, se escribirá respectivamente $\Gamma_{\mathbf{x}}^+ = \{\varphi_{\mathbf{x}}(t) : t \in [0, b)\}$ y $\Gamma_{\mathbf{x}}^- = \{\varphi_{\mathbf{x}}(t) : t \in (a, 0]\}$, siendo (a, b) el intervalo de definición de la solución $\varphi_{\mathbf{x}}(t)$.

Proposición 1.1.2. Sea Γ una órbita de (1.5) y supóngase que existen un compacto $K \subset \Omega$ y un punto $\mathbf{x} \in \Gamma$ tales que la semiórbita $\Gamma_{\mathbf{x}}^+$ está incluida en K. Entonces $\omega_{\mathbf{f}}(\Gamma)$ es no vacío, compacto y conexo.

Ahora se puede formular el teorema de Poincarè-Bendixson (la demostración puede verse en [44]). Nótese que si en la definición de ω -límite y en la formulación de los resultados anteriores se ha restringido a flujos planos ha sido únicamente para facilitar la notación, pues es obvio que funcionan de la misma manera en sistemas definidos en \mathbb{R}^n . No obstante, ahora es necesario que el flujo sea plano:

Teorema 1.1.7. Sea Γ una órbita de (1.5) y supóngase que existen un compacto $K \subset \Omega$ y un punto $\mathbf{x} \in \Gamma$ tales que $\Gamma_{\mathbf{x}}^+ \subset K$. Supóngase además que $\omega_{\mathbf{f}}(\Gamma)$ no contiene puntos críticos. Entonces $\omega_{\mathbf{f}}(\Gamma)$ es una órbita periódica.

Un resultado importante es el siguiente teorema (su demostración también puede verse en [44]).

Teorema 1.1.8. Sea Γ una órbita periódica de (1.5) y supóngase que su interior está incluido en Ω . Entonces existe al menos un punto crítico de (1.5) en el interior de Γ .

Así, el teorema de Poincaré-Bendixson permite detectar la presencia de órbitas periódicas bajo ciertas condiciones. En contraste, el *criterio de Bendixson-Dulac* (co-nocido también como *criterio de Dulac*) prohíbe la existencia de órbitas periódicas en ciertas zonas del plano de fases.

El criterio de Bendixson-Dulac se refiere a dominios simplemente conexos. Recuérdese que un dominio simplemente conexo es un abierto conexo que no "tiene agujeros". Una definición formal es: un conjunto E es simplemente conexo si el interior de cualquier curva de Jordan $\Gamma \subset E$ está también incluido en E [44].

Teorema 1.1.9. Sean $E \subset \Omega$ un dominio simplemente conexo $y \ g : E \to \mathbb{R}$ una función de clase \mathcal{C}^1 tal que div $g\mathbf{f}$ no es indénticamente nula y no cambia de signo en E. Entonces (1.5) no tiene ninguna órbita periódica incluida enteramente en E.

Este teorema es una consecuencia casi inmediata de uno de los teoremas clásicos del Análisis, el *teorema de Green*, y su demostración puede verse en [44].

1.2. Elementos esenciales de la dinámica de poblaciones

En esta sección, se estudian algunos elementos fundamentales de la dinámica de poblaciones en el ámbito de los sistemas dinámicos continuos. Se analizan dos tipos de modelos deterministas continuos que proporcionan fundamentos básicos de la dinámica de poblaciones: modelos de una sola especie y modelos de interacción entre dos especies.

1.2.1. Dinámica poblacional de una sola especie

Aquí, se analizará una población en la que se asume que todos los individuos se desarrollan independientemente uno de otro. Para que esto ocurra, es necesario que esos individuos vivan en un ambiente sin restricciones, donde ninguna forma de competición sea posible [12].

El tamaño (o densidad) de la población en el tiempo t será denotado por x(t), donde x se supone que es diferenciable. Aunque este supuesto es irreal en el sentido que x(t) es una función de parte entera y por tanto no es continua, para poblaciones con un gran número de miembros, esta hipótesis y el supuesto de diferenciabilidad proporcionan aproximaciones razonables [12]. En muchos experimentos biológicos, se toma la *biomasa* de la población (o peso total de la población) como la definición de x(t), la cual está mejor descrita por una función suave.

La tasa de cambio del tamaño de la población puede ser calculada si los nacimientos, las muertes y las migraciones son conocidas. En una población *cerrada* no hay migraciones hacia dentro o hacia afuera de la población, es decir, que el tamaño de la población cambia solamente debido a los nacimientos y las muertes, y la tasa de cambio del tamaño de la población es simplemente la tasa de nacimiento (o tasa de reproducción) menos la tasa de mortalidad [12]. Una formulación de un modelo poblacional específico requiere de una exposición clara de los supuestos o hipótesis sobre las tasas de nacimiento y mortalidad. Generalmente esos supuestos son planteados con el objetivo de hacer frente a cuestiones biológicas específicas como por ejemplo: ¿bajo qué condiciones podría haber competición que permita la coexistencia?, ¿cómo controlar la sostenibilidad de una especie que está siendo explotada y evitar su extinción?

Modelo malthusiano

Para algunas especies, especialmente los microorganismos, es razonable asumir que la tasa de reproducción es proporcional al número de organismos presentes. En términos matemáticos, sea *b* la *tasa de reproducción per cápita*, esto es, la probabilidad de que cualquier individuo de la población produzca un hijo en el próximo pequeño intervalo de tiempo $\delta(t)$, y sea μ la *tasa de mortalidad per cápita*, es decir, la probabilidad de que cualquier individuo muera en el próximo pequeño intervalo de tiempo $\delta(t)$. Entonces, el tamaño de la población en el siguiente intervalo de tiempo $\delta(t)$ está dado por:

$$x(t + \delta(t)) = x(t) + bx(t)\delta(t) - \mu x(t)\delta(t).$$

Ahora, restando x(t) a cada lado de la ecuación, dividiendo por $\delta(t)$, haciendo que $\delta(t) \to 0$, y bajo la hipótesis que x(t) es diferenciable, se obtiene la ecuación lineal

$$x' = (b - \mu)x.$$

Si la tasa neta de crecimiento per cápita se define como

$$r \equiv b - \mu,$$

entonces la ecuación de crecimiento de la población está dada por

$$x' = rx. \tag{1.6}$$

Esta ecuación diferencial se llama modelo malthusiano, el cual fue propuesto por Malthus en 1798 [57]. En este modelo no hay efectos denso-dependientes (es decir, efectos dependientes del tamaño de la población), lo que implica que b, μ y en consecuencia r son constantes. La ecuación (1.6) tiene una familia infinita de soluciones, dada por la familia uniparamétrica de funciones $x(t) = ke^{rt}$. Por lo tanto, esta familia uniparamétrica da una solución particular de (1.6) para cada elección de la constante k. La manera más conveniente para imponer una condición, que describirá la dinámica de una población en particular, es especificando el tamaño inicial de la población en el tiempo t = 0 como

$$x(0) = x_0.$$

Esta condición inicial selecciona la solución $x(t) = x_0 e^{rt}$.

Cuando r > 0 (o lo que es lo mismo $b > \mu$), el tamaño de la población crecerá sin límite cuando $t \to \infty$; mientras que si r < 0 (o $b < \mu$), el tamaño de la población se aproximará a cero cuando $t \to \infty$. En ausencia de nacimientos, la población desaparecerá por muertes a una tasa μ y, consecuentemente, el promedio de vida esperada de un miembro de esta población es $\frac{1}{\mu}$. Si b > 0 entonces el número promedio de hijos durante la vida útil de un individuo bajo el modelo de Malthus será $\frac{b}{\mu}$. Si esta proporción (usualmente conocida como el número básico reproductivo o proporción R_0) es mayor que uno, entonces los nacimientos superan a las muertes y el número promedio de hijos por individuo a lo largo de su vida es mayor que uno, esto es, la población explota; si esta proporción es menor que uno, entonces las muertes exceden a los nacimientos, el número promedio de hijos por individuo es menor que uno, y la población muere [12]. De esta manera, existe una división entre comportamiento estable e inestable cuando $R_0 = 1$.

La predicción de que el tamaño de la población crecerá exponencialmente bajo estas condiciones fue establecida primero por Malthus [57], quién predijo desastres como el que los suministros de alimentos no podrían aumentar tanto como para mantener el ritmo de crecimiento de una población con una tasa de crecimiento per cápita constante positiva. Poblaciones que crecen exponencialmente al principio, son comúnmente observadas en la naturaleza. Sin embargo, sus tasas de crecimiento tienden a decrecer cuando el tamaño de la población aumenta. De hecho, el crecimiento exponencial o el decaimiento puede ser considerado como un comportamiento local *típico*, es decir, que dinámicas de poblaciones pueden ser usualmente aproximadas por este modelo simple solamente para periodos cortos de tiempo. Esto es, la dinámica de una población puede ser bien tratada localmente con modelos lineales. La hipótesis de que la tasa de crecimiento de una población es proporcional a su tamaño (hipótesis lineal) es usualmente irreal en escalas de tiempo más largas. Hipótesis no lineales sobre la tasa de crecimiento de la población conducen a predicciones cualitativas muy diferentes a las del modelo malthusiano.

Si los efectos denso-dependientes son incluidos, las tasas de nacimiento y mortalidad dependen del tamaño de la población, como se explicó anteriormente, y la ecuación de crecimiento de la población estará dada por

$$x' = f(x) \tag{1.7}$$

con condición inicial $x(0) = x_0$. Si el tamaño inicial de la población es cero entonces no existe crecimiento, de modo que f(0) = 0. Para enfatizar la denso-dependencia se suele escribir f(x) = xr(x), así que la ecuación de crecimiento se convierte en

$$x' = xr(x). \tag{1.8}$$

La función f(x) es conocida como la tasa neta de crecimiento de una población de tamaño x, mientras que r(x) es la tasa neta de crecimiento per cápita.

Modelo logístico

Una de las características principales del crecimiento de muchas poblaciones es que las tasas netas de crecimiento disminuyen cuando el tamaño de la población aumenta. El modelo más simple en el cual la tasa de crecimiento per cápita es una función decreciente del tamaño de la población es el conocido como *modelo logístico* [15, 89], cuya ecuación de crecimiento (o ecuación logística) es comúnmente escrita de la siguiente forma

$$x' = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right),\tag{1.9}$$

donde los parámetros $r ext{ y } K$, asumidos positivos, tienen un significado biológico. Se observa que $x' \approx rx$ cuando x es pequeña, y que $x' \approx 0$ cuando x está cerca de K. En otras palabras, cuando x es pequeña, la población experimenta un crecimiento exponencial; mientras que cuando x está cerca de K, la población permanece casi constante.

Separando variables, integrando y asumiendo la condición inicial $x(0) = x_0$, la ecuación (1.9) conduce a

$$rt = \log \frac{(K - x_0)x}{(K - x)x_0}$$

así que

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K - x_0 + x_0e^{rt}} = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}}.$$
(1.10)

La solución anterior es conocida como la *curva logística* y es válida solo si $0 < x_0 < K$, de manera que los logaritmos obtenidos en la integración estén definidos. Para obtener la solución sin esta restricción, la integración debe tener logaritmos de valores absolutos. Sin embargo, la solución (1.10) de la ecuación logística es válida para todo x_0 , como podría ser verificado con un análisis más cuidadoso.

La expresión (1.10) muestra que la población se aproxima al límite K cuando $t \to \infty$, si $x_0 > 0$. El valor de K es llamado capacidad de carga del sistema de la población porque representa el tamaño de la población que el ambiente puede soportar con los recursos disponibles. El valor r es llamado tasa de crecimiento intrínseca porque representa la tasa de crecimiento per cápita alcanzada si el tamaño de la población fuera lo suficientemente pequeña como para garantizar limitaciones insignificantes de los recursos. El modelo logístico predice un rápido crecimiento inicial

para $0 < x_0 < K$, y luego una disminución de la tasa de crecimiento con el tiempo para que el tamaño de la población se acerque a un límite (Figura 1.1). Este comportamiento concuerda con el comportamiento observado en muchas poblaciones y, por esta razón, el modelo logístico es usado a menudo como un medio de descripción del tamaño de una población.



Figura 1.1: Curvas solución de la ecuación logística.

La ecuación logística fue usada por primera vez en modelos de poblaciones humanas por Verhulst en 1838, quien siguió la sugerencia de su mentor Quetelet de que la resistencia al crecimiento podría ser cuadrática, y también es conocida como la *ecuación de Verhulst* [15]. La motivación de Quetelet para el término cuadrático fue una analogía con el movimiento en un medio resistente, donde el término asociado a la resistencia puede ser modelado como proporcional al cuadrado de la velocidad. Se ha demostrado que existen algunas dificultades para usar el modelo logístico como una herramienta predictiva para poblaciones humanas; pero muy a menudo el comportamiento de poblaciones no humanas puede ser predicho usando la ecuación logística [15]. De hecho, hay una abundancia de curvas de datos experimentales en forma de S que podrían ser ajustados mediante la ecuación logística. El modelo logístico es mejor que muchos otros en algunas situaciones, pero la principal ventaja de usarlo es a menudo su simplicidad matemática.

Algunos modelos poblacionales con otras formas particulares de la función r(x) son los siguientes:

| $r(x) = r \log \frac{K}{x}$ | [Gompertz (1825)] |
|------------------------------|-------------------|
| $r(x) = \frac{r(K-x)}{K+ax}$ | [Smith (1963)] |

 $r(x) = r(1 - (\frac{x}{K})^{\theta})$ [Ayala, Gilpin and Ehrenfeld (1973)] $r(x) = re^{1 - \frac{x}{K}} - d$ [Nisbet and Gurney (1982)]

En el uso de un modelo del tipo x' = xr(x) para estudiar un problema poblacional, se debe suponer una forma particular de r(x), realizar experimentos, ajustar los datos resultantes a esta forma para estimar los parámetros del modelo, y luego comparar otras observaciones con las predicciones del modelo para juzgar su validez [12].

Si en un modelo x' = xr(x) la función r(x) es no-negativa y decreciente para $0 \le x \le K$, entonces se dice que es un modelo compensatorio [12]. Nótese que una característica importante del modelo logístico es que es compensatorio, esto es, la tasa neta de crecimiento per cápita $r(x) = r(1 - \frac{x}{K})$ decrece con x. Si la tasa neta de crecimiento per cápita r(x) es creciente para x pequeño, se dice que es un modelo depensatorio [12]. Por ejemplo, en un estudio (de Uria aalge) en la Isla de Skomer, Gales del Sur, se demostró que el éxito de la reproducción fue depensatorio [15]. Siempre y cuando la densidad no sea demasiado alta, el éxito reproductivo per cápita aumenta con la densidad. Si la tasa neta de crecimiento per cápita es negativa para x pequeño, se dice que es un modelo de depensación crítica [12]. Mientras que los modelos compensatorios son los más comúnmente examinados, los modelos depensatorios y con depensación crítica surgen en estudios de pesca.

Un modelo compensatorio está caracterizado por las condiciones

$$r(x) \ge 0, r'(x) \le 0$$
 para $0 \le x \le K$.

Para un modelo depensatorio se asume

$$r(x) \ge 0, r''(x) \le 0$$
 para $0 \le x \le K$,
 $r'(x) > 0$ para $0 < x < K^*$,
 $r'(x) < 0$ para $K^* < x < K$.

Esto es, r(x) alcanza un valor máximo en K^* , y puesto que

$$\lim_{x \to 0} r(x) = \lim_{x \to 0} \frac{f(x)}{x} = f'(0),$$

se deduce que $f'(0) < r(K^*)$. Es decir, la línea que une el origen con el punto $(K^*, f(K^*))$ en la curva de crecimiento y = f(x), la cuál tiene pendiente $r(K^*)$, yace por encima de la tangente a la curva de crecimiento en el origen. Además, puesto que

$$f'(x) = xr'(x) + r(x), \quad f''(x) = xr''(x) + 2r'(x),$$

se tiene que $f''(0) = 2r'(0) \ge 0$ y

$$f''(K^*) = K^* r''(K^*) + 2r'(K^*) = K^* r''(K^*) < 0.$$

Esto muestra que la curva de crecimiento tiene un punto de inflexión a la izquierda de K^* .

Para un modelo con depensación crítica se supone

$$f(x) < 0 \text{ para } 0 < x < K_0$$

$$f(x) \ge 0 \text{ para } K_0 \le x \le K.$$

Bajo esta hipótesis no es difícil mostrar que la ecuación x' = f(x) tiene tres equilibrios (un equilibrio inestable en K_0 y dos equilibrios asintóticamente estables en 0 y K). Por tanto, si un tamaño inicial de la población está por debajo de K_0 , la población morirá. Esta propiedad es llamada algunas veces *efecto Allee* [12].

En los tres casos de compensación, depensación y depensación crítica, la curva de crecimiento tiene las formas que se ven en la Figura 1.2.

Captura

En algunas especies como peces, venados, liebres o ballenas, la remoción de los individuos de la población a través de actividades de pesca o caza afectan su dinámica. En este sentido, se desea estudiar el efecto de la remoción de los miembros de una población a una tasa específica sobre un modelo poblacional. Si una población modelada por una ecuación diferencial

$$x' = f(x)$$

está sujeta a una captura con una tasa de h(t) miembros por unidad de tiempo, para alguna función dada h(t), entonces la población está modelada por la ecuación diferencial

$$x' = f(x) - h(t). (1.11)$$



Figura 1.2: Curvas de crecimiento para los casos de compensación, depensación y depensación crítica.

Si la función h(t) es una constante H, de tal manera que los miembros son removidos de la población a una tasa constante H por unidad de tiempo, el modelo es

$$x' = f(x) - H.$$

Este tipo de captura se denomina *tasa constante de captura* o *rendimiento constante de captura* [12]. Esto surge cuando una cantidad de captura es especificada (por ejemplo, a través de permisos o acuerdos en temporadas de caza).

Si la población es gobernada por una ecuación logística, el modelo con captura constante es

$$x' = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - H \tag{1.12}$$

y los equilibrios de (1.12) pueden ser hallados resolviendo la ecuación cuadrática rx(1 - x/K) - H = 0, o $x^2 - Kx + KH/r = 0$. Se obtienen así dos equilibrios,

$$x_1^* = \frac{K - \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2}, \text{ y } x_2^* = \frac{K + \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2}$$

siempre que $K^2 - 4HK/r \ge 0$, o $H \le rK/4$. Si H > rK/4, ambas raíces son complejas, x'(t) < 0 para todo x y cada solución cae a cero en un tiempo finito.



Figura 1.3: Bifurcación fold del modelo con captura constante (1.12) en el valor $H = \frac{rK}{4}$.

Si una solución alcanza cero en un tiempo finito, se considera que el sistema ha colapsado [12]. Si $0 \leq H < rK/4$, existen dos equilibrios: x_1^* , el cuál aumenta de 0 a K/2 cuando H crece de 0 a rK/4; y x_2^* , el cuál disminuye de K a K/2 cuando H aumenta.

La estabilidad de un equilibrio x^* de x' = f(x) - H requiere que $f'(x^*) < 0$, lo que para el modelo logístico significa que $x^* > K/2$. De esta manera, se tiene que x_1^* siempre es inestable, mientras que x_2^* siempre es asintóticamente estable. Cuando H aumenta hasta el valor crítico $H_c = rK/4$ se presenta una discontinuidad en el comportamiento del sistema: los dos equilibrios se unen y se aniquilan entre sí, dando lugar a una bifurcación fold [5, 48]. La Figura 1.3 muestra el diagrama de la bifurcación fold para el modelo (1.12). Para $H < H_c$ el tamaño de la población tiende a un tamaño de equilibrio que se aproxima a K/2 cuando $H \rightarrow H_c$ (siempre que el tamaño de la población inicial sea menor que x_1^*); pero para $H > H_c$ el tamaño de la población alcanza cero en un tiempo finito para todo tamaño inicial de la población (Figura 1.4). Una discontinuidad como la anterior es llamada *catástrofe*, ya que las implicaciones biológicas son catastróficas para la especie que es modelada [13].

Para un modelo de la forma general x' = f(x) - H, los equilibrios son los valores x^* de x para los cuales la curva de crecimiento y = f(x) y la curva de captura y = H (una línea horizontal) se intersectan. Un equilibrio x^* es asintóticamente estable si $(f(x) - H)'_{x=x^*} = f'(x^*) < 0$, lo cual sucede si en tal intersección la curva de crecimiento cruza la curva de captura de arriba hacia abajo cuando x aumenta (Figura 1.5).

A partir de la Figura 1.5, es claro que si $H > \max f(x)$, no hay equilibrios; y



Figura 1.4: Comportamiento de las soluciones del modelo con captura constante (1.12).



Figura 1.5: Intersectiones de la curva de crecimiento y = f(x) con la línea de captura constante y = H.

que la tasa crítica de captura H_c a la cual los dos equilibrios se unen y desaparecen es máx f(x).

Ahora, si la función h(t) del sistema (1.11) es una función lineal del tamaño de la población, es decir, h(t) = Ex(t), el modelo es

$$x' = f(x) - Ex.$$

Este tipo de captura es llamada captura proporcional o esfuerzo constante de captura [12]. Esto surge en el modelamiento de la pesca, donde a menudo se asume que h, el número de peces capturados por unidad de tiempo, es proporcional a E, el esfuerzo gastado en la pesca. El esfuerzo de pesca puede ser medido, por ejemplo, por el número de barcos de pesca en un tiempo dado. La hipótesis de que la captura es proporcional al esfuerzo puede ser cuestionada sobre la base de que



Figura 1.6: Bifurcación transcrítica del modelo con captura proporcional (1.13) en el valor E = r.

un mayor esfuerzo por capturar peces puede ser necesario si la población de peces es muy pequeña, pero esta hipótesis parece ser razonable para muchas pescas en la actualidad [12].

Si la población es gobernada por un modelo logístico, el modelo con captura proporcional al esfuerzo es

$$x' = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - Ex.$$
(1.13)

Este modelo tiene dos equilibrios: x = 0 y $x^*(E) = K(r - E)/r$ siempre que $0 \le E \le r$. Es fácil verificar que el equilibrio x = 0 es inestable y el equilibrio $x^*(E)$ es asintóticamente estable para $0 \le E \le r$. A medida que el esfuerzo aumenta de cero a r, el equilibrio decrece de K a cero, dando lugar a una bifurcación transcrítica del sistema [48, 5]. Esta bifurcación transcrítica del sistema no es apreciable en la realidad, ya que cuando E > r, se tiene $x^* < 0$, que no tiene sentido biológico. La Figura 1.6 muestra el diagrama para la bifurcación transcrítica que sufre el sistema (1.13) en E = r.

El rendimiento está asociado a la productividad que se alcanza mediante el esfuerzo. Así, para un esfuerzo dado, el rendimiento es $Ex^*(E) = KE - KE^2/r$. Este rendimiento alcanza un valor máximo igual a rK/4 para $E = r/2 \operatorname{con} x^*(E) = K/2$. Aumentar el esfuerzo más allá de r/2 es contraproducente, ya que disminuye el rendimiento.

Para un modelo de la forma general x' = f(x) - Ex, los equilibrios son los valores

 $x^*(E)$ de x para los cuales la curva de crecimiento y = f(x) y la curva de captura y = Ex se intersectan. Un equilibrio x^* es asintóticamente estable si

$$(f(x) - Ex)'_{x=x^*} = f'(x^*) - E < 0,$$

lo cual sucede si, en tal intersección, la curva de crecimiento cruza la curva de captura de arriba hacia abajo, cuando x aumenta. Si f(0) = 0, entonces x = 0 es un equilibrio inestable, a menos que x = 0 sea el único equilibrio (Figura 1.7).

Dado un esfuerzo E, el rendimiento es $Y = Ex^*(E) = F(x^*)$, y el máximo rendimiento es máx $F(x^*)$, obtenido con $E = E_{max}$ elegido de modo que la línea y = Ex pasa a través del máximo de f(x).



Figura 1.7: Intersectiones de la curva de crecimiento y = f(x) con la línea de captura proporcional y = Ex.

La curva rendimiento-esfuerzo es la gráfica del rendimiento contra el esfuerzo. En el caso de compensación, el rendimiento aumenta a medida que el esfuerzo aumenta, hasta un máximo denominado rendimiento máximo sostenible (RMS), y luego decrece continuamente a cero, alcanzando cero cuando E = f'(0). Sin embargo, en el caso de depensación, existe un esfuerzo crítico $E^* = r(K^*)$ donde el rendimiento cae a cero discontínuamente (Figura 1.8). Lo mismo sucede con depensación crítica, pero en este caso existe una propiedad adicional tal que, si el esfuerzo es lo suficientemente grande, el tamaño de la población puede caer por debajo de K_0 y a continuación es atraído por el equilibrio asintóticamente estable en cero [12].

1.2.2. Dinámica poblacional de dos especies en interacción

Los diferentes tipos de interacción biológica entre un par de especies se pueden clasificar según los resultados positivos (+), negativos (-) o neutros (\sim) que afecten



Figura 1.8: Curva rendimiento-esfuerzo.

a cada especie debido a la interacción con la otra. A saber:

- Competencia (-, -). Las dos especies son rivales y al competir entre sí cada una tiene un efecto perjudicial en el crecimiento de la otra [18], [15].
- Mutualismo o Simbiosis (+, +). Cada especie tiene un efecto beneficioso sobre la otra [15]. Esto es, la interacción entre las dos especies contribuye al bienestar y crecimiento de ambas [18].
- Depredación o Parasitismo (+, -). Una especie, el depredador o parásito, tiene un efecto perjudicial sobre la segunda especie; esta otra especie, la presa o huesped, respectivamente, tiene un efecto beneficioso sobre la primera [15].
- Comensalismo $(+, \sim)$. Una especie se beneficia sin dañar a la otra [18].
- Amensalismo (∼, −). Una especie no queda afectada, pero influye de manera negativa en la otra [18].
- Neutralismo (\sim, \sim). Ninguna de las dos especies recibe beneficio ni perjuicio.

En este contexto, se suponen dos especies que interactúan con tamaños de población $x(t) \ge y(t)$ respectivamente. El modelo consiste en un sistema de dos ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\begin{cases} x' = F(x, y) \\ y' = G(x, y) \end{cases}$$
(1.14)

Los diversos tipos de interacción biológica son representados matemáticamente por los diferentes signos que puedan tomar las tasas de cambio de las tasas de crecimiento F(x, y) y G(x, y) con respecto a los tamaños de población x y y [12], es decir, por los signos correspondientes a F_x , F_y , G_x y G_y .

Aquí, se considerarán casos de depredación, que supondrán un punto de partida de los modelos propuestos en los capítulos 3 y 4.

Sistemas presa-depredador

La formulación de modelos matemáticos para describir interacciones entre depredadores y presas tiene su origen en el matemático italiano Vito Volterra y en el biólogo matemático norteamericano Alfred James Lotka, quienes en la misma época formularon modelos similares pero de manera independiente [18]. Actualmente y en honor a ellos, se habla del *modelo Lotka-Volterra*.

En los años 20, se le preguntó a Volterra si era posible explicar fluctuaciones que habían sido observadas en la población de peces del mar Adriático y que eran de gran preocupación para los pescadores en tiempos de bajas poblaciones de peces. Volterra construyó un modelo basado en la hipótesis de que los peces y los tiburones se encontraban en una relación presa-depredador [12].

Una descripción del modelo Lotka-Volterra se presenta a continuación. Sea x(t) el número de peces e y(t) el número de tiburones en el tiempo t. Se asume que el plancton, el cual es el suministro de alimentos para los peces, es ilimitado y por tanto la tasa de crecimiento de la población de peces en ausencia de tiburones será constante. Esto es, si no hay tiburones, la población de peces puede satisfacer una ecuación diferencial de la forma $dx/dt = x' = \lambda x$. Por otra parte, los tiburones dependen de los peces como su suministro de alimentos y, por tanto, se asume que si no hay peces, los tiburones tendrán una tasa de mortalidad per cápita constante. Es decir, en ausencia de peces, la población de tiburones podría satisfacer una ecuación de la forma $dy/dt = y' = -\mu y$. Se asume que la presencia de peces aumenta la tasa de crecimiento de los tiburones, cambiando la tasa de crecimiento per cápita de los tiburones reduce la población de peces, cambiando la tasa de crecimiento per cápita de los peces, se llega a las ecuaciones de Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} x' = x(\lambda - by) \\ y' = y(-\mu + cx) \end{cases}$$
(1.15)

Los equilibrios del sistema son (0,0) y $(x^*, y^*) = (\mu/c, \lambda/b)$. Es fácil determinar que el equilibrio (0,0) es inestable. La matriz Jacobiana en el equilibrio (x^*, y^*) es

$$\left(\begin{array}{cc} 0 & -b\mu/c \\ \lambda c/b & 0 \end{array}\right).$$

Debido a que la traza es igual a 0 y el determinante es $\lambda \mu > 0$, los valores propios son imaginarios puros. Cuando los valores propios son imaginarios puros, la linealización del sistema está en el límite entre inestabilidad y estabilidad asintótica, y entre oscilaciones que crecen en amplitud y aquellas que decrecen. La linealización no permite dar una respuesta sobre la estabilidad del equilibrio. Cuando esto sucede, se dice que el punto de equilibrio es no hiperbólico [44] y el sistema es estructuralmente inestable [18].

Para ver las órbitas en el retrato de fase, se representa la relación funcional entre x y y con el tiempo t como parámetro. Para esto, al dividir la segunda ecuación de este sistema entre la primera, se tiene que

$$\frac{dy/dt}{dx/dt} = \frac{dy}{dx} = \frac{y(-\mu + cx)}{x(\lambda - by)}.$$

Esta ecuación diferencial se puede resolver por separación de variables

$$\int \frac{-\mu + cx}{x} dx = \int \frac{\lambda - by}{y} dy$$

dando como resultado

$$-\mu \log x + cx = \lambda \log y - by + h,$$

donde h es la constante de integración, o

$$-\mu \log x - \lambda \log y + cx + by = h.$$

El mínimo valor de la función

$$F(x, y) = -\mu \log x - \lambda \log y + cx + by$$

se obtiene con $\partial F/\partial x = 0$, $\partial F/\partial y = 0$. Por tanto, $c - \mu/x = 0$, $b - \lambda/y = 0$, o $x = x^* = \mu/c$, $y = y^* = \lambda/b$, lo que corresponde al equilibrio interior. Este equilibrio puede ser descrito por la ecuación

$$F(x,y) = -\mu \log x^* - \lambda \log y^* + cx^* + by^*$$
$$= -\mu \log \frac{\mu}{c} - \lambda \log \frac{\lambda}{b} + \mu + \lambda = h_0.$$

Cada órbita del sistema está dada implícitamente por una ecuación F(x, y) = hpara alguna constante $h > h_0$, la cual está determinada por las condiciones iniciales. Haciendo el cambio de variables $x = x^* + u = \mu/c + u$, $y = y^* + v = \lambda/b + v$, se obtiene

$$F(x,y) = -\mu \log(\frac{\mu}{c} + u) - \lambda \log(\frac{\lambda}{b} + v) + c(\frac{\mu}{c} + u) + b(\frac{\lambda}{b} + v) = h.$$

Obsérvese que

$$\log(\frac{\mu}{c} + u) = \log\frac{\mu}{c} + \log(1 + \frac{cu}{\mu})$$

y, si $h - h_0$ es pequeño, se puede usar la equivalencia $\log(1 + x) \approx x - x^2/2$ para aproximar la expresión por

$$\log\frac{\mu}{c} + \frac{cu}{\mu} = \frac{c^2u^2}{\mu^2}.$$

Similarmente, se puede aproximar $\log(\lambda/b+v)$ por $\log \lambda/b + bv/\lambda - b^2v^2/\lambda^2$. De esta manera, las órbitas F(x, y) = h se aproximan a

$$-\mu \log \frac{\mu}{c} - cu + \frac{c^2}{\mu}u^2 - \lambda \log \frac{\lambda}{b} - bv + \frac{b^2}{\lambda}v^2 + \mu + cu + \lambda + bv = h,$$

0

$$\frac{c^2}{\mu}u^2 + \frac{b^2}{\lambda}v^2 = h + \mu\log\frac{\mu}{c} + \lambda\log\frac{\lambda}{b} - \mu - \lambda = h - h_0,$$

lo cual representa una elipse (si $h > h_0$) con centro de simetría en el equilibrio (x^*, y^*) . Lo anterior significa que para $h - h_0$ pequeño y positivo, las órbitas son curvas cerradas alrededor del equilibrio interior, esto es, las soluciones deben ser periódicas. De esta manera, el modelo Lotka-Volterra predice las fluctuaciones que habían sido observadas experimentalmente [12].

La Figura 1.9a muestra un ejemplo de la evolución temporal de las poblaciones del modelo Lotka-Volterra (1.15), y en la Figura 1.9b su respectivo retrato de fase y campo vectorial.

Un modelo más realista que el sistema Lotka-Volterra es aquél en el que, en ausencia de depredadores, las presas obedecerían a un modelo logístico [12]. Esto podría sugerir un sistema

$$\begin{cases} x' = x(\lambda - ax - by) \\ y' = y(-\mu + cx) \end{cases}$$
(1.16)



Figura 1.9: Modelo Lotka-Volterra (Sistema (1.15)): (a) Evolución temporal de las poblaciones, y (b) Retrato de fase y campo vectorial. En ambos casos, con condición inicial x(0) = 4 y y(0) = 1, y parámetros $\lambda = 1$, b = 0,3, $\mu = 0,7$, c = 0,5.



Figura 1.10: Posibles campos vectoriales para el sistema (1.16), según el signo de $(c\lambda - a\mu)$.

Existen dos posibles retratos de fase, según el signo de $(c\lambda - a\mu)$, como se muestra en la Figura (1.10).

La matriz Jacobiana en el equilibrio interior (si éxiste tal equilibrio) es

$$\left(\begin{array}{cc} -ax^* & -bx^* \\ cy^* & 0 \end{array}\right),$$

con determinante $bcx^*y^* > 0$ y traza $-ax^* < 0$. Esto es, (x^*, y^*) es asintóticamente estable. El equilibrio (x^*, y^*) puede ser un punto espiral, así que es posible la presencia de oscilaciones, pero solamente oscilaciones amortiguadas. El criterio de Dulac muestra que no es posible la existencia de una orbita periódica. Es fácil verificar que si $c\lambda - a\mu > 0$, el equilibrio $(\lambda/a, 0)$ es un punto de silla; mientras que si $c\lambda - a\mu < 0$, el equilibrio $(\lambda/a, 0)$ es un nodo asintóticamente estable. Por tanto, en cada caso existe exactamente un equilibrio asintóticamente estable al cuál tiende cada órbita.

Con el fin de obtener una posibilidad de órbitas periódicas sin la sensitividad extrema del modelo Lotka-Volterra, se tiene que asumir tasas de crecimiento per cápita no lineales [12]. Por tanto, se consideran modelos de la forma

$$\begin{cases} x' = xf(x) - xy\phi(x) \\ y' = y(cx\phi(x) - e) \end{cases}$$
(1.17)

En ausencia de depredadores $(y \equiv 0)$, este modelo podría reducirse a x' = xf(x), donde f(x) representa la tasa de crecimiento per cápita de las presas. El término $xy\phi(x)$ es llamado respuesta funcional del depredador [12]. El término $xy\phi(x)$ es el número de presas consumidas por el depredador en la unidad de tiempo. La constante c es la conversión eficiente de presas en depredadores, y el término $cxy\phi(x)$ es llamado respuesta numérica del depredador [12]. La constante e es la tasa de mortalidad del depredador. Modelos de la forma (1.17) son conocidos como modelos Rosenzweig-MacArthur por haber sido propuestos por M.L. Rosenzweig y R.H. MacArthur en 1963 [77].

Para el sistema (1.17), usualmente se asume que

$$\phi(x) \ge 0, \qquad \phi'(x) \le 0, \qquad [x\phi(x)]' \ge 0, \tag{1.18}$$

y que $x\phi(x)$ está acotada cuando $x \to \infty$ [12]. Estas hipótesis significan que a medida que la población de presas aumenta la tasa de consumo de presas por depredador aumenta también, pero la fracción del total de presas consumidas por depredador decrece. Algunas formas explícitas de la *respuesta funcional del depredador* que han sido utilizadas tradicionalmente son: (véase [39, 40, 43, 76, 45, 85])

$$x\phi(x) = \frac{\alpha x}{M}, \ 0 \le x \le M, \ x\phi(x) = \alpha, \ x > M, \ (\alpha, M > 0)$$
 [Holling type I]

| $x\phi(x) = \frac{\alpha x}{x+A}, \qquad (\alpha, A > 0)$ | [Holling type II] |
|-------------------------------------------------------------------|--------------------|
| $x\phi(x) = \frac{\alpha x^2}{x^2 + A^2}, \qquad (\alpha, A > 0)$ | [Holling type III] |
| $x\phi(x) = a(1 - e^{-cx})$ | [Ivlev type] |
| $x\phi(x) = ax^q, (q < 1)$ | [Rosenzweig type] |

Otras formas de respuesta funcional del depredador pueden verse en [85].

Para un modelo Rosenzweig-MacArthur (1.17) con un equilibrio (x^*, y^*) dado por $x^*\phi(x^*) = e/c$ y $y^* = f(x^*)/\phi(x^*)$, la matriz Jacobiana en el equilibrio es

$$\left(\begin{array}{cc} x^*f'(x^*) - x^*y^*\phi'(x^*) & -x^*\phi(x^*) \\ cy^*[x\phi(x)]'_{x^*} & 0 \end{array}\right),\$$

cuyo determinante es $cx^*y^*\phi(x^*)[x\phi(x)]'_{x^*} > 0$ y cuya traza es $x^*(f'(x^*) - y^*\phi'(x^*))$.

La pendiente de la isoclina-presa, $f(x) - y\phi(x) = 0$, en el equilibrio (x^*, y^*) es

$$\frac{\phi(x^*)f'(x^*) - f(x^*)\phi'(x^*)}{(\phi(x^*))^2} = \frac{f'(x^*) - y^*\phi'(x^*)}{\phi(x^*)},$$

la cual tiene el mismo signo que la traza de la matriz Jacobiana. Esto es, el equilibrio es asintóticamente estable si la isoclina-presa tiene pendiente negativa en el equilibrio e inestable si la isoclina-presa tiene pendiente positiva en el equilibrio (Figura 1.11).

Ninguna órbita puede cruzar el eje x positivo o el eje y positivo. Una órbita que comienza sobre el eje y tiende hacia el origen, mientras que una órbita que comienza sobre el eje x tiende hacia el equilibrio sobre el eje x positivo. Cada órbita que comienza en el interior del primer cuadrante, si está acotada, permanece en el interior del primer cuadrante y debe, en virtud del teorema de Poincaré-Bendixson, tender al equilibrio (x^*, y^*) , o al equilibrio (K, 0) sobre el eje x positivo, o a un ciclo límite alrededor del equilibrio (x^*, y^*) [12].

Ahora, se verá, que cada órbita debe permanecer acotada. Si no existe un equilibrio (x^*, y^*) , esto es, si $cK\phi(K) < e$, donde f(K) = 0, entonces el equilibrio (K, 0)es asintóticamente estable y cada órbita tiende a él (Figura 1.12a).

Si la isoclina-presa tiene pendiente negativa en (x^*, y^*) , entonces (x^*, y^*) es asintóticamente estable y cada órbita tiende a él; (K, 0) es inestable (Figura 1.12b). Si la isoclina-presa tiene pendiente positiva en (x^*, y^*) , entonces (x^*, y^*) es inestable



Figura 1.11: Estabilidad del equilibrio (x^*, y^*) en un modelo Rosenzweig-MacArthur (Sistema (1.17)).



Figura 1.12: Posibles campos vectoriales para un modelo Rosenzweig-MacArthur (Sistema (1.17)).

y tiene que haber un ciclo límite alrededor de (x^*, y^*) al cual cada órbita tiende (Figura 1.12c). Si se ignora la posibilidad patológica (y muy sensible a las pertur-

baciones) de una secuencia infinita de órbitas alrededor de (x^*, y^*) y se asume que sólo puede existir un ciclo límite, se tiene un modelo más plausible que el modelo original de Lotka-Volterra para explicar el comportamiento periódico observado.

Modelos Kolmogorov

Modelos de dos especies cuyas tasas de crecimiento per cápita son funciones del tamaño de la población, son descritos por ecuaciones de la forma

$$\begin{cases} x' = xf(x,y) \\ y' = yg(x,y), \end{cases}$$
(1.19)

y son llamados *modelos Kolmogorov*. Las hipótesis sobre el comportamiento del modelo presa-depredador son:

- (i) $f_y(x,y) < 0, g_x(x,y) > 0, g_y(x,y) \le 0.$
- (ii) Para alguna capacidad de carga K > 0, f(K, 0) = 0 y f(x, y) < 0 si x > K; para alguna mínima población de presas para soportar depredarores L > 0, g(L, 0) = 0.

Debido a que $g_x(x,y) > 0$, $g_y(x,y) \le 0$, la isoclina-depredador, g(x,y) = 0, se inclina hacia arriba a la derecha de (L,0) (o es vertical si $g_y(x,y) = 0$), como en el modelo Rosenzweig-MacArthur. La interpretación de una condición $g_y(x,y) \equiv 0$ es que los depredadores no interfieren con otros en la búsqueda de presas. El modelo Rosenzweig-MacArthur es un caso especial del modelo Kolmogorov con f(x,y) = $f(x) - y\phi(x), g(x,y) = cx\phi(x) - e$. Por tanto, $f_y(x,y) = -\phi(x) < 0, g_x(x,y) =$ $c[x\phi(x)]' > 0$, K está determinada por f(K) = 0, y L por $cL\phi(L) = e$. Un ejemplo de un modelo Kolmogorov diferente al modelo Rosenzweig-MacArthur es el modelo Leslie [54] con una capacidad de carga para el depredador proporcional al tamaño de la población presa, esto es,

$$g(x,y) = b\left(1 - \frac{y}{ax}\right)$$

Teorema 1.2.1. Bajo las anteriores hipótesis (i) y (ii), cada solución de un modelo Kolmogorov con x(0) > 0, y(0) > 0 permanece acotada para $0 \le t < \infty$.

La demostración de este teorema puede verse en [12]. Una consecuencia inmediata de este teorema, junto con el teorema de Poincaré-Bendixson, es el *teorema de Kolmogorov* [46] que se enuncia a continuación. **Teorema 1.2.2.** Cada órbita de un sistema presa-depredador tipo Kolmogorov tiende a un equilibrio estable o a un ciclo límite estable cuando $t \to \infty$.

A partir de esto se puede explicar las oscilaciones periódicas que originalmente condujeron a la formulación del modelo Lotka-Volterra y que sugieren que un modelo presa-depredador con tasas de crecimiento per cápita no lineales es más adecuado para su descripción [12].

Modelos del tipo Kolmogorov son la mayoría de modelos para situaciones en las cuales la tasa de crecimiento per cápita de cada especie depende solamente de los tamaños de población de ambas especies. El efecto de los factores x e y en las ecuaciones para x' e y', respectivamente, es asegurar que ninguna de las especies se generan espontáneamente. Una órbita para la cual x = 0 en algún momento debe permanecer sobre el eje y del plano de fase para todos los tiempos posteriores. También es seguro que cada órbita que inicia en el primer cuadrante (x > 0, y > 0) del plano de fase, permanece en el primer cuadrante [12].

1.3. Dinámica de poblaciones migratorias: El caso de las especies de peces Prochilodus y Pseudoplatystoma

Todos los años, millones de especies migratorias, como ballenas, murciélagos, aves, peces, tortugas marinas e incluso insectos, ya sea por agua, tierra o aire, recorren enormes distancias en busca de mejores condiciones climáticas, alimento más abundante o un medio adecuado para reproducirse. Hay migraciones entre norte y sur, este y oeste, zonas continentales montañosas y costeras bajas, y a lo largo de ríos y quebradas. Las especies migratorias son recursos ecológicos, culturales y económicos vitales para la sociedad, compartidas por los países y sus habitantes. Muchas de estas especies están amenazadas por acciones humanas como la sobreexplotación, la contaminación, la alteración y destrucción de los hábitats, el tráfico ilegal y el cambio climático (véase [65]).

En particular, muchos peces, tales como atunes, dorados, peces espada, bagres y bocachicos, también realizan migraciones. Algunos, cuando se aparean, viajan grandes distancias con el fin de depositar sus huevos y protegerlos de posibles depredadores. Los recién nacidos se desarrollan en zonas de cría donde se alimentan y luego se trasladan a aguas más profundas o incluso al mar abierto, donde continuarán con el ciclo biológico. Proteger este ciclo es garantizar no solo la continuidad de cada especie [23], sino también la seguridad alimentaria y el valor económico de la pesca en los diferentes países (véase [65]).

El ciclo de vida de los peces se desarrolla en la medida en que cada individuo pasa a través de las etapas de huevo, larva, juvenil y adulto. Es así como, partiendo de la formación del huevo o cigote, después de un período de incubación, se produce la eclosión y de cada huevo sale una pequeña larva, que nada y se alimenta libremente mientras va completando su desarrollo, hasta transformarse en un pez juvenil. Al iniciar la fase juvenil el pez es todavía muy pequeño, pero ya está completamente formado y continuará creciendo sin experimentar otras transformaciones importantes hasta llegar al estado adulto, que es cuando el individuo desarrolla la capacidad para reproducirse; con lo cual, al llegar el momento de la reproducción y producirse el desove (esto es, cuando las gónadas liberan su contenido de óvulos y espermatozoides), el individuo completa su propio ciclo biológico a la vez que da origen a una nueva generación de individuos, los cuales a su vez iniciarán un nuevo ciclo (véase [23]).

En la vida de los peces existe además otro cambio de estado, que está relacionado con la explotación pesquera, y que resulta de gran importancia para el estudio de la vida de los peces y para la pesca misma. Resulta que, en las primeras etapas de vida, el pez no puede ser capturado por aquellos que se dedican a las actividades de pesca, ya sea porque es muy pequeño o porque está fuera del área de pesca. Pero, a medida que el pez crece, las condiciones se modifican hasta que un cambio (en el tamaño, localización y/o habitat del pez) hace que por primera vez pueda ser detectado y capturado por los métodos de pesca existentes. Este cambio de estado es conocido como reclutamiento en las áreas de biología y pesca, y permite separar en dos etapas relevantes la vida del pez: fase prerecluta y fase posrecluta. Cuando se pasa de la fase prerecluta a la fase posrecluta, el pez se integra a la población recluta ó explotable, apareciendo por primera vez para la pesca. En la mayoría de los casos, especialmente cuando se estudian poblaciones que son recursos pesqueros, es interesante conocer la población explotable puesto que es la parte de la población total que es visible para la pesca y la investigación pesquera (véase [23]).

Los individuos de la fase explotable crecen, desovan (una o varias veces) y mueren. Las variaciones en su abundancia se deben principalmente a la pesca, la depredación y factores ambientales (vientos, corrientes, temperatura, salinidad, etc.) [16]. En las fases no explotables, la mortalidad es usualmente muy alta, particularmente en el final de la fase larval [24]. Esta mortalidad no es causada directamente por la pesca. Esta alta mortalidad conlleva un pequeño porcentage de supervivientes hasta el *reclutamiento* [16]. En algunas especies, los peces jóvenes (o prereclutas) ocupan zonas de cría donde los adultos no están presentes en una cantidad apreciable. En tal caso, el reclutamiento implica una migración al área de explotación desde las zonas de cría [11].

Con respecto al estudio de la dinámica de poblaciones de peces, existen modelos y métodos estadísticos para la evaluación de recursos pesqueros, como muestran los trabajos de Sparre y Venema [79], Hilborn y Walters [37], Csirke [23], Plagányi [69] o Beverton y Holt [11]. Pero, en este contexto, la mayoría de los modelos se refieren a especies marinas y especialmente a aquellas cuyos cambios en abundancia no están dominados por migración. Esto es, especies con poco comportamiento migratorio (principalmente peces demersales, es decir, aquellos que viven en o cerca del fondo y presentan poco movimiento [22]) [11, 37, 79]. Sin embargo, existen especies de peces altamente migratorias, no sólo marinas sino también en ríos de agua dulce, que son de gran importancia social, económica y ambiental, las cuales requieren de estudios que predigan cambios estructurales en su dinámica con el fin de tomar medidas para el control de su explotación.

Por otra parte, es importante resaltar que el factor captura en modelos matemáticos de dinámica de poblaciones ha sido estudiado por autores como Brauer y Castillo-Chavéz [12], Britton [15], Murray [66], y Campos e Isaza [18]. Sin embargo, en esos modelos, la población se asume en su totalidad, sin ninguna división en clases o grupos, y por tanto se ignora cualquier relación entre posibles subpoblaciones.

De la misma manera, en los estudios de la dinámica de poblaciones son necesarios modelos que incluyan posibles relaciones interespecíficas (entre individuos o poblaciones de distintas especies) que en la naturaleza son diversas, pueden adquirir una gran complejidad y no siempre resultan evidentes. Estas interacciones biológicas con otras especies pueden tener implicaciones relevantes en la dinámica de las poblaciones. De hecho, muchas especies han desaparecido de una u otra región como consecuencia directa de la extinción de otras y, en muchos casos, esta relación causa-efecto, desconocida hasta ese momento, no se ha podido evidenciar más que a posteriori.

En concreto, una de las interacciones más importantes que afecta la dinámica de las poblaciones de peces es la depredación. Los principales depredadores de los peces (incluidas las especies no comerciales) son los peces mismos. La depredación es un proceso importante para la regulación de las poblaciones de peces. Sin embargo, las interacciones entre depredadores y presas y sus efectos sobre los recursos pesqueros son sumamente variados y complejos, por lo que es necesario estudiarlos en profundidad. En realidad, la pesca en el mundo está dirigida tanto a las concentraciones de depredadores como de presas [31]. Pero, en los modelos matemáticos tipo sistema presa-depredador, algunos autores han estudiado solamente la captura de depredadores, como Brauer y Castillo-Chavéz [12]. Por tanto, para lograr la sostenibilidad y un aprovechamiento más ventajoso de los recursos pesqueros es necesario conocer las interacciones, los efectos de la depredación en el ecosistema, así como elaborar modelos en un contexto multiespecífico [31].

En este sentido, los modelos matemáticos propuestos en esta memoria están inspirados en el comportamiento natural de algunas especies de peces del género *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma* que habitan en las cuencas hidrográficas del Orinoco y del Magdalena en Colombia. No obstante, estos modelos son generales y pueden aplicarse al estudio de diferentes poblaciones migratorias afectadas por factores de reclutamiento, depredación y captura,

Los peces *Prochilodontid* del género *Prochilodus* (llamado *coporo* en el norte de Sur América, *sábalo* en el sur, y *curimbata* en Brasil) y *Semaprochilodus* (llamado *bocachico* en español y *jaraqui* en portugués) son abundantes en las principales cuencas fluviales de América del Sur y son los más famosos migrantes de larga distancia. La población de peces migra en busca de refugios temporales, habitats de alimentación y zonas de desove [28].

En el occidente de la cuenca del Orinoco en América del Sur, la mayoría de los *Prochilodus* adultos migran desde los habitats de la estación seca en los ríos y arroyos tributarios de los Llanos y el Piedemonte Andino, a sus habitats de desove y de alimentación en la temporada de lluvias en los canales de las tierras bajas y llanuras de inundación de los principales cauces de los ríos. Al principio, estas migraciones río abajo consisten en movimientos relativamente descoordinados por los peces solitarios y pequeñas agregaciones. Más tarde, los peces se congregan para el desove en los canales fluviales y las zonas de la sabana inundada durante la subida de aguas y la inundación. Los huevos fertilizados, los embriones y las larvas son llevados a la deriva con la corriente del río a cierta distancia aguas abajo, y finalmente terminan en las lagunas de la llanura de inundación donde los juveniles se alimentan de invertebrados y algas. Durante el período de caída de aguas, grandes grupos de coporos migran río arriba en los ríos tributarios que se originan en la Cordillera de Los Andes (véase [28]).

El *Prochilodus mariae*, una especie específica de *Prochilodus*, tiene un rol dual en los ecosistemas acuáticos de la cuenca del Orinoco por varios motivos. Por un lado, debido a su característica de especie detritívora (que se alimenta detritos, es decir, restos de materia orgánica, tales como tejidos muertos de plantas y animales y desperdicios [71]), está localizado en el primer eslabón de la cadena alimenticia y, por otro lado, es capturado para ser comercializado, convirtiéndose en una fuente de trabajo y alimento de consumo para las poblaciones ribereñas (indígenas y colonos), siendo la más importante base de proteínas de esas comunidades [72]. Por tanto, las implicaciones de la captura en la dinámica del *Prochilodus* son muy interesantes, ya que cualquier disminución de esta especie podría tener un impacto importante.

Por otra parte, el género *Pseudoplatystoma* incluye algunos de los grandes bagres de la familia *Pimelodidae*, con tres especies reconocidas: *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Pseudoplatystoma tigrinum* (comunmente conocido como *bagre rayado*) y *Pseudoplatystoma coruscans* (cuyo nombre común es *surubí*), distribuidas desde el norte y este de América del Sur, al este de los Andes y al sur de Paraná [93, 81, 34, 1]. Estas especies son migratorias, de gran tamaño, con buena calidad de carne y pocas espinas [19, 47, 1], condiciones que hacen que sean muy vulnerables a la pesca [1]. Es por esto que son altamente comercializados, ocupando el segundo lugar en la pesca comercial después del *Prochilodus* [19, 20, 26]. El *Pseudoplatystoma* es un bagre feroz carnívoro con evidente comportamiento depredatorio y canibalístico de diferentes peces más pequeños [32, 83, 26]. El *Pseudoplatystoma* sigue las grandes migraciones del *Prochilodus* y otras especies acompañantes, que ocurren durante el verano, ya que estas especies son su principal fuente de alimento [1, 74, 26], lo que les permite estar preparados para una segunda migración reproductiva en el inicio de las lluvias.

Las poblaciones de *Pseudoplatystoma* han declinado [1, 30, 64], debido a factores como la deforestación, la contaminación del agua y la sobreexplotación. El gran riesgo en el que se encuentra esta especie es tan evidente que en la actualidad está catalogada como especie en peligro crítico en las cuencas del Orinoco y del Magdalena en Colombia [1, 64]. Si no se toman medidas de gestión de la pesca a tiempo, puede llegar al colapso [30]. En este sentido, son necesarios estudios para establecer las relaciones interespecíficas para el *Pseudoplatystoma* con el fin de predecir cambios estructurales en poblaciones explotadas de este tipo y proponer medidas de control conjuntas [26]. Por tanto, las implicaciones en la dinámica de la interacción presa-depredador entre las poblaciones de *Prochilodus y Pseudoplatystoma* son muy interesantes, porque un decrecimiento en cualquiera de estas especies podría tener un impacto importante.

Todas estas cuestiones han inspirado el diseño y estudio de los modelos que se plantean en esta memoria.

Capítulo 2

Dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura

En este capítulo se modela y analiza el comportamiento cualitativo de una especie migratoria de dos etapas de desarrollo con factor de captura. Se muestra cómo la dinámica está determinada por un parámetro umbral \mathcal{R} . Como resultado más significativo, se prueba que si $\mathcal{R} \leq 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción es globalmente asintóticamente estable, lo que asegura que la especie desaparecerá bajo esta condición. Simulaciones numéricas, producidas mediante la variación de los parámetros obtenidos desde datos empíricos, muestran diferentes situaciones con respecto a la evolución de la población y permiten validar el modelo.

2.1. Preliminares

Algunos modelos matemáticos de dinámica de poblaciones que incorporan la captura han sido estudiados por autores como Brauer y Castillo-Chavéz [12], Britton [15], Murray [66], y Campos e Isaza [18]. Sin embargo, en esos modelos, la población se asume en su totalidad, sin ninguna división en clases o grupos, y por tanto se ignora cualquier relación entre posibles subpoblaciones.

En particular, con respecto a la dinámica de poblaciones de peces, existen modelos y métodos estadísticos para la evaluación de recursos pesqueros, como muestran los trabajos de Sparre y Venema [79], Hilborn y Walters [37], Csirke [23], Plagányi [69] o Beverton y Holt [11]. Pero, en este contexto, la mayoría de los modelos matemáticos se refieren a especies marinas y especialmente a aquellas cuyos cambios en abundancia no están dominados por migración. Esto es, especies con poco comportamiento migratorio (principalmente peces demersales, es decir, aquellos que viven en o cerca del fondo y presentan poco movimiento [22]) [11, 37, 79]. Sin embargo, existen poblaciones altamente migratorias, no sólo marinas sino también en ríos de agua dulce, que son de gran importancia social, económica y ambiental.

En este sentido, la novedad del estudio que se presenta en este capítulo es que se modela la dinámica de una especie migratoria, en la cual la población tiene una estructura de dos etapas, con una relación entre estas etapas establecida por medio del *reclutamiento*, y un factor de captura. Dicho estudio, se basa en los datos empíricos de una población de peces migratorios para los que se ha observado ese comportamiento vital.

Un modelo matemático de dinámica de una especie debe involucrar los diferentes cambios de estado relacionados con su ciclo de vida biológico y su explotación. El ciclo de vida de los peces se desarrolla en la medida en que cada individuo pasa a través de las etapas de huevo, larva, juvenil y adulto. En las primeras etapas de vida, el pez no puede ser capturado por aquellos que se dedican a las actividades de pesca, ya sea porque es muy pequeño o porque está fuera del área de pesca. Pero, a medida que el pez crece, las condiciones se modifican hasta que un cambio (en el tamaño, localización y/o habitat del pez) hace que por primera vez pueda ser detectado y capturado por los métodos de pesca existentes. Este cambio de estado es conocido como *reclutamiento* en las áreas de biología y pesca, y permite separar en dos etapas relevantes la vida del pez: fase prerecluta y fase posrecluta. Cuando se pasa de la fase prerecluta a la fase posrecluta, el pez se integra a la *población* recluta ó explotable, apareciendo por primera vez para la pesca. En la mayoría de los casos, especialmente cuando se estudian poblaciones que son recursos pesqueros, es interesante conocer la población explotable puesto que es la parte de la población total que es visible para la pesa y la investigación pesquera (véase [23]). En algunas especies, los peces jóvenes (o prereclutas) ocupan zonas de cría donde los adultos no están presentes en una cantidad apreciable. En tal caso, el reclutamiento implica una migración al área de explotación desde las zonas de cría [11].

Así, el principal propósito de este capítulo es proporcionar y analizar un modelo para la dinámica de una población migratoria, que incluye el factor de captura y una estructura de dos etapas: prerecluta (huevos, larvas y/o juveniles) y recluta (o explotable). El modelo examina la importancia del rol de la población prerecluta, que en el caso de poblaciones de peces usualmente no es visible para la actividad pesquera, en la dinámica de la población explotable. El sistema de ecuaciones diferenciales no lineales propuesto explica la influencia de los parámetros poblacionales considerados para la dinámica. Una vez propuesto el modelo, los estados de equilibrio del sistema son calculados. Luego, se prueba que la existencia de un estado de equilibrio no trivial depende del valor de un parámetro umbral \mathcal{R} , el cual es una función de los parámetros poblacionales. Finalmente, se demuestra que este parámetro umbral no sólo determina la estabilidad local de los equilibrios y la existencia de una bifurcación transcrítica [5, 48], sino también la estabilidad global de ellos, que es el mejor resultado que se puede esperar obtener en el marco de la dinámica de la población.

Los resultados matemáticos logrados son biológicamente significativos, puesto que permiten predecir cuándo la población tiende a ser estable o, por el contrario, cuándo tiende a desaparecer.

Estos resultados teóricos han sido validados por simulaciones numéricas que se ejecutaron mediante el uso de datos estadísticos de algunas poblaciones de peces *Prochilodus*. Los peces *Prochilodontid* del género *Prochilodus* (llamado *coporo* en el norte de Sur América, sábalo en el sur, y curimbata en Brasil) y Semaprochilodus (llamado *bocachico* en español y *jaraqui* en portugués) son abundantes en las principales cuencas fluviales de América del Sur y son los más famosos migrantes de larga distancia. La población de peces migra en busca de refugios temporales, habitats de alimentación y zonas de desove [28] (el desove se produce cuando las gónadas liberan su contenido de óvulos y espermatozoides, iniciándose a continuación la primera etapa en la vida de toda una nueva generación de individuos con la formación del huevo o cigote [23]).

En el occidente de la cuenca del Orinoco en América del Sur, la mayoría de los *Prochilodus* adultos migran desde los habitats de la estación seca en los ríos y arroyos tributarios de los Llanos y el Piedemonte Andino, a sus habitats de desove y de alimentación en la temporada de lluvias en los canales de las tierras bajas y llanuras de inundación de los principales cauces de los ríos. Al principio, estas migraciones río abajo consisten en movimientos relativamente descoordinados por los peces solitarios y pequeñas agregaciones. Más tarde, los peces se congregan para el desove en los canales fluviales y las zonas de la sabana inundada durante la subida de aguas y la inundación. Los huevos fertilizados, los embriones y las larvas son llevados a la deriva con la corriente del río a cierta distancia aguas abajo, y finalmente terminan en las lagunas de la llanura de inundación donde los juveniles se alimentan de invertebrados y algas. Durante el período de caída de aguas, grandes grupos de coporos migran río arriba en los ríos tributarios que se originan en la Cordillera de Los Andes (véase [28]).

El *Prochilodus mariae*, una especie específica de *Prochilodus*, tiene un rol dual en los ecosistemas acuáticos de la cuenca del Orinoco por varios motivos. Por un lado, debido a su característica de especie detritívora (que se alimenta detritos, es decir, restos de materia orgánica, tales como tejidos muertos de plantas y animales y desperdicios [71]), está localizado en el primer eslabón de la cadena alimenticia y, por otro lado, es capturado para ser comercializado, convirtiéndose en una fuente de trabajo y alimento de consumo para las poblaciones ribereñas (indígenas y colonos), siendo la más importante base de proteínas de esas comunidades [72]. Por tanto, las implicaciones de la captura en la dinámica del *Prochilodus* son muy interesantes, ya que cualquier disminución de esta especie podría tener un impacto importante.

2.2. Modelo matemático

En esta sección, se proporciona un modelo matemático continuo para una población migratoria de dos etapas de desarrollo que incluye un factor de captura. Este modelo está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales,

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = \delta y(t) - \frac{\alpha x(t)}{\beta + x(t)} - \mu x(t) \\ \dot{y}(t) = \frac{\alpha x(t)}{\beta + x(t)} - (\mu + qE)y(t) \end{cases}$$
(2.1)

En esta memoria, se considera el concepto de *población* como un conjunto bien definido de una especie dada, cuyos parámetros permanecen constantes en la distribución de la población [79]. En el modelo, es el número de individuos o tamaño de la población. Siguiendo las ideas básicas y la estructura del modelamiento matemático de poblaciones biológicas, la dinámica de la población modelada por el sistema (2.1)se lleva a cabo bajo los siguientes supuestos ([12, 15, 23, 66, 11]).

- La población total N(t) se divide en dos subpoblaciones: población prerecluta x(t) (huevos, larvas y/o juveniles) y población explotable y(t) (adultos).
- El parámetro δ representa la *tasa de reproducción* de la población explotable. Solamente los adultos son lo suficientemente maduros para reproducirse.
- El parámetro μ representa la *tasa de mortalidad natural*, asumida igual para ambas subpoblaciones (prerecluta y explotable).

- La población prerecluta ocupa zonas de cría donde los adultos no tienen presencia en una cantidad considerable. Esto es, el reclutamiento implica una migración al área de explotación desde las zonas de cría [11].
- Los individuos de la población prerecluta que sobreviven a las causas de muerte natural pasarán de la fase prerecluta a la fase posrecluta, integrándose en la población explotable. La tasa de reclutamiento γ se considera proporcional al número total de reclutas R, esto es, $\gamma = cR$. La constante de proporcionalidad c es asumida igual a 1, para simplificar del modelo.
- El número total de reclutas depende solamente del tamaño de la población prerecluta. En este contexto, la forma de la relación población-reclutamiento de Beverton-Holt [11] se toma para establecer el número de reclutas R en términos de la población prerecluta, como sigue:

$$R = \frac{\alpha \cdot x(t)}{\beta + x(t)}.$$

- El parámetro α representa el máximo número de reclutas producido, o reclutamiento máximo [37].
- El parámetro β representa la población necesaria para producir (en promedio) un reclutamiento igual a $\alpha/2$ [37].
- El parámetro q es llamado *coeficiente de capturabilidad*, el cual representa una medida de la habilidad para capturar individuos de la población. Cuanto más eficiente sea el arte de captura (o pesca), mayor es el valor de q [79].
- El parámetro E representa el esfuerzo de captura (o esfuerzo de pesca, esto es, número de barcos, días de embarcación, etc) [18, 79].
- El parámetro F representa la tasa de mortalidad por captura (o tasa de mortalidad por pesca [18, 79]), la cual se asume proporcional al esfuerzo de captura (E) y está dada por la relación $F = q \cdot E$.
- La tasa de mortalidad total de la población explotable está representada por $\mu + q \cdot E$ [79].

• Una distribución homogénea de ambas poblaciones, prerecluta y posrecluta, es asumida. Es decir, cada individuo prerecluta tiene la misma probabilidad de ser reclutado, y cada adulto tiene la misma probabilidad de ser capturado.

Bajo los supuestos anteriores, el diagrama de la Figura 2.1 representa la dinámica de una población migratoria de dos etapas de desarrollo con un factor de captura.



Figura 2.1: Dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura.

Todos los parámetros en el modelo (2.1) son no negativos con el fin de que tengan significado biológico. Es fácil probar que el sistema (2.1) está bien planteado porque, si la condición inicial (x(0), y(0)) está en la región $\Omega = \{(x, y)/x \ge 0, y \ge 0\}$, entonces las soluciones estarán definidas para todo $t \ge 0$ y permanecerán en esta región. Esto se puede ver mediante el análisis de la dirección del flujo del sistema (2.1) en la frontera de Ω . En primer lugar, nótese que el origen de coordenadas (0, 0)es un punto de equilibrio. Ahora, obsérvese que cualquier solución con condición inicial x(0) > 0, y(0) = 0 implica que en el eje $x: \dot{x} < 0$ y $\dot{y} > 0$. Similarmente, cualquier solución con condición inicial x(0) = 0, y(0) > 0 implica que en el eje y: $\dot{x} > 0$ y $\dot{y} < 0$. Así, en virtud de la unicidad de la trayectoria que pasa por cada punto, esto indica que cualquier órbita que pasa a través de la frontera de Ω , se dirige hacia el interior de Ω . Por tanto, cualquier trayectoria que comienza en Ω , permanecerá completamente contenida en Ω para todo $t \ge 0$. Por consiguiente, la región Ω es un conjunto invariante positivo para el sistema (2.1). En consecuencia, se considerará éste como el espacio de estados de este sistema.
2.3. Estudio analítico del modelo

En esta sección, se estudia la existencia y estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema (2.1) en función de los valores de los parámetros que intervienen en el modelo.

Puntos de equilibrio del modelo

Proposición 2.3.1. El sistema (2.1) presenta un punto de equilibrio trivial $P_1^* = (x_1^*, y_1^*) = (0, 0) \in \Omega$, para todos los valores de los parámetros. Además, si $\mathcal{R} > 1$, presenta también un único punto de equilibrio no trivial $P_2^* = (x_2^*, y_2^*)$ en el interior de Ω , donde

$$\mathcal{R} = \frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} \tag{2.2}$$

Al punto de equilibrio trivial se le denominará punto de equilibrio de extinción, ya que dicho punto indica que la población de prereclutas y explotables es nula.

Demostración. Denótese por (x_i^*, y_i^*) los puntos de equilibrio del sistema (2.1), esto es, los estados de equilibrio tales que x'(t) = 0 y y'(t) = 0 para todo $t \ge 0$.

Resolviendo el correspondiente sistema de ecuaciones no lineales, se obtiene un punto de equilibrio trivial

$$(x_1^*, y_1^*) = (0, 0)$$

y un punto de equilibrio no trivial dado por

$$(x_2^*, y_2^*) = \left(\frac{\alpha}{\mu} \left(\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1\right), \frac{\alpha}{\delta - (\mu + qE)} \left(\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1\right)\right).$$

Es obvio que el punto de equilibrio trivial pertenece a Ω para todos los valores de los parámetros. Por otro lado, el no trivial pertenece a Ω dependiendo del valor del parámetro umbral, como se demuestra a continuación.

Si $\mathcal{R} > 1$, entonces $\frac{\delta}{\mu + qE} > 1$, y por tanto $\delta - (\mu + qE) > 0$. Por consiguiente, dado que todos los parámetros en la ecuación son mayores que cero,

$$x_2^*, y_2^* > 0.$$

Esto es, existe también un punto de equilibrio no trivial (x_2^*, y_2^*) en el interior de Ω .

Por el contrario, si $\mathcal{R} \leq 1$, el único punto de equilibrio en Ω es el punto de equilibrio trivial $P_1^* = (x_1^*, y_1^*) = (0, 0)$, que biológicamente indica que la especie está extinta. Debido a esto, de aquí en adelante, se llamará a este equilibrio el *punto de equilibrio de extinción*. Para probar esto, se distinguen dos casos:

- $\underline{\mathcal{R}} < \underline{1}$: En este caso, es fácil verificar, observando las coordenadas del punto de equilibrio no trivial P_2^* , que $x_2^* < 0$, dado que $\frac{\alpha}{\mu} > 0$. Por tanto, este punto permanece en el exterior de la región Ω .
- $\underline{\mathcal{R}} = \underline{1}$: En este caso, dado que $\left(\frac{\delta}{\mu + qE} \frac{\mu\beta}{\alpha} 1\right) = 0$, se tiene que $x_2^* = y_2^* = 0$.

Por consiguiente, si $\mathcal{R} \leq 1$, sólo se tiene el punto de equilibrio trivial.

Observación 2.3.1. Obsérvese que es biológicamente coherente que uno de los equilibrios del sistema corresponda a la extinción de la especie para cualquier valor de los parámetros porque, en tal caso, dicha especie desaparece y por tanto, permanece en ese estado de extinción para siempre.

Análisis de estabilidad

Proposición 2.3.2. El punto de equilibrio de extinción P_1^* es localmente asintóticamente estable si $\mathcal{R} < 1$ e inestable si $\mathcal{R} > 1$.

Demostración. Al calcular la matriz Jacobiana del sistema (2.1), evaluada en el punto de equilibrio P_1^* , se obtiene

$$J(P_1^*) = \left(\begin{array}{cc} -\frac{\alpha}{\beta} \left(\frac{\mu\beta}{\alpha} + 1\right) & \delta\\ \frac{\alpha}{\beta} & -(\mu + qE) \end{array}\right).$$

En este caso, los autovalores son

$$\lambda_1 = \frac{-\alpha - \beta Eq + \sqrt{\alpha^2 + 4\alpha\beta\delta - 2\alpha\beta Eq + \beta^2 E^2 q^2} - 2\beta\mu}{2\beta},$$
$$\lambda_2 = -\frac{\alpha + \beta Eq + \sqrt{\alpha^2 + 4\alpha\beta\delta - 2\alpha\beta Eq + \beta^2 E^2 q^2} + 2\beta\mu}{2\beta}.$$

Las expresiones previas no permiten determinar el signo de sus partes reales. Pero, como se tiene solamente dos ecuaciones, se puede deducir sus signos estudiando la traza, $T = traz(J(P_1^*))$, y el determinante, $D = det(J(P_1^*))$, de la matriz Jacobiana. Así, como se tiene que

$$T = -\left[\frac{\alpha}{\beta}\left(\frac{\mu\beta}{\alpha} + 1\right) + (\mu + qE)\right] < 0$$
(2.3)

y, por otra parte,

$$D = -\frac{\alpha(\mu + qE)}{\beta} \left(\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1 \right) = -\frac{\alpha(\mu + qE)}{\beta} (\mathcal{R} - 1), \qquad (2.4)$$

se distinguen dos casos:

- $\underline{\mathcal{R} < 1}$: En este caso, es fácil verificar que D > 0. Por tanto, puesto que T < 0, el punto de equilibrio de extinción P_1^* es localmente asintóticamente estable.
- $\underline{\mathcal{R} > 1}$: En este caso, es fácil ver que D < 0. Por consiguiente, el punto de equilibrio de extinción P_1^* es inestable.

Además, se ha logrado probar que el punto de extinción es globalmente asintóticamente estable si $\mathcal{R} \leq 1$, como se demuestra en el siguiente teorema.

Teorema 2.3.1. Si $\mathcal{R} \leq 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción P_1^* es globalmente asintóticamente estable.

Demostración. Se referirá a la función que define el sistema (2.1) como F(x(t), y(t)). Esto es, el sistema (2.1) puede ser expresado como

$$(\dot{x}(t), \dot{y}(t)) = F(x(t), y(t)).$$

En este punto, se puede considerar la función $V: \Omega \to \mathbb{R}_+$ definida por

$$V(t) = V(x(t), y(t)) = \frac{x(t) + \left(1 + \frac{\mu\beta}{\alpha}\right)y(t)}{\mu + qE}.$$

Esta función $V \in \mathcal{C}^1(\Omega)$ y el producto escalar $\nabla V(x, y) \cdot F(x, y)$ está dado por

$$\nabla V(x,y) \cdot F(x,y) = \left(\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1\right)y + \left(\frac{\frac{\mu\beta}{\beta + x} - \mu}{\mu + qE}\right)x.$$
(2.5)

Como, por hipótesis, $\mathcal{R} \leq 1$, entonces

$$\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1 \le 0.$$

Así, el primer sumando de la suma (2.5) anterior es menor o igual que 0.

Por otro lado, teniendo en cuenta que todos los parámetros y variables que aparecen son mayores que 0 y que

$$\frac{\mu\beta}{\beta+x} - \mu \le 0,$$

resulta que el segundo sumando de la suma (2.5) de arriba también es menor o igual que 0.

Por tanto, $\nabla V(x, y) \cdot F(x, y) \leq 0$ y, consecuentemente, el teorema de Lyapunov-LaSalle garantiza la estabilidad global del punto de equilibrio de extinción P_1^* si $\mathcal{R} \leq 1$.

Observación 2.3.2. Obsérvese que este resultado es biológicamente relevante porque significa que, bajo cualquier combinación de los parámetros tal que $\mathcal{R} \leq 1$, entonces, para cualquier población inicial, la especie se extinguirá. Ello permite inferir que sería muy importante regular las actividades de captura (pesca o caza) con el fin de no tener $\mathcal{R} \leq 1$ nunca.

Proposición 2.3.3. El punto de equilibrio no trivial P_2^* es localmente asintóticamente estable si $\mathcal{R} > 1$.

Este punto de equilibrio no trivial será denominado punto de equilibrio de estabilidad ecológica. **Demostración.** Al calcular la matriz Jacobiana del sistema (2.1), evaluada en el punto de equilibrio no trivial P_2^* , se llega a

$$J(P_2^*) = \begin{pmatrix} -\left(\frac{\mu^2\beta}{\alpha\left(\frac{\delta}{\mu+qE}-1\right)^2}+\mu\right) & \delta\\ \left(\frac{\mu^2\beta}{\alpha\left(\frac{\lambda}{\mu+qE}-1\right)^2}\right) & -(\mu+qE) \end{pmatrix}$$

Por tanto, se tiene

$$T = -\left[\left(\frac{\mu^2\beta}{\alpha\left(\frac{\delta}{\mu + qE} - 1\right)^2} + \mu\right) + (\mu + qE)\right] < 0$$
(2.6)

y, por otra parte,

$$D = \frac{\mu(\mu + qE)^2}{\delta - (\mu + qE)} \left(\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1 \right) = \frac{\mu(\mu + qE)^2}{\delta - (\mu + qE)} (\mathcal{R} - 1).$$
(2.7)

Dado que, sólo cuando $\mathcal{R} > 1$ existe un único punto de equilibrio no trivial P_2^* que pertenece a Ω , como se demostró en la Proposición 2.3.1, entonces éste es el único caso de importancia biológica que se tiene que estudiar.

Nótese que, si $\mathcal{R} > 1$, entonces $\frac{\delta}{\mu+qE} > 1$, y por tanto $\delta - (\mu + qE) > 0$. Por tanto, es fácil verificar que D > 0. Como T < 0, entonces el punto de equilibrio no trivial P_2^* es localmente asintóticamente estable.

Finalmente, obsérvese que, como el punto de extinción también está en Ω y no es atraido por P_2^* , el punto de estabiliad ecológica no es globalmente asintóticamente estable en Ω . Pero, para los demás puntos en este conjunto, la estabilidad es global como se demuestra a continuación.

Teorema 2.3.2. Si $\mathcal{R} > 1$, entonces el punto de estabilidad ecológica P_2^* es globalmente asintóticamente estable en $\Omega \setminus \{(0,0)\}$. **Demostración.** Observe que cualquier solución con condición inicial x(0) > 0, y(0) = 0 implica que, en el eje $x, \dot{x} < 0$ y $\dot{y} > 0$. Similarmente, cualquier solución con condición inicial x(0) = 0, y(0) > 0 implica que, en el eje $y, \dot{x} > 0$ y $\dot{y} < 0$. Así, por la unicidad de la trayectoria que pasa a través de cada punto, esto indica que cualquier flujo que pasa a través de la frontera de Ω , se dirige hacia el interior de Ω . Por tanto, cualquier trayectoria que comienza en Ω estará completamente contenida en este conjunto para todo $t \geq 0$. En este mismo sentido, se verifica que, para cualquier valor de \mathcal{R} , cualquier rectángulo lo suficientemente grande que tiene un vértice en el origen y el opuesto en la x-nulclina es invariante. Como consecuencia, cualquier solución está acotada para $t \to \infty$.

Ahora, denótese por $F(x, y) = (F_1(x, y), F_2(x, y))$ a la función que define el sistema (2.1), esto es,

$$(\dot{x}, \dot{y}) = F(x, y) = (F_1(x, y), F_2(x, y)).$$

De manera que, al calcular la divergencia del sistema se tiene que

$$div(F) = \nabla \cdot F = \frac{\partial F_1}{\partial x} + \frac{\partial F_2}{\partial y} = -\left(\frac{\alpha\beta}{(\beta+x)^2} + 2\mu + qE\right) < 0$$

Luego, debido a que la divergencia del sistema es negativa en el primer cuadrante, en virtud del teorema de Poincarè-Bendixson, se puede concluir que cualquier trayectoria tiende a un punto de equilibrio o un ciclo. Para este caso, es un punto de equilibrio que debe ser necesariamente el único estable en el rectángulo si la trayectoria no es el punto de equilibrio inestable. \Box

Observación 2.3.3. Obsérvese que este resultado tiene un importante significado biológico. Si $\mathcal{R} > 1$ entonces existen dos puntos de equilibrio P_1^* y P_2^* en Ω , como se demostró en la Proposición 2.3.1. Pero P_1^* es inestable (Proposición 2.3.2), y P_2^* es globalmente asintóticamente estable en $\Omega \setminus \{(0,0)\}$ (Teorema 2.3.2). Por tanto, si $\mathcal{R} > 1$, cualquier (tamaño de) población inicial tiende a ser estable.

Corolario 2.3.1. Para el sistema (2.1), se tiene lo siguiente:

- (i) Si $\mathcal{R} < 1$, existen dos puntos de equilibrio del sistema: $P_1^* \in \Omega$, y $P_2^* \notin \Omega$, siendo P_1^* globalmente asintóticamente estable en Ω mientras que P_2^* es inestable.
- (ii) Si $\mathcal{R} = 1$, P_1^* es el único punto de equilibrio del sistema y es un punto de equilibrio no hiperbólico, el cuál también es globalmente asintóticamente estable en Ω .

(iii) Si $\mathcal{R} > 1$, existen dos puntos de equilibrio del sistema: $P_1^* y P_2^*$ ambos en Ω , siendo P_1^* inestable, mientras que P_2^* es localmente asintóticamente estable.

Por tanto, el sistema (2.1) experimenta una bifurcación transcrítica en $\mathcal{R} = 1$.

La Figura 2.2 muestra el diagrama de bifurcación del sistema (2.1).



Figura 2.2: Diagrama de Bifurcación. El sistema (2.1) experimenta una bifurcación transcrítica en el valor del parámetro umbral $\mathcal{R} = 1$.

Observación 2.3.4. Obsérvese que esta bifurcación local [5] es matemáticamente importante, pero no tiene sentido biológico, porque cuando $\mathcal{R} < 1$, el punto de equilibrio no trivial está fuera de la región Ω .

2.4. Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales

En esta sección, se simulan diferentes escenarios posibles con el fin de verificar el efecto que algunos parámetros relevantes tienen en la dinámica de una población migratoria de dos etapas de desarrollo. Esto es importante desde un punto de vista de la biología y la pesca ya que es posible diseñar estrategias para el control y sostenibilidad de la población.

Los siguientes escenarios son calculados para validar la coherencia entre los resultados teóricos obtenidos en la sección previa y las simulaciones numéricas del modelo. Un escenario importante es cuando la especie está en peligro de extinción, con $\mathcal{R} \leq 1$. El otro escenario ocurre cuando la población tiende a ser estable, con $\mathcal{R} > 1$. Para estas simulaciones, se utilizaron estadísticas de algunos de los parámetros poblacionales de dos especies de peces migratorios en Colombia: *Prochilodus magdalenae y Prochilodus mariae*. En concreto, los parámetros obtenidos a partir de publicaciones de investigaciones realizadas sobre estas especies [20, 72], son aquellos relacionados con la mortalidad natural y la mortalidad por captura. Mientras que la estimación de los demás parámetros poblacionales se hizo de forma aleatoria debido a la ausencia de publicaciones al respecto.

Por otra parte, es importante indicar que dada la dificultad de medir el tamaño de la población real de los recursos pesqueros, las predicciones sobre el comportamiento de estas especies se hacen tradicionalmente en función de sus capturas. En este sentido, tanto para el modelo propuesto como para las investigaciones biológicas realizadas sobre el recurso pesquero, las capturas se consideran proporcionales al tamaño de la población. Teniendo en cuenta todo esto, se puede inferir que los diferentes estados de equilibrio obtenidos teóricamentes son coherentes con las posibles situaciones en las que esta especie se puede encontrar.

2.4.1. Especie en peligro de extinción

Para llevar a cabo las simulaciones numéricas, se tienen en cuenta los parámetros poblacionales establecidos para la especie *Prochilodus magdalenae* en la cuenca del Magdalena en Colombia en 2006. A partir de ellos, se tiene que la mortalidad total de la especie $(\mu + q \cdot E)$ es 4.55, la mortalidad natural (μ) es 0.897 y la mortalidad por pesca (F) es 3.65 [20]. En este caso, se toman los valores de los parámetros $\delta = 14.6$, $\alpha = 20$ y $\beta = 60$. Nótese que, cuando $\mathcal{R} < 1$, por los resultados teóricos, la población debe extinguirse, como sucede en la simulación (Figura 2.3).

Este resultado coincide con el estado del recurso pesquero, *Prochilodus magdalenae*, en la cuenca del Magdalena en Colombia en 2006, donde los informes de captura muestran una marcada disminución de la especie comparada con los informes previos de 1978, 1990, 1995 and 1999 [20]. Debido a la disminución en las capturas, esta especie ha sido clasificada como especie en peligro crítico en Colombia [20, 64].

2.4.2. Estabilidad ecológica

Con el fin de realizar las simulaciones numéricas, se toman en cuenta los parámetros poblacionales establecidos en resultados de investigación sobre el estado de la



Figura 2.3: Peligro de extinción. Parámetros poblaciones con valores: $\mu = 0,897$, $\mu + qE = 4,55$, $\delta = 14,6$, $\alpha = 20$ y $\beta = 60$; condición inicial x(0) = 2 y y(0) = 3; y $\mathcal{R} = 0,52$.

pesca del *Prochilodus mariae* en la región del Orinoco de Colombia para el periodo comprendido del 2005 al 2008. A partir de ellos, se tiene que la mortalidad total de la especie $(\mu + q \cdot E)$ es 1.38 y la mortalidad por pesca (F) es 0.75 [72]. En este caso, se toman los valores de los parámetros $\delta = 14,6$, $\alpha = 20$ y $\beta = 60$, como en el caso previo. Nótese que cuando $\mathcal{R} > 1$, por resultados teóricos, la población debe tender a ser estable, como ocurre en la simulación (Figura 2.4).

Este resultado coincide con el estado del recurso pesquero en la región del Orinoco de Colombia para el periodo comprendido del 2005 al 2008, donde se predijo que el recurso no está en un nivel de sobrepesca, lo que significa que su explotación se encuentra en una medida aceptable. Así, manteniendo el nivel del esfuerzo aplicado y conservando el ecosistema en que habita, la especie será sostenible en el tiempo [72].



Figura 2.4: Estabilidad ecológica. Parámetros poblacionales con valores: $\mu = 0.63$, $\mu + qE = 1.38$, $\delta = 14.6$, $\alpha = 20$ and $\beta = 60$; condición inicial x(0) = 2 y y(0) = 3; y $\mathcal{R} = 8,69$.

Capítulo 3

Dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura y depredación

En este capítulo se enriquece el modelo sobre la dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura expuesto en el capítulo anterior, incluyendo ahora la interacción con otra especie que ocupa el mismo hábitat, siendo esta última depredadora de la primera y constituyendo así un sistema presa-depredador. En este sentido, se prueba que la dinámica del sistema está determinada por un parámetro umbral \mathcal{R} que depende de los parámetros poblacionales. Como resultado más significativo, se obtiene que, si $\mathcal{R} \geq 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción es globalmente asintóticamente estable, lo que asegura que ambas especies, presas y depredadores, están en peligro. Además, el capítulo presenta una serie de simulaciones numéricas, producidas mediante la variación de los parámetros provenientes de datos empíricos, que muestran diferentes situaciones con respecto a la evolución del sistema presa-depredador y permiten validar el modelo dado.

3.1. Preliminares

Comprender la dinámica de una población implica conocer no sólo el tamaño y la estructura, sino también, y más importante, conocer la forma y la intensidad con la que cambia y se renueva en sí misma [23]. Los cambios en abundancia de las poblaciones pueden ser explicados por factores tales como cambios en el medioambiente (variación en la temperatura, factores fisico-químicos, sistemas de corriente, contaminación, etc.) [16, 66], dinámica del ecosistema (interacción multiespecífica, migración, reclutamiento, etc.) [11, 37, 79], y cambios en los patrones de captura (dinámica de acceso abierta, regulaciones de caza o pesca) [23, 66].

En particular, para el estudio de poblaciones de peces existen modelos y métodos estadísticos para la evaluación de recursos pesqueros como se puede ver en los trabajos de Sparre y Venema [79], Hilborn y Walters [37], Csirke [23], Plagányi [69] o Beverton y Holt [11]. En este contexto, la mayoría de los modelos matemáticos se refieren a especies marinas y especialmente a aquellas cuyos cambios en abundancia no son dominados por migración, esto es, especies con poco comportamiento migratorio (principalmente peces demersales) [11, 37, 79]. Sin embargo, existen especies de peces altamente migratorios en ríos de agua dulce, los cuales requieren de estudios que predigan cambios estructurales en su dinámica con el fin de tomar medidas para el control de su explotación.

Además, cuando los peces pasan de la fase prerecluta a la fase posrecluta, se integran a la *población explotable*, apareciendo por primera vez para la pesca. Estos individuos de la fase explotable crecen, desovan (una o varias veces) y mueren. Las variaciones en su abundancia se deben principalmente a la predación y factores ambientales (vientos, corrientes, temperatura, salinidad, etc.) [16]. En las fases no explotables, la mortalidad es usualmente muy alta, particularmente en el final de la fase larval [24]. Esta mortalidad no es causada directamente por la pesca [16]. Esto conlleva un pequeño porcentage de supervivientes hasta el *reclutamiento* [16]. Como se apuntaba en el capítulo anterior, en algunas especies, los peces jóvenes (o prereclutas) ocupan zonas de cría donde los adultos no están presentes en una cantidad apreciable. En tal caso, el reclutamiento implica una migración al área de explotación desde las zonas de cría [11].

Por otra parte, como también se señaló en el capítulo anterior, el factor captura en modelos matemáticos de dinámica de poblaciones ha sido estudiado por autores como Brauer y Castillo-Chavéz [12], Britton [15], Murray [66], y Campos e Isaza [18]. No obstante, en esos modelos, la población se asume en su totalidad, sin ninguna división en clases o grupos, y por tanto se ignora cualquier relación entre posibles subpoblaciones. Además, en sistemas presa-depredador, algunos autores han estudiado solamente la captura de depredadores, como Brauer y Castillo-Chavéz [12]. Éstos sugieren estudiar la captura de la presa, lo cual sería apropiado para un exámen de la medida en que se puede controlar a una población mediante la manipulación de su suministro de alimentos.

En este sentido, la novedad del estudio que se presenta en este capítulo es que se amplia el modelo sobre la dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura, expuesto en el capítulo anterior, incluyendo la interacción con otra especie que ocupa el mismo hábitat, siendo esta última especie depredadora de la primera. El modelo constituye un sistema presa-depredador que considera la población presa dividida en dos subpoblaciones: prerecluta (huevos, larvas y juveniles) y explotable (adultos), y establece una relación entre ellas basada en el reclutamiento. El modelo, además de incluir el factor predación en la población de la especie migratoria de dos etapas, también incluve el factor captura en ambas especies (presas y depredadores), y analiza sus efectos sobre la dinámica del sistema. Esto permite el examen de una relación interespecífica entre dos poblaciones explotadas con el fin de predecir los cambios estructurales en la dinámica del sistema. El sistema de ecuaciones diferenciales no lineales propuesto, explica la influencia de los parámetros poblacionales considerados para la dinámica. En este contexto, se prueba que la existencia de un estado de equilibrio no trivial depende del valor de un parámetro umbral \mathcal{R} , el cual es una función de los parámetros de la población. Así mismo, se demuestra que este parámetro umbral no solamente determina la estabilidad local de los equilibrios y la existencia de dos bifurcaciones en el sistema, sino también la estabilidad global del punto de equilibrio de extinción.

Los resultados matemáticos logrados tienen un gran significado biológico, puesto que a partir de ellos se puede predecir cuándo ambas poblaciones explotadas tienden a ser estables o, por el contrario, cuándo ambas o una sola de las dos especies tiende a desaparecer.

El modelo aquí descrito se basa en el comportamiento natural de algunas especies de peces del género *Prochilodus*, ya descrito en el capítulo anterior, y *Pseudoplatystoma*.

El género *Pseudoplatystoma* incluye algunos de los grandes bagres de la familia *Pimelodidae*, con tres especies reconocidas: *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Pseudoplatystoma tigrinum* (comunmente conocido como *bagre rayado*) y *Pseudoplatystoma coruscans* (cuyo nombre común es *surubí*), distribuidas desde el norte y este de América del Sur, al este de los Andes y al sur de Paraná [93, 81, 34, 1]. Estas especies son migratorias, de gran tamaño, con buena calidad de carne y pocas espinas [19, 47, 1], condiciones que hacen que sean muy vulnerables a la pesca [1]. Es por esto que son altamente comercializados, ocupando el segundo lugar en la pesca comercial después del *Prochilodus* [19, 20, 26]. El *Pseudoplatystoma* es un bagre feroz carnívoro con evidente comportamiento depredatorio y canibalístico de diferentes peces más pequeños [32, 83, 26]. El *Pseudoplatystoma* sigue las grandes migraciones del *Prochilodus* y otras especies acompañantes, que ocurren durante el verano, ya que estas especies son su principal fuente de alimento [1, 74, 26], lo que les permite estar preparados para una segunda migración reproductiva en el inicio de las lluvias.

Las poblaciones de *Pseudoplatystoma* han declinado [1, 30, 64], debido a factores como la deforestación, la contaminación del agua y la sobreexplotación. El gran peligro de esta especie es tan evidente que en la actualidad está catalogado como especie en peligro crítico en las cuencas del Orinoco y del Magdalena en Colombia [1, 64]. Si no se toman medidas de gestión de la pesca a tiempo, puede llegar al colapso [30]. En este sentido, son necesarios estudios para establecer las relaciones interespecíficas para el *Pseudoplatystoma* con el fin de predecir cambios estructurales en poblaciones explotadas y proponer medidas de control conjuntas [26]. Por tanto, las implicaciones en la dinámica de la interacción presa-depredador entre las poblaciones de *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma* son muy interesantes porque un decrecimiento en cualquiera de estas especies podría tener un impacto importante. De aquí, se deduce la necesidad de plantear nuestro modelo.

Los resultados teóricos que arroja el modelo propuesto, han sido validados por simulaciones numéricas realizadas mediante el uso de datos estadísticos sobre tres especies de dichos peces migratorios en Colombia: *Prochilodus magdalenae, Prochilodus mariae y Pseudoplatystoma fasciatum*.

3.2. Modelo matemático

En esta sección, se proporciona un modelo matemático continuo para la dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura y depredación, el cual está dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales,

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = \delta y(t) - \frac{\alpha x(t)}{\beta + x(t)} - \eta x(t) z(t) - \mu_1 x(t) \\ \dot{y}(t) = \frac{\alpha x(t)}{\beta + x(t)} - \eta y(t) z(t) - (\mu_1 + F_1) y(t) \\ \dot{z}(t) = \kappa x(t) z(t) + \kappa y(t) z(t) - (\mu_2 + F_2) z(t) \end{cases}$$
(3.1)

Siguiendo las ideas básicas y la estructura del modelamiento matemático de poblaciones biológicas [12, 15, 23, 66, 11], la dinámica de la población se lleva a cabo bajo los siguientes supuestos.

• La población total N(t) se divide en tres subpoblaciones: población de presas prerecluta x(t) (huevos, larvas y/o juveniles de la especie presa), población de

presas explotable y(t) (adultos de la especie presa) y población de depredadores z(t).

- La fuente de alimento de la población de presas se considera ilimitada.
- Los depredadores dependen de las presas como su fuente de alimento. En este sentido, la fecundidad y la reproducción de los depredadores depende de la cantidad y calidad de alimento. Por tanto, se asume que en ausencia de presas, la población de depredadores desaparecerá.
- El parámetro δ representa la *tasa de reproducción* de la población de presas explotable. Solamente los adultos son lo suficientemente maduros para reproducirse.
- La población de presas prerecluta ocupa zonas de cría donde las presas adultas no tienen presencia en una cantidad considerable. Esto es, el reclutamiento de la especie presa implica una migración al área de explotación desde las zonas de cría [11].
- Los individuos de la población presa prerecluta que sobrevivan pasarán de la fase prerecluta a la fase posrecluta, integrándose en la población de presas explotable. La tasa de reclutamiento de la especie presa γ , se considera proporcional al número total de presas reclutas R, esto es, $\gamma = cR$. La constante de proporcionalidad c se asume igual a 1 por simplicidad, como en el modelo previo.
- El número total de presas reclutas depende solamente del tamaño de la población de presas prerecluta. En este contexto, la forma de la relación poblaciónreclutamiento de Beverton-Holt [11] se considera para establecer el número de presas reclutas R en términos de la población de presas prerecluta, como sigue:

$$R = \frac{\alpha \cdot x(t)}{\beta + x(t)}$$

- El parámetro α representa el máximo número de presas reclutas producido, o reclutamiento máximo [37].
- El parámetro β representa la población necesaria para producir (en promedio) un reclutamiento igual a $\alpha/2$ [37].

- La constante η representa el *coeficiente de depredación*.
- La constante κ representa la conversión eficiente de presas en depredadores [12].
- El parámetro μ_1 representa la *tasa de mortalidad natural de la especie presa*, asumida igual para ambas subpoblaciones: presa prerecluta y presa explotable.
- El parámetro μ_2 representa la *tasa de mortalidad natural de la especie depredadora.*
- Los parámetros q_1 y q_2 son llamados *coeficientes de capturabilidad* de la población de presas explotable y de la población de depredadores respectivamente. Este coeficiente es una medida de la habilidad para capturar individuos de cada población. Cuanto más eficiente sea el arte de captura (o pesca), mayor es el valor de q [79].
- Los parámetros E_1 y E_2 representan los *esfuerzos de captura* de la población de presas explotable y de la población de depredadores, respectivamente (o esfuerzos de pesca, es decir, el número de barcos, días de embarcación, etc. [79, 18]).
- Los parámetros F_1 y F_2 representan las tasas de mortalidad por captura (o tasa de mortalidad por pesca [79, 18]) de las poblaciones de presas explotable y de depredadores, respectivamente, las cuales se asumen proporcionales a los esfuerzos de captura y están dadas por las relaciones $F_1 = q_1 \cdot E_1$ y $F_2 = q_2 \cdot E_2$.
- Las tasas de mortalidad total de las presas y los depredadores están representadas por $\mu_1 + F_1$ y $\mu_2 + F_2$, respectivamente [79].
- Una distribución homogénea de las tres poblaciones es asumida. Es decir, cada individuo de la especie presa tiene la misma probabilidad de ser depredado, cada prerecluta presa tiene la misma probabilidad de ser reclutado, cada adulto presa tiene la misma probabilidad de ser capturado y cada depredador tiene la misma probabilidad de ser capturado.

Bajo los supuestos anteriores, el diagrama de la Figura 3.1 representa la dinámica de una especie migratoria de dos etapas con captura y depredación.

Todos los parámetros en el modelo (3.1) son no negativos con el fin de que tengan un significado biológico. Es fácil probar que el sistema (3.1) está bien planteado, porque, si la condición inicial (x(0), y(0), z(0)) está en la región $\Omega = \{(x, y, z)/x \geq$



Figura 3.1: Dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con depredación y captura.

 $0, y \ge 0, z \ge 0$ }, entonces las soluciones estarán definidas para todo tiempo $t \ge 0$ y permanecerán en esta región. Esto se puede ver mediante el análisis de la dirección del flujo del sistema (3.1) en la frontera de Ω . En primer lugar, nótese que el origen de coordenadas (0,0,0) es un punto de equilibrio. Ahora, obsérvese que cualquier solución con condición inicial x(0) > 0, y(0) = 0, z(0) = 0 implica que en el eje $x: \dot{x} < 0, \dot{y} > 0$ y $\dot{z} = 0$. Similarmente, cualquier solución con condición inicial x(0) = 0, y(0) > 0, z(0) = 0 implica que en el eje $y: \dot{x} > 0, \dot{y} < 0$ y $\dot{z} = 0$. Del mismo modo, cualquier solución con condición inicial x(0) = 0, y(0) = 0, z(0) > 0implica que el el eje $z: \dot{x} = 0, \dot{y} = 0$ y $\dot{z} < 0$. Así, en virtud de la unicidad de la trayectoria que pasa por cada punto, esto indica que cualquier trayectoria que pasa a través de la frontera de Ω , se dirige hacia el interior de Ω . Por tanto, cualquier trayectoria que comienza en Ω , permanecerá completamente contenida en Ω para todo $t \ge 0$. Por consiguiente, la región Ω es un conjunto invariante positivo para el sistema (3.1). En consecuencia, se considerará éste como el espacio de estados de este sistema.

3.3. Estudio analítico y numérico del modelo

A continuación, se estudia la existencia y estabilidad de los puntos de equilibrio del sistema (3.1) en función de los parámetros poblacionales. Este análisis permite estudiar diferentes escenarios acerca de la evolución de una población migratoria de dos etapas con captura y depredación. Con el fin de hacer esto, se considerarán los siguientes parámetros umbrales:

$$\mathcal{R} = \frac{(\mu_1 + F_1)}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha} \right) \tag{3.2}$$

у

$$C = \frac{\mu_1(\mu_1 + F_1)(\mu_2 + F_2)(\delta - (\mu_1 + F_1))}{\kappa\alpha\delta(\delta - F_1)}.$$
(3.3)

Puntos de equilibrio del modelo

Proposición 3.3.1. El sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio trivial $P_1^* = (0,0,0)$, un punto de equilibrio de la forma $P_2^* = (x_2^*, y_2^*, 0)$ con x_2^*, y_2^* no nulos, y a lo sumo tres puntos de equilibrio de la forma $P_3^* = (x_3^*, y_3^*, z_3^*)$ con x_3^*, y_3^*, z_3^* no nulos.

Demostración. Sean (x_i^*, y_i^*, z_i^*) los puntos de equilibrio del sistema (3.1), esto es, los estados de equilibrio tales que $\dot{x}(t) = 0$, $\dot{y}(t) = 0$, $\dot{z}(t) = 0$ para todo $t \ge 0$.

Resolviendo el correspondiente sistema de ecuaciones no lineales, se obtiene un punto de equilibrio trivial

$$(x_1^*, y_1^*, z_1^*) = (0, 0, 0);$$

un equilibrio de la forma $P_2^* = (x_2^*, y_2^*, 0)$ dado por

$$x_{2}^{*} = \frac{\alpha\delta}{\mu_{1}(\mu_{1} + F_{1})} \left(1 - \frac{(\mu_{1} + F_{1})}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_{1}\beta}{\alpha} \right) \right),$$
$$y_{2}^{*} = \frac{\alpha\delta}{(\mu_{1} + F_{1})(\delta - (\mu_{1} + F_{1}))} \left(1 - \frac{(\mu_{1} + F_{1})}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_{1}\beta}{\alpha} \right) \right);$$

y un equilibrio de la forma $P_3^* = (x_3^*, y_3^*, z_3^*)$ dado por

$$y_3^* = \frac{(\mu_2 + F_2)}{\kappa} - x_3^*,$$

$$z_3^* = \frac{1}{\eta} \left(\frac{\kappa \alpha x_3^*}{((\mu_2 + F_2) - \kappa x_3^*)(x_3^* + \beta)} - (\mu_1 + F_1) \right),$$

donde x_3^\ast corresponde a las raíces del polinomio de tercer grado

$$A(x_3^*)^3 + B(x_3^*)^2 + C(x_3^*) + D = 0, (3.4)$$

con

$$A = \kappa(\delta - F_1),$$

$$B = \beta \kappa(\delta - F_1) - (\mu_2 + F_2)(2\delta - F_1),$$

$$C = \left(\frac{\mu_2 + F_2}{\kappa}\right) \left(\delta(\mu_2 + F_2) - \beta \kappa(2\delta - F_1) - \alpha \kappa\right),$$

$$D = \frac{\delta\beta}{\kappa} (\mu_2 + F_2)^2.$$

A partir de esto, se sigue que el sistema (3.1) tiene a lo sumo tres puntos de equilibrio de la forma $P_3^* = (x_3^*, y_3^*, z_3^*)$.

Proposición 3.3.2. El sistema (3.1) tiene el punto de equilibrio $P_1^* = (0, 0, 0)$ en Ω para todos los valores de los parámetros; mientras que solamente si $\mathcal{R} < 1$, el punto de equilibrio de la forma $P_2^* = (x_2^*, y_2^*, 0)$ está en Ω .

Demostración. Es obvio que el punto de equilibrio trivial pertenece a Ω para todos los valores de los parámetros. Por otra parte, el punto de equilibrio de la forma $P_2^* = (x_2^*, y_2^*, 0)$ pertenece a Ω dependiendo de el valor del parámetro umbral \mathcal{R} , como se demuestra a continuación.

Si $\mathcal{R} < 1$, entonces $\frac{\delta}{\mu_1 + F_1} > 1$, y por consiguiente $\delta - (\mu_1 + F_1) > 0$. Por tanto, observando las coordenadas del punto de equilibrio P_2^* , se deduce que

$$x_2^*, y_2^* > 0.$$

Si
$$\mathcal{R} = 1$$
, entonces $P_2^* = P_1^* = (0, 0, 0)$, dado que $(\frac{\delta}{\mu + qE} - \frac{\mu\beta}{\alpha} - 1) = 0$.
Si $\mathcal{R} > 1$, entonces $x_2^* < 0$, puesto que $\frac{\alpha\delta}{\mu_1(\mu_1 + F_1)} > 0$. Por tanto, $P_2^* = (x_2^*, y_2^*, 0) \notin \Omega$.

Así, solo si $\mathcal{R} < 1$, existe un punto de equilibrio de la forma $(x_2^*, y_2^*, 0)$ en Ω . \Box

Observación 3.3.1. Obsérvese que es biológicamente coherente que uno de los equilibrios del sistema para cualquier valor de los parámetros sea la extinción de las especies porque, en tal caso, dichas especies desaparecen, y por tanto, el sistema no evoluciona nunca más.

Un punto de equilibrio de la forma $P_3^* = (x_3^*, y_3^*, z_3^*)$ también pertenece a Ω dependiendo del valor del parámetro umbral \mathcal{R} . Para comprobar esto, es necesario obtener la expresión de x_3^* en términos de los parámetros del sistema (3.1), esto

Cuadro 3.1: Casos simulados numéricamente con los respectivos valores para cada parámetro del sistema (3.1).

| Casos simulados | α | β | δ | κ | η | μ_1 | μ_2 |
|-----------------|----------|---------|----------|----------|--------|---------|---------|
| Caso I | 4 | 8 | 5 | 0.05 | 0.5 | 0.63 | 0.2132 |
| Caso II | 5 | 15 | 5 | 0.05 | 0.5 | 0.63 | 0.2132 |
| Caso III | 8 | 25 | 10 | 0.05 | 0.5 | 0.63 | 0.2132 |

Cuadro 3.2: Análisis numérico de los puntos de equilibrio que están en la región Ω para cada sistema de la forma (3.1) cuando $\mathcal{R} > 1$, $\mathcal{R} = 1$, $1 - \mathcal{C} < \mathcal{R} < 1$, $\mathcal{R} = 1 - \mathcal{C}$ y $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$. Aquí, 1 indica que el equilibrio está en Ω , 0 significa que el punto de equilibrio está en el exterior de Ω , y el signo – indica que el sistema no tiene puntos de equilibrio de la forma respectiva. Esto corresponde a la consolidación de los resultados obtenidos en todas las simulaciones.

| Existencia | $\mathcal{R} > 1$ | $\mathcal{R} = 1$ | $1 - \mathcal{C} < \mathcal{R} < 1$ | $\mathcal{R} = 1 - \mathcal{C}$ | $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$ |
|----------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| (0, 0, 0) | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| $(x_2^*, y_2^*, 0)$ | 0 | | 1 | 1 | 1 |
| $(x_{31}^*, y_{31}^*, z_{31}^*)$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $(x_{32}^*, y_{32}^*, z_{32}^*)$ | 0 | 0 | 0 | | 1 |
| $(x_{33}^*, y_{33}^*, z_{33}^*)$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

es, se requiere resolver el polinomio (3.4). Sin embargo, las expresiones de las raíces de este polinomio en términos de los parámetros del sistema son muy complejas, lo que dificulta su estudio analítico. Por esta razón, el estudio de estos puntos de equilibrio se llevó a cabo mediante simulación numérica con el Toolbox de Matemática Simbólica de MATLAB.

Para el análisis numérico, la función *clasdtri.m* del software SDamala Toolbox [3] desarrollado en MATLAB, es usada. Esta función permite obtener y clasificar los puntos de equilibrio de un sistema de tres ecuaciones diferenciales y estos resultados se muestran en un archivo de texto. Esta función se modificó para devolver los puntos de equilibrio y la estabilidad de cada uno de ellos. La función es llamada en un script de MATLAB *n*-veces en cada simulación, lo cual consiste en variar solamente los valores de los parámetros F_1 y F_2 en el intervalo [0.001, 3] con un incremento de 0.01, y de esta manera se toman todas las posibles combinaciones de valores de estos parámetros. La Tabla 3.1 muestra los casos simulados con un total de 13.726.202 sistemas diferentes de la forma (3.1) en cada caso. A partir del análisis numérico, se puede deducir que el sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio de la forma $P_3^* = (x_3^*, y_3^*, z_3^*)$ en Ω solamente cuando $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$, véase Tabla 3.2.

Por otra parte, si $\mathcal{R} \geq 1$, el único punto de equilibrio en Ω es el punto de equilibrio trivial $P_1^* = (0, 0, 0)$. Para mostrar esto, se distinguen dos casos:

- $\underline{\mathcal{R} > 1}$: Las simulaciones numéricas muestran que, en este caso, el sistema (3.1) no tiene puntos de equilibrio de la forma P_3^* en Ω (ver Tabla 3.2). Estas simulaciones muestran que los puntos de equilibrio de esta forma permanecen en el exterior de la región Ω .
- $\underline{\mathcal{R}} = 1$: Las simulaciones numéricas muestran que, en este caso, el sistema (3.1) no tiene puntos de equilibrio de la forma P_3^* en Ω . Por lo tanto, solamente el punto de equilibrio trivial pertenece a la región Ω .

Por tanto, si $\mathcal{R} \geq 1$, biológicamente esto implica que la especie se extinguirá. Debido a eso, a partir de ahora, se llamará a este equilibrio el *punto de equilibrio de* extinción

Análisis de estabilidad

Proposición 3.3.3. Si $\mathcal{R} > 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción P_1^* es localmente asintóticamente estable, mientras que si $\mathcal{R} < 1$, es inestable.

Demostración. Calculando la matriz Jacobiana del sistema (3.1), evaluada en el punto de equilibrio trivial P_1^* , se obtiene

$$J(P_1^*) = \begin{pmatrix} -\frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha}\right) & \delta & 0\\ \frac{\alpha}{\beta} & -(\mu_1 + F_1) & 0\\ 0 & 0 & -(\mu_2 + F_2) \end{pmatrix}$$

En este caso, los valores propios son

$$\lambda_{1} = -(\mu_{2} + F_{2})$$

$$\lambda_{2} = \frac{-\left(\frac{\alpha}{\beta}\left(1 + \frac{\mu_{1}\beta}{\alpha}\right) + (\mu_{1} + F_{1})\right) + \sqrt{\Delta}}{2}$$

$$\lambda_{3} = \frac{-\left(\frac{\alpha}{\beta}\left(1 + \frac{\mu_{1}\beta}{\alpha}\right) + (\mu_{1} + F_{1})\right) - \sqrt{\Delta}}{2}$$

donde

$$\begin{split} \Delta &= \left(\frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha}\right) + (\mu_1 + F_1)\right)^2 + \frac{4\alpha\delta}{\beta} (1 - \mathcal{R}) \\ &= \left(\frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha}\right) + (\mu_1 + F_1)\right)^2 + \frac{4\alpha\delta}{\beta} \left(1 - \frac{(\mu_1 + F_1)}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha}\right)\right) \\ &= \left(\frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha}\right) - (\mu_1 + F_1)\right)^2 + 4\frac{\alpha\delta}{\beta} > 0. \end{split}$$

Es fácil ver que $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_3 < 0$.

Con el fin de analizar el signo de λ_2 , se distinguen dos casos:

• $\underline{\mathcal{R}} > 1$: En este caso, se tiene que

$$\left(\frac{\alpha}{\beta}\left(1+\frac{\mu_1\beta}{\alpha}\right)+(\mu_1+F_1)\right)^2 > \Delta,$$

lo cual implica que

$$\left| \left(\frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha} \right) + (\mu_1 + F_1) \right) \right| > |\sqrt{\Delta}|,$$

y por tanto, $\lambda_2 < 0$.

• $\underline{\mathcal{R} < 1}$: Nótese, para este caso, que

$$\left(\frac{\alpha}{\beta}\left(1+\frac{\mu_1\beta}{\alpha}\right)+(\mu_1+F_1)\right)^2<\Delta,$$

lo cual implica que

$$\left| \left(\frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha} \right) + (\mu_1 + F_1) \right) \right| < |\sqrt{\Delta}|,$$

y por tanto, $\lambda_2 > 0$.

En consecuencia, el punto de equilibrio de extinción P_1^* es localmente asintóticamente estable si $\mathcal{R} > 1$ e inestable si $\mathcal{R} < 1$.

Además, se ha logrado probar que el punto de extinción es globalmente asintóticamente estable si $\mathcal{R} \geq 1$, como se muestra en el siguiente teorema.

Teorema 3.3.1. Si $\mathcal{R} \geq 1$, entonces el punto de equilibrio de extinción P_1^* es globalmente asintóticamente estable.

Demostración. Denótese a la función que define el sistema (3.1) por F(x(t), y(t), z(t)). Esto es, el sistema (3.1) puede ser expresado como

$$(x'(t), y'(t), z'(t)) = F(x(t), y(t), z(t)).$$

En este punto, se puede considerar la función $V:\Omega\to\mathbb{R}_+$ definida por

$$V(t) = V(x(t), y(t), z(t)) = \frac{x(t) + \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha}\right) y(t)}{\mu_1 + F_1}.$$

Esta función $V\in \mathcal{C}^1(\Omega)$ y el producto escalar $\nabla V(x,y,z)\cdot F(x,y,z)$ está dado por

$$\nabla V(x, y, z) \cdot F(x, y, z) = Ax + By + Cz, \qquad (3.5)$$

donde

$$A = \left(\frac{\frac{\mu_1\beta}{\beta+x} - \mu_1}{\mu_1 + F_1}\right),$$

$$B = \frac{\delta}{(\mu_1 + F_1)} \left(1 - \frac{(\mu_1 + F_1)}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_1\beta}{\alpha}\right)\right),$$

$$C = -\frac{\eta}{(\mu_1 + F_1)} \left(x + \left(1 + \frac{\mu_1\beta}{\alpha}\right)y\right).$$

Teniendo en cuenta que todos los parámetros que aparecen son mayores que 0, todas las variables que aparecen son mayores o iguales que 0, y que

$$\frac{\mu_1\beta}{\beta+x} - \mu_1 \le 0,$$

у

$$-\frac{\eta}{(\mu_1 + F_1)} \left(x + \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha} \right) y \right) \le 0,$$

entonces $Ax \leq 0$ y $Cz \leq 0$.

Por otra parte, puesto que, por hipótesis $\mathcal{R} \geq 1$, entonces

$$1 - \frac{(\mu_1 + F_1)}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha} \right) \le 0,$$

esto es, se tiene que $By \leq 0$.

Por tanto, $\nabla V(x, y) \cdot F(x, y) \leq 0$ y, consecuentemente, el teorema de Lyapunov-LaSalle garantiza la estabilidad global del punto de equilibrio de extinción P_1^* si $\mathcal{R} \geq 1$.

Observación 3.3.2. Obsérvese que este resultado es importante desde el punto de vista biológico, puesto que significa que, bajo cualquier combinación de los parámetros dando $\mathcal{R} \geq 1$, entonces, para cualquier población inicial, ambas especies (presas y depredadores) están en peligro y se extinguirán. Esto permite inferir que sería muy importante regular las actividades de captura (pesca o caza) con el fin de nunca tener $\mathcal{R} \geq 1$. Nótese que \mathcal{R} no depende de F_2 (la mortalidad por captura de la especie depredadora), pero depende de F_1 (la mortalidad por captura de la especie presa). En consecuencia, con el fin de prevenir la extinción de ambas especies es necesario regular el esfuerzo de captura ejercido sobre la especie presa.

Proposición 3.3.4. Si $1 - C < \mathcal{R} < 1$, el punto de equilibrio P_2^* es localmente asintóticamente estable; y si $\mathcal{R} < 1 - C$, entonces es inestable.

Este punto de equilibrio será denominado punto de equilibrio de extinción de la especie depredador.

Demostración. Calculando la matriz Jacobiana del sistema (3.1), evaluada en el punto de equilibrio P_2^* , se obtiene

$$J(P_2^*) = \begin{pmatrix} J(P_2^*)_{11} & \delta & J(P_2^*)_{13} \\ J(P_2^*)_{21} & -(\mu_1 + F_1) & J(P_2^*)_{23} \\ 0 & 0 & J(P_2^*)_{33} \end{pmatrix}$$

 ${\rm donde}$

$$\begin{split} J(P_2^*)_{11} &= -\frac{\beta}{\alpha} \left(\frac{\mu_1 \left(\mu_1 + F_1 \right)}{\delta - \left(\mu_1 + F_1 \right)} \right)^2 - \mu_1, \\ J(P_2^*)_{13} &= -\frac{\eta \alpha \delta (1 - \mathcal{R})}{\mu_1 (\mu_1 + F_1)}, \\ J(P_2^*)_{21} &= \frac{\beta}{\alpha} \left(\frac{\mu_1 \left(\mu_1 + F_1 \right)}{\delta - \left(\mu_1 + F_1 \right)} \right)^2, \\ J(P_2^*)_{23} &= -\frac{\eta \alpha \delta \left(1 - \mathcal{R} \right)}{(\mu_1 + F_1) \left(\delta - \left(\mu_1 + F_1 \right) \right)}, \\ J(P_2^*)_{33} &= \frac{\kappa \alpha \delta \left(\delta - F_1 \right)}{\mu_1 \left(\mu_1 + F_1 \right) \left(\delta - \left(\mu_1 + F_1 \right) \right)} \left(1 - \mathcal{C} - \mathcal{R} \right). \end{split}$$

En este caso, los valores propios son

$$\lambda_{1} = \frac{\kappa \alpha \delta \left(\delta - F_{1}\right)}{\mu_{1} \left(\mu_{1} + F_{1}\right) \left(\delta - (\mu_{1} + F_{1})\right)} \left(1 - C - \mathcal{R}\right)$$
$$\lambda_{2} = \frac{-\left((A + \mu_{1}) + (\mu_{1} + F_{1})\right) + \sqrt{\Delta}}{2}$$
$$\lambda_{3} = \frac{-\left((A + \mu_{1}) + (\mu_{1} + F_{1})\right) - \sqrt{\Delta}}{2}$$

donde

$$A = \frac{\beta}{\alpha} \left(\frac{\mu_1 \left(\mu_1 + F_1 \right)}{\delta - \left(\mu_1 + F_1 \right)} \right)^2$$

у

$$\Delta = ((A + \mu_1) + (\mu_1 + F_1))^2 - 4 ((A + \mu_1) (\mu_1 + F_1) - \delta A)$$

= $((A + \mu_1) - (\mu_1 + F_1))^2 + 4\delta A.$

Puesto que A > 0, entonces $\Delta > 0$. Así, se deduce que $\lambda_3 < 0$. Por otra parte, ya que $\mathcal{R} < 1$, se tiene

$$\frac{(\mu_1 + F_1)}{\delta} \left(1 + \frac{\mu_1 \beta}{\alpha} \right) < 1,$$

o lo mismo

$$\frac{\beta}{\alpha} \left(\frac{\mu_1 \left(\mu_1 + F_1 \right)}{\delta - \left(\mu_1 + F_1 \right)} \right) < 1,$$

lo cual es equivalente a

$$A\left(\frac{\delta - (\mu_1 + F_1)}{\mu_1 (\mu_1 + F_1)}\right) < 1,$$

y conduce a

$$(A + \mu_1)(\mu_1 + F_1) - \delta A > 0.$$

Por tanto, se deduce que

$$((A + \mu_1) + (\mu_1 + F_1))^2 > \Delta,$$

lo cual implica que

$$|(A + \mu_1) + (\mu_1 + F_1)| > |\sqrt{\Delta}|,$$

y consecuentemente $\lambda_2 < 0$.

Finalmente, puesto que $\mathcal{R} < 1$, entonces $\frac{\delta}{\mu_1 + F_1} > 1$, y por tanto, $\delta - (\mu_1 + F_1) > 0$ lo cual implica que $\delta - F_1 > 0$, y también que $\mathcal{C} > 0$.

Así, con el fin de analizar el signo de λ_1 , se distinguen dos casos:

- $\underline{1 C < \mathcal{R} < 1}$: En este caso, es fácil verificar que $\lambda_1 < 0$. Por lo tanto, el punto de equilibrio P_2^* es localmente asintóticamente estable. En esta situación, cualquier (tamaño de) población inicial lo suficientemente cerca a P_2^* va a evolucionar hacia la extinción de la población de depredadores.
- $\underline{\mathcal{R}} < 1 \underline{\mathcal{C}}$: En este caso, es fácil ver que $\lambda_1 > 0$. Por tanto P_2^* es inestable.

Observación 3.3.3. Obsérvese que este resultado también es biológicamente significativo. Si $1 - C < \mathcal{R} < 1$ entonces existen dos puntos de equilibrio P_1^* y P_2^* en Ω , pero P_1^* es inestable (Proposición 3.3.3) y P_2^* es localmente asintóticamente estable (Proposición 3.3.4). Por tanto, si $1 - C < \mathcal{R} < 1$, cualquier (tamaño de) población inicial lo suficientemente cercana a P_2^* evolucionará hacia la extinción de la población de depredadores. Ello permite inferir que sería muy importante regular las actividades de captura con el fin de nunca tener $1 - C < \mathcal{R} < 1$, para prevenir la extinción de la especie depredador.

Por otra parte, las simulaciones numéricas proporcionan evidencia de que un equilibrio de la forma P_3^* está en la región Ω y es localmente asintóticamente estable solo cuando $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$, ver Tabla 3.2 y Tabla 3.3.

Un punto de equilibrio de la forma P_3^* que está en la región Ω será denominado punto de estabilidad ecológica.

Cuadro 3.3: Análisis numérico de la estabilidad asintótica local de los puntos de equilibrio de la forma P_3^* del sistema (3.1). Aquí, 1 indica que el punto de equilibrio es localmente asintóticamente estable, mientras que 0 significa que el punto de equilibrio es inestable. Esto corresponde a la consolidación de los resultados obtenidos en todas las simulaciones.

| Estabilidad | $\mathcal{R} > 1$ | $\mathcal{R} = 1$ | $1 - \mathcal{C} < \mathcal{R} < 1$ | $\mathcal{R} = 1 - \mathcal{C}$ | $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$ |
|----------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| $(x_{31}^*, y_{31}^*, z_{31}^*)$ | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| $(x_{32}^*, y_{32}^*, z_{32}^*)$ | 0 | 0 | 0 | | 1 |
| $(x_{33}^*, y_{33}^*, z_{33}^*)$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Observación 3.3.4. Obsérvese que cuando $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$ el comportamiento del sistema tiene un significado biológico importante, puesto que en este caso un equilibrio de la forma P_3^* pertenece a Ω y es localmente asintoticamente estable. Por tanto, bajo la condición $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$, se puede decir que hay estabilidad ecológica local, esto es, cualquier (tamaño de) población inicial lo suficientemente cercana al equilibrio P_3^* tiende a ser estable, permitiendo así la coexistencia de ambas especies (presas y depredadores).

Corolario 3.3.1. Para el sistema (3.1), se tiene que:

- (i) Si R > 1, existen cinco puntos de equilibrio: P₁* en Ω, P₂* en el exterior de Ω, y tres puntos de equilibrio de la forma P₃* en el exterior de Ω. En este contexto, P₁* es globalmente asintóticamente estable en Ω, P₂* es inestable, un equilibrio de la forma P₃* es localmente asintóticamente estable y los otros dos de esta forma son inestables.
- (ii) Si $\mathcal{R} = 1$, existen cuatro puntos de equilibrio: P_1^* en Ω y tres puntos de equilibrio de la forma P_3^* en el exterior de Ω . En esta situación, P_1^* es un punto de equilibrio no hiperbólico, el cual es globalmente asintóticamente estable, un equilibrio de la forma P_3^* es localmente asintóticamente estable y los otros dos de esta forma son inestables.
- (iii) Si $1 C < \mathcal{R} < 1$, existen cinco puntos de equilibrio: P_1^* en Ω , P_2^* en Ω , y tres puntos de equilibrio de la forma P_3^* en el exterior de Ω . En este caso, P_1^* es inestable, P_2^* localmente asintóticamente estable, un punto de equilibrio de la forma P_3^* es localmente asintóticamente estable y otros dos de esta forma son inestables.

- (iv) Si $\mathcal{R} = 1 \mathcal{C}$, existen cuatro puntos de equilibrio: P_1^* en Ω , P_2^* en Ω , y dos puntos de equilibrio de la forma P_3^* en el exterior de Ω . En este contexto, P_1^* es inestable, P_2^* es un punto de equilibrio no hiperbólico, el cual es localmente asintóticamente estable, un punto de equilibrio de la forma P_3^* es localmente asintóticamente estable y otro de esta forma es inestable.
- (v) Si $\mathcal{R} < 1-\mathcal{C}$, existen cinco puntos de equilibrio: P_1^* en Ω , P_2^* en Ω , un punto de equilibrio de la forma P_3^* en Ω , y dos puntos de equilibrio de la forma P_3^* en el exterior de Ω . En este caso, P_1^* y P_2^* son inestables, un punto de equilibrio de la forma P_3^* es localmente asintóticamente estable en Ω , un punto de equilibrio de la forma P_3^* es localmente asintóticamente estable en el exterior de Ω , y otro de esta forma es inestable.

Por tanto, el sistema (3.1) experimenta dos bifurcaciones transcríticas en los valores de los parámetros $\mathcal{R} = 1$ y $\mathcal{R} = 1 - \mathcal{C}$.

La Figura 3.2 representa el diagrama de bifurcación del sistema (3.1).



Figura 3.2: El sistema (3.1) experimenta dos bifurcaciones transcríticas en los valores de los parámetros $\mathcal{R} = 1$ y $\mathcal{R} = 1 - \mathcal{C}$.

Observación 3.3.5. Obsérvese que ambas bifurcaciones locales [5] en el sistema no tienen sentido biológico porque no se dan dentro de Ω .

3.4. Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales

En esta sección, se simulan diferentes escenarios posibles con el fin de verificar el efecto que algunos parámetros relevantes tienen en la dinámica de una población migratoria de dos etapas en un ambiente con depredadores y factor captura. Esto, como ya se apuntó en el capítulo anterios, es importante desde un punto de vista de la biología y la pesca ya que es posible diseñar estrategias para el control y sostenibilidad de esta población.

Los siguientes escenarios son calculados para verificar la validez de los resultados teóricos obtenidos en la sección previa.

El primer escenario es cuando ambas especies, presas y depredadores, se extinguen (ecosistema en peligro de extinción) con $\mathcal{R} > 1$. Un segundo escenario resulta cuando solamente se extingue la especie depredadora (depredadores en peligro de extinción) con $1 - \mathcal{C} < \mathcal{R} < 1$. Finalmente, un tercer escenario ocurre cuando ambas poblaciones, presas y depredadores, tienden a ser estables (estabilidad ecológica) con $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$. Para estas simulaciones, se han usado estadísticas de algunos de los parámetros poblacionales de tres especies de peces migratorios en Colombia: *Prochilodus magdalenae, Prochilodus mariae* y *Pseudoplatystoma fasciatum*. De la misma manera que en el capitulo 2, los parámetros obtenidos a partir de publicaciones de investigaciones realizadas sobre estas especies [20, 72], son aquellos relacionados con la mortalidad natural y la mortalidad por captura. Mientras que la estimación de los demás parámetros poblacionales se hizo de forma aleatoria debido a la ausencia de publicaciones al respecto.

Por otra parte, es importante recordar que dada la dificultad de medir el tamaño de la población real de los recursos pesqueros, las predicciones sobre el comportamiento de estas especies se hacen tradicionalmente en función de sus capturas. En este sentido, así como en el capítulo 2, tanto para el modelo propuesto aquí como para las investigaciones biológicas realizadas sobre estos recursos pesqueros, las capturas se consideran proporcionales al tamaño de la población. Teniendo en cuenta todo esto, se puede inferir que los diferentes estados de equilibrio obtenidos teóricamentes son coherentes con las posibles situaciones en las que estas especies de peces se pueden encontrar.

3.4.1. Ecosistema en peligro de extinción

Para llevar a cabo las simulaciones numéricas, se han tenido en cuenta los parámetros poblacionales establecidos para *Prochilodus magdalenae* y *Pseudoplatys-toma fasciatum* en la cuenca del Magdalena en Colombia en 2006. A partir de ellos, se tiene que, para el *Prochilodus magdalenae*, la mortalidad natural (μ_1) es 0.897 y la mortalidad por pesca (F_1) es 3.65 [20]; y para el *Pseudoplatystoma fasciatum*, la mortalidad natural (μ_2) es 0.458 y la mortalidad por pesca (F_2) es 1.012 [20]. En este caso, se tomaron los valores de los parámetros $\delta = 5$, $\alpha = 4$, $\beta = 8$, $\eta = 0.5$ y $\kappa = 0.05$. Nótese que, cuando $\mathcal{R} > 1$, por los resultados teóricos, las poblaciones se extinguirán, como sucede en la simulación (ver Figura 3.3(a)).

Este resultado coincide con el estado de los recursos pesqueros *Prochilodus mag*dalenae y *Pseudoplatystoma fasciatum*, en la cuenca del Magdalena en Colombia en 2006, donde los informes de captura muestran una marcada disminución de ambas especies comparados con informes previos [20]. Debido al decrecimiento en su captura, estas especies han sido clasificadas como especies en peligro crítico en Colombia [20, 64].

3.4.2. Depredadores en peligro de extinción

Con el fin de realizar las simulaciones numéricas, se han tomado en cuenta los parámetros poblacionales establecidos en resultados de investigación sobre el estado de la pesca, en la región del Orinoco en Colombia, del *Prochilodus mariae* durante el periodo de 2005 a 2008 y del *Pseudoplatystoma fasciatum* en 2006. A partir de ellos, se tiene que, para el *Prochilodus mariae* la tasa de mortalidad total ($\mu_1 + F_1$) es 1.38 y la mortalidad por pesca (F_1) es 0.75 [72]; y para el *Pseudoplatystoma fasciatum*, la mortalidad total ($\mu_2 + F_2$) es 0.622, la mortalidad natural (μ_2) es 0.2132 y la mortalidad por pesca (F_2) es 0.4088 [20]. En este caso, se toman los valores de los parámetros $\delta = 5$, $\alpha = 4$, $\beta = 8$, $\eta = 0.5$ y $\kappa = 0.05$, como en el caso previo. Nótese que, cuando $1 - C < \mathcal{R} < 1$, por resultados teóricos, la población de depredadores debe extinguirse, como ocurre en la simulación (ver Figura 3.3(b)).

Este resultado coincide con el estado de los recursos pesqueros *Prochilodus mariae* y *Pseudoplatystoma fasciatum*, en la region del Orinoco en Colombia para el periodo desde 2005 al 2008, y 2006 respectivamente. Para el *Prochilodus mariae* se predijo que este recurso no está en un nivel de sobrepesca, lo que significa que su explotación está en una medida aceptable. Así, manteniendo el nivel de esfuerzo y conservando el ecosistema que habita, la especie será sostenible en el tiempo [72]. Sin embargo, los informes de captura del *Pseudoplatystoma fasciatum* muestran un



3.4 Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales

Figura 3.3: Simulaciones Numéricas. Para todos los casos se simuló con los valores de los parámetros poblacionales: $\delta = 5$, $\alpha = 4$, $\beta = 8$, $\eta = 0.5$ y $\kappa = 0.05$. (a) Ecosistema en peligro de extinción, $\mathcal{R} > 1$, con $\mu_1 = 0.897$, $F_1 = 3.65$, $\mu_2 = 0.458$, $F_2 = 1.012$, y $\mathcal{R} = 2.54$. (b) Depredadores en peligro de extinción, $1 - \mathcal{C} < \mathcal{R} < 1$, con $\mu_1 = 0.63$, $F_1 = 0.75$, $\mu_2 = 0.2132$, $F_2 = 0.4088$, $1 - \mathcal{C} = 0.54$ y $\mathcal{R} = 0.62$. (c) Estabilidad ecológica, $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C} < 1$, con $\mu_1 = 0.63$, $F_1 = 0.45$, $\mu_2 = 0.2132$, $F_2 = 0.4088$, $1 - \mathcal{C} = 0.54$ y $\mathcal{R} = 0.25$, $1 - \mathcal{C} = 0.73$ y $\mathcal{R} = 0.49$.

(c) $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C} < 1$

marcado decrecimiento de la especie comparado con los informes previos [20]. Debido al decrecimiento en sus capturas, esta especie ha sido clasificada como una especie en peligro crítico en Colombia [20, 64].

3.4.3. Estabilidad ecológica

Para realizar las simulaciones numéricas en este caso, se han tenido en cuenta los parámetros poblacionales establecidos en resultados de investigación sobre el estado de la pesca de *Prochilodus mariae* y *Pseudoplatystoma fasciatum* en la región del

Orinoco en Colombia, como en los casos previos. Sin embargo, se ha asumido una reducción en el esfuerzo de pesca ejercido sobre ambas especies, de tal manera que ahora $F_1 = 0,45$ y $F_2 = 0,25$. Los demás parámetros poblacionales toman los mismos valores que en los casos previos. Nótese que cuando $\mathcal{R} < 1 - \mathcal{C}$ ambas poblaciones del ecosistema, presas y depredadores, tienden a ser estables, como ocurre en la simulación (ver Figura 3.3(c)).

Estos resultados son de gran importancia desde el punto de vista de la investigación pesquera, ya que, con la reducción del esfuerzo pesquero ejercido sobre ambas especies consideradas (presas y depredadores) y la conservación de los ecosistemas que habitan, éstas serán sostenibles en el tiempo.

Capítulo 4

Dinámica poblacional de un sistema presa-depredador con reclutamiento y captura en ambas especies

En este capítulo se proporciona un modelo matemático para un sistema presadepredador con reclutamiento y captura en ambas especies, y se analiza su dinámica cualitativa. El modelo se formula considerando un crecimiento poblacional basado en una forma general de *reclutamiento* y de *respuesta funcional del depredador*, así como la *captura* de presas y depredadores a una tasa proporcional a la densidad de sus poblaciones. En este sentido, se prueba que la dinámica y las bifurcaciones del sistema están determinadas por un parámetro umbral que ahora es bidimensional $\mathcal{R} = (m_1, m_2)$, con $m_1, m_2 > 0$. Finalmente, algunas simulaciones numéricas, variando los valores de los parámetros m_1 y m_2 , muestran diferentes escenarios acerca de la evolución del sistema y permiten validar el modelo.

4.1. Preliminares

La dinámica de los sistemas presa-depredador continua siendo de interés para matemáticos aplicados y ecologístas debido a su existencia e importancia universal [10]. La interacción presa-depredador es una de las relaciones interespecíficas básicas para modelos ecológicos y sociales [92]. Los modelos matemáticos que describen este tipo de interacciones tienen su origen en Lotka [56] y Volterra [90], quienes, en la década de los 20, formularon un modelo similar, pero independientemente, el cual es conocido como el modelo Lotka-Volterra en honor a ellos [18]. Desde entonces, un crecimiento de tipo logístico ha sido usualmente asumido para la especie presa en los modelos, mientras que una tasa de mortalidad lineal para la especie depredadora [92].

Algún tiempo después, una *respuesta funcional del depredador* comenzó a ser incorporada, es decir, se asumió que la tasa de depredación depende de la densidad de la población de víctimas [18]. Algunos modelos con esas características, conocidos como modelos Rosenzweig-MacArthur [77], son de la forma

$$\begin{cases} \dot{x} = xf(x) - xy\phi(x) \\ \dot{y} = cxy\phi(x) - ey, \end{cases}$$

donde: xf(x) representa la tasa de crecimiento de la especie presa en ausencia de depredadores; el término $xy\phi(x)$ es llamado respuesta funcional del depredador; $x\phi(x)$ es el número de presas consumidas por depredador en una unidad de tiempo; la constante c es la conversión eficiente de presas en depredadores (usualmente 0 < c < 1[92]); el término $cxy\phi(x)$ es llamado respuesta numérica del depredador; y la constante e es la tasa de mortalidad del depredador [12].

Hasta ahora, algunas formas convencionales para la respuesta funcional del depredador que han sido usadas (véase [39, 40, 43, 76, 45, 85]) son:

| $x\phi(x) = \frac{\alpha x}{M}, 0 \le x \le M, x\phi(x) = \alpha, x > M, (\alpha, M > 0)$ | [Holling type I] |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|
| $x\phi(x) = \frac{\alpha x}{x+A}, \qquad (\alpha, A > 0)$ | [Holling type II] |
| $x\phi(x) = \frac{\alpha x^2}{x^2 + A^2}, \qquad (\alpha, A > 0)$ | [Holling type III] |
| $x\phi(x) = a(1 - e^{-cx})$ | [Ivlev type] |
| $x\phi(x) = ax^q, (q < 1)$ | [Rosenzweig type] |

La relación entre stock (S) y reclutamiento (R) en poblaciones de peces ha sido objeto de numerosos estudios (véase [25, 24, 37, 42, 78]). Entre los modelos que han sido desarrollados para ajustar curvas stock-reclutamiento a conjuntos de datos están las curvas de Beverton-Holt [11] y Ricker [75], a saber:

| $R = \frac{\alpha S}{S + \beta},$ | $(\alpha, \beta > 0)$ | [Beverton-Holt] |
|-----------------------------------|-------------------------|-----------------|
| $R = \delta S e^{-\lambda S}$ | $(\delta, \lambda > 0)$ | [Ricker] |

La *recolección* y la *captura* en modelos matemáticos de dinámica de poblaciones han sido estudiadas por autores como Brauer y Castillo-Chavéz [12], Britton [15], Murray [66] o Campos e Isaza [18]. En particular, para sistemas presa-depredador, se ha estudiado solamente la captura de depredadores. Sin embargo, Brauer y Castillo-Chavéz sugieren estudiar la captura de presas también, ya que esto podría ser apropiado para un examen de la medida en que se puede controlar una población mediante la manipulación de su suministro de alimentos [12].

En este sentido, el principal propósito de este capítulo es proporcionar y analizar un modelo matemático para la dinámica de un sistema presa-depredador, el cual se formula considerando un crecimiento poblacional basado en una forma general de *reclutamiento* y de *respuesta funcional del depredador*, y la *captura* de presas y depredadores a una tasa proporcional a la densidad de sus poblaciones. Por tanto, los resultados obtenidos cubren la casuística originada por los diferentes tipos de respuesta funcional y de reclutamiento antes indicados.

En particular, se prueba que, para cualquiera de las formas (tradicionales) de reclutamiento y respuesta funcional, la dinámica y las bifurcaciones están determinadas por un parámetro umbral bidimensional $\mathcal{R} = (m_1, m_2)$, con $m_1, m_2 > 0$, en lugar de por uno unidimensional, como ocurre usualmente en estos modelos.

Los resultados matemáticos logrados tienen un gran interés biológico, ya que ellos permiten predecir cuándo las poblaciones de presas y depredadores tienden a ser estables o, de lo contrario, cuándo una de ellas o ambas tienden a desaparecer.

Estos resultados teóricos han sido validados por simulaciones numéricas, las cuales han sido ejecutadas utilizando datos estadísticos de algunas poblaciones de peces de los géneros *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma*.

4.2. Modelo matemático

En esta sección, se propone un modelo matemático continuo para la dinámica de un sistema presa-depredador con reclutamiento y captura en ambas especies. La dinámica de este sistema es modelada por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales,

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = x(t)f(x(t), y(t)) = x(t)[r(x(t)) - y(t)\phi(x(t)) - m_1] \\ \dot{y}(t) = y(t)g(x(t), y(t)) = y(t)[s(y(t)) + cx(t)\phi(x(t)) - m_2] \end{cases}$$
(4.1)

donde $\phi(x)$ puede ser cualquiera de los tipos descritos antes y r(x), s(y) pueden darse siguiendo los modelos obtenidos por Beverton-Holt o Ricker. Todos los parámetros en el modelo son no negativos, a fin de tener un significado biológico.

Siguiendo las ideas básicas y la estructura del modelamiento matemático de poblaciones biológicas [12, 15, 23, 66, 11], la dinámica de la población se lleva a cabo bajo los siguientes supuestos.

- La población total N(t) se divide en dos subpoblaciones: población de presas x(t) y población de depredadores y(t).
- La fertilidad y la reproducción de presas y depredadores depende de la cantidad y calidad de alimento.
- Las funciones r(x) y s(y) representan las tasas de reclutamiento per cápita de presas y depredadores, respectivamente. Estas tasas decrecen con el tamaño de la población de la correspondiente especie ya que, a medida que crece el tamaño de esas poblaciones, aumenta la competencia intraespecífica (entre individuos de la misma especie) por alimento y, en consecuencia, disminuye la reproducción y el reclutamiento per cápita. De esta manera, se tiene que

$$\forall x \ge 0, \quad r(x) > 0, \ r'(x) < 0 \ y \ \lim_{x \to \infty} r(x) = 0$$

y similarmente

$$\forall y \ge 0, \quad s(y) > 0, \ s'(y) < 0 \ y \ \lim_{y \to \infty} s(y) = 0.$$

No obstante, la tasa de reclutamiento neta de cada especie crece con el tamaño de su población, es decir, $[xr(x)]' \ge 0$ y $[ys(y)]' \ge 0$.

- El término xyφ(x) se denomina la respuesta funcional del depredador; mientras que xφ(x) es el número de presas consumidas por depredador en una unidad de tiempo [12].
- La constante c representa la conversion eficiente de presas en depredadores, generalmente 0 < c < 1 [92], y el término $cxy\phi(x)$ es llamado la respuesta numérica del depredador [12].
• La función $\phi(x)$ es tal que

 $\forall x \ge 0, \quad \phi(x) > 0, \ \phi'(x) \le 0 \text{ and } [x\phi(x)]' \ge 0$

donde $x\phi(x)$ está acotada cuando $x \to \infty$ [12, 45]. Estas hipótesis expresan la idea de que a medida que la población de presas aumenta, la tasa de consumo de presas por depredador aumenta, pero la fracción de la población total de presas consumida por depredador disminuye [12].

- Los parámetros μ_1 y μ_2 representan las *tasas de mortalidad natural* de las presas y depredadores respectivamente.
- Los parámetros q_1 y q_2 representan llamados *coeficientes de capturabilidad* de las presas y los depredadores respectivamente, los cuales son una medida de la habilidad para capturar individuos de cada especie. Cuanto más eficiente sea el arte de captura, mayor es el valor del coeficiente de capturabilidad [79].
- Los parámetros E_1 y E_2 representan los *esfuerzos de captura* ejercidos sobre presas y depredadores, respectivamente (para esfuerzos de pesca, esto significa el número de barcos, días de embarcación, etc. [79, 18]).
- Los parametros F_1 y F_2 representan las *tasas de mortalidad por captura* de las presas y depredadores respectivamente, las cuales son proporcionales a los esfuerzos de captura y están dadas por las relaciones $F_1 = q_1 \cdot E_1$ y $F_2 = q_2 \cdot E_2$ [18, 79].
- Los parámetros m_1 y m_2 representan las *tasas de mortalidad total* de las presas y los depredadores respectivamente, que están dados por $m_1 = \mu_1 + F_1$ y $m_2 = \mu_2 + F_2$ [79].
- Las *tasas de crecimiento per cápita* de las poblaciones de presas y depredadores están dadas respectivamente, por los términos

$$f(x, y) = r(x) - y\phi(x) - m_1, g(x, y) = s(y) + cx\phi(x) - m_2.$$

La tasa de crecimiento per cápita de cada especie decrece con el tamaño de su población respectiva. Es decir, los términos autorreguladores $f_x(x, y) \ge g_y(x, y)$ son negativos, esto es, $f_x(x, y) < 0 \ge g_y(x, y) < 0$. Teniendo en cuenta los signos de las funciones que involucran en sus expresiones, para los términos de interacción se tiene que $f_y(x, y) < 0 \ge g_x(x, y) \ge 0$, que explican que la población de presas disminuye con el aumento de la población de depredadores y la población de depredadores aumenta con el crecimiento de la población de presas.



Figura 4.1: Dinámica de un sistema presa-depredador con reclutamiento y captura en ambas especies.

 Una distribución homogénea de ambas poblaciones, presas y depredadores, es asumida. Es decir, cada presa tiene la misma probabilidad de ser depredada o capturada y cada depredador tiene la misma probabilidad de ser capturado.

Bajo los supuestos anteriores, el diagrama de la Figura 4.1 representa la dinámica de un sistema presa-depredador con reclutamiento y captura en ambas especies.

Es fácil comprobar que (4.1) está bien planteado, puesto que, si la condicion inicial (x(0), y(0)) está en la región $\Omega = \{(x, y)/x \ge 0, y \ge 0\}$, entonces las soluciones estarán definidas para todo tiempo $t \ge 0$ y permanecen en esta región. Esto se puede ver mediante el análisis de la dirección del flujo del sistema (4.1) en la frontera de Ω . Primero, nótese que el origen de coordenadas (0, 0) es un punto de equilibrio. Ahora, obsérvese que cualquier solución con condición inicial x(0) > 0, y(0) = 0implica que en el eje $x, \dot{y} = 0$. Similarmente, cualquier solución con condición inicial x(0) = 0, y(0) > 0 implica que en el eje $y, \dot{x} = 0$. Así, debido a la unicidad de la trayectoria que pasa a través de cada punto, se puede asegurar que cualquier órbita que pasa a través de la frontera de Ω estará completamente contenida en la frontera de Ω para todo $t \ge 0$. Por tanto, cualquier trayectoria que comienza en Ω , estará completamente contenida en Ω para todo $t \ge 0$. De esta manera, la región Ω es un conjunto invariante positivo para el sistema (4.1). En consecuencia, se considerará éste como el espacio de estados del este sistema.

4.3. Estudio analítico del modelo

En esta sección, se estudia la existencia y estabilidad de los equilibrios del sistema (4.1) en función de los parámetros poblacionales. Con el fin de hacer esto, se considera el siguiente parámetro umbral bidimensional

$$\mathcal{R} = (m_1, m_2), \quad (m_1, m_2 > 0).$$
 (4.2)

Puntos de equilibrio del modelo

Proposición 4.3.1. El sistema (4.1) tiene cuatro tipos distintos de posibles de puntos de equilibrio en Ω :

- (i) Un punto de equilibrio trivial $P_0^* = (x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$ para todos los valores del parámetro.
- (ii) Un punto de equilibrio de la forma $P_1^* = (x_1^*, y_1^*) = (K, 0), \text{ con } r(K) = m_1,$ si y solamente si $m_1 < r(0).$
- (iii) Un punto de equilibrio de la forma $P_2^* = (x_2^*, y_2^*) = (0, M)$, con $s(M) = m_2$, si y solamente si $m_2 < s(0)$.
- (iv) Un punto de equilibrio de la forma $P_3^* = (x_3^*, y_3^*) = (x^*, y^*)$, donde x^* satisface la ecuación

$$cx^*\phi(x^*) + s\left(\frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)}\right) - m_2 = 0$$
 (4.3)

 $e y^* está dado, como una función de x^*, por$

$$y^* = \frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)},\tag{4.4}$$

si y solamente si (m_1, m_2) verifica $m_1 < r(0) - M\phi(0)$ y $m_2 < s(0)$ ó $m_1 < r(0)$ y $s(0) < m_2 < s(0) + cK\phi(K)$. **Demostración.** Resolviendo el correspondiente sistema de ecuaciones no lineales, se puede obtener el punto de equilibrio (trivial)

$$(x_0^*, y_0^*) = (0, 0)$$

y otros tres tipos distintos de posibles equilibrios dados por

$$(x_1^*, y_1^*) = (K, 0) \operatorname{con} r(K) = m_1,$$

 $(x_2^*, y_2^*) = (0, M) \operatorname{con} s(M) = m_2,$
 $(x_3^*, y_3^*) = (x^*, y^*) \operatorname{con} x^* \in y^* \operatorname{no} nulos,$

donde x^* verifica la ecuación

$$cx^*\phi(x^*) + s\left(\frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)}\right) - m_2 = 0$$

у

$$y^* = \frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)}.$$

En este punto, tenemos que hallar los valores del parámetro (m_1, m_2) bajo los cuales estos equilibrios pertenecen a Ω .

- (i) Es obvio que el punto de equilibrio trivial, (0, 0), pertenece a Ω para todos los valores de los parámetros.
- *(ii)* Puesto que

$$\forall x \ge 0, \quad r(x) > 0, \ r'(x) < 0 \ y \ \lim_{x \to \infty} r(x) = 0,$$

es fácil comprobar que solamente si $m_1 < r(0)$, entonces existe un único K > 0tal que $r(K) = m_1$. Por tanto, un único punto de equilibrio de la forma (K, 0)pertenece a Ω , solamente si el parámetro $m_1 < r(0)$.

(iii) Similarmente, dado que

$$\forall y \ge 0, \quad s(y) > 0, \ s'(y) < 0 \ y \ \lim_{y \to \infty} s(y) = 0.$$

es fácil probar que solamente si $m_2 < s(0)$, entonces existe un único M > 0 tal que $s(M) = m_2$. Por tanto, un único punto de equilibrio de la forma (0, M) pertenece a Ω , solamente si el parámetro $m_2 < s(0)$.

(*iv*) Primero, obsérvese que cuando $r(0) < m_1$, entonces $\frac{r(x)-m_1}{\phi(x)} < 0$ para todo x > 0. Así, para cualquier solución de la ecuación (4.3), se tiene que $y^* < 0$ y consecuentemente $(x^*, y^*) \notin \Omega$.

Ahora, asúmase que $r(0) - M\phi(0) < m_1 < r(0)$ y $m_2 < s(0)$, donde M > 0es tal que $(0, M) \in \Omega$ es el único punto de equilibrio de esta forma, como se demostró anteriormente. Entonces, supóngase, por reducción al absurdo, que existe un punto de equilibrio de la forma $P_3^* = (x^*, y^*) \in \Omega$. En este contexto, $s(y^*) < m_2 = s(M)$. Por tanto, puesto que s'(y) < 0, se tiene que $M < y^*$, esto es

$$M < \frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)} = y^*$$

o en otras palabras

$$m_1 < r(x^*) - M\phi(x^*).$$

Por otra parte, por hipótesis, se tiene que $f_x(x,y) = r'(x) - y\phi'(x) < 0$. Por tanto, en particular, $r'(x) - M\phi'(x) < 0$. Así, la función $h(x) = r(x) - M\phi(x)$ es decreciente y dado que $x^* > 0$, entonces

$$m_1 < r(x^*) - M\phi(x^*) < r(0) - M\phi(0).$$

En consecuencia, se tiene $m_1 < r(0) - M\phi(0)$ lo cual es una contradicción.

Similarmente, asúmase que $m_1 < r(0)$ y $s(0) + cK\phi(K) < m_2$, donde K > 0es tal que $(K, 0) \in \Omega$ es el único punto de equilibrio de esta forma, como se demostró antes. Entonces, supóngase, por reducción al absurdo, que existe un punto de equilibrio de la forma $P_3^* = (x^*, y^*) \in \Omega$. En este contexto, $r(K) = m_1 < r(x^*)$. Por tanto, puesto que r'(x) < 0, se tiene que $x^* < K$. Observe que, por la ecuación (4.3),

$$cx^*\phi(x^*) + s\left(\frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)}\right) = m_2.$$

Por otra parte, por hipótesis, la función $x\phi(x)$ es creciente, mientras que la función s(y) es decreciente. Por tanto, $cx^*\phi(x^*) < cK\phi(K)$ y $s\left(\frac{r(x^*)-m_1}{\phi(x^*)}\right) < s(0)$. Consecuentemente,

$$m_2 = cx^*\phi(x^*) + s\left(\frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)}\right) < cK\phi(K) + s(0).$$

Por consiguiente, se tiene $m_2 < s(0) + cK\phi(K)$ lo que es una contradicción.

Si se asume que $m_1 < r(0) - M\phi(0)$ y $m_2 < s(0)$, entonces existen K, M, tales que $r(K) = m_1$ y $s(M) = m_2$. En particular, de la primera condición, se sigue que $M < \frac{r(0)-m_1}{\phi(0)}$ y, consecuentemente,

$$s\left(\frac{r(0) - m_1}{\phi(0)}\right) < s(M) = m_2.$$

Por tanto, evaluando la función en el lado derecho de la ecuación (4.3) en x = 0, resulta

$$c0\phi(0) + s\left(\frac{r(0) - m_1}{\phi(0)}\right) - m_2 < 0.$$

Por otra parte, puesto que la función $h(x) = r(x) - M\phi(x)$ es continua (decreciente) y m_1 verifica que

$$r(K) - M\phi(K) = m_1 - M\phi(K) < m_1 < r(0) - M\phi(0)$$

entonces existe \overline{x} , con $0 < \overline{x} < K$, tal que $m_1 = r(\overline{x}) - M\phi(\overline{x})$ y así, $M = \frac{r(\overline{x}) - m_1}{\phi(\overline{x})}$. Por tanto,

$$s\left(\frac{r(\overline{x})-m_1}{\phi(\overline{x})}\right) = s(M) = m_2$$

y, evaluando la función en el lado derecho de la ecuación (4.3) en $x = \overline{x}$, resulta

$$c\overline{x}\phi(\overline{x}) + s\left(\frac{r(\overline{x}) - m_1}{\phi(\overline{x})}\right) - m_2 > 0.$$

Por tanto, la función en el lado derecho de la ecuación (4.3) es negativa cuando está evaluada en x = 0, mientras que es positiva cuando está evaluada en $x = \overline{x}$. En consecuencia, puesto que es continua, existe x^* , con $0 < x^* < K$, tal que la evaluación de esta función en x^* es igual a 0. Puesto que, $x^* < K$, se tiene $r(x^*) > r(K) = m_1$ y, debido a esto, $y^* = \frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)} > 0$.

Finalmente, vamos a suponer que $m_1 < r(0)$ y $s(0) < m_2 < s(0) + cK\phi(K)$. De la primera condición, se sigue que $\frac{r(0)-m_1}{\phi(0)} > 0$ y consecuentemente,

$$s\left(\frac{r(0) - m_1}{\phi(0)}\right) < s(0) < m_2.$$

Por tanto, evaluando la función en el lado derecho de la ecuación (4.3) en x = 0, se obtiene

$$c0\phi(0) + s\left(\frac{r(0) - m_1}{\phi(0)}\right) - m_2 < 0.$$

Por otra parte, puesto que $m_1 < r(0)$, existe un único K > 0 tal que $r(K) = m_1$. Entonces,

$$s\left(\frac{r(K)-m_1}{\phi(K)}\right) = s(0).$$

Por tanto, evaluando la función en el lado derecho de la ecuación (4.3) en x = K, se tiene

$$cK\phi(K) + s(0) - m_2 > 0.$$

En consecuencia, la función en el lado derecho de la ecuación (4.3) es negativa cuando se evalúa en x = 0, mientras que es positiva cuando es evaluada en x = K. Por tando, puesto que es continua, existe x^* , con $0 < x^* < K$, tal que la evaluación de esta función en x^* es igual a 0. Dado que, $x^* < K$, se tiene $r(x^*) > r(K) = m_1$ y, debido a esto, $y^* = \frac{r(x^*) - m_1}{\phi(x^*)} > 0$.

El equilibrio (x^*, y^*) en cualquiera de esas dos regiones del plano de parámetros es único, como se demuestra a continuación. Efectivamente, supóngase, por reducción al absurdo, que existe otro equilibrio (x^*, y^*) , con $x^*, y^* > 0$ en cualquiera de esas dos regiones. Entonces, ambos x^* y x^* satisfacen la ecuación

$$cx\phi(x) + s\left(\frac{r(x) - m_1}{\phi(x)}\right) - m_2 = 0.$$

Puesto que todas las funciones en el lado derecho de esta última ecuación son suaves, existe $\tilde{x} > 0$ entre x^* y x^* que verifican

$$\left[cx\phi(x) + s\left(\frac{r(x) - m_1}{\phi(x)}\right) - m_2\right]'_{x = \tilde{x}} = 0,$$

lo cual puede ser escrito como

$$\left[c[x\phi(x)]' + s'\left(\frac{r(x) - m_1}{\phi(x)}\right)\left(\frac{r'(x)\phi(x) - \phi'(x)(r(x) - m_1)}{(\phi(x))^2}\right)\right]_{x = \tilde{x}} = 0.$$

Por otra parte, por hipótesis, el primer sumando de esta suma es mayor o igual que cero, $c[x\phi(x)]' \ge 0$, y el primer factor del segundo sumando es menor que cero, $s'\left(\frac{r(x)-m_1}{\phi(x)}\right) < 0$. En este punto, considérese el segundo factor del segundo sumando. Obsérvese que, como ambos x^* y x^* verifican que $r(x^*), r(x^*) >$ $m_1 = r(K)$, se tiene que $r(\tilde{x}) > m_1 = r(K)$. En particular, este segundo factor, puede ser reescrito en esta forma

$$\left(\frac{r'(\tilde{x}) - \left(\frac{r(\tilde{x}) - m_1}{\phi(\tilde{x})}\right)\phi'(\tilde{x})}{\phi(\tilde{x})}\right).$$

Puesto que el término autoregulador

$$f_x(x,y) = r'(x) - y\phi'(x)$$

es negativo, el segundo factor también es negativo.

Resumiendo, resulta que

$$\left[c[x\phi(x)]' + s'\left(\frac{r(x) - m_1}{\phi(x)}\right) \left(\frac{r'(x)\phi(x) - \phi'(x)(r(x) - m_1)}{(\phi(x))^2}\right)\right]_{x = \tilde{x}} < 0,$$

lo que constituye una contradicción.

Observación 4.3.1. Obsérvese que es biológicamente coherente que uno de los equilibrios del sistema (4.1) para cualquier valor de los parámetros sea el punto de equilibrio trivial, $P_0^* = (0, 0)$, que biológicamente indica que ambas especies están extíntas, y en este estado, ambas especies desaparecen y no evolucionan de nuevo. Por esta razón, este estado de equilibrio será denominado *punto de equilibrio de extinción*.

Análisis de estabilidad

Proposición 4.3.2. Si $m_1 > r(0)$ y $m_2 > s(0)$, entonces el punto de equilibrio de extinción $P_0^* = (0,0)$ es localmente asintóticamente estable, e inestable en otro caso.

Demostración. Calculando la matriz Jacobiana del sistema (4.1), evaluada en el punto de equilibrio de extinción P_0^* , se obtiene

$$J(P_0^*) = \left(\begin{array}{cc} r(0) - m_1 & 0\\ 0 & s(0) - m_2 \end{array}\right).$$

En este caso, los valores propios son

$$\lambda_1 = r(0) - m_1,$$
$$\lambda_2 = s(0) - m_2.$$

Por tanto, el punto de equilibrio de extinción P_0^* es localmente asintóticamente estable solamente si $m_1 > r(0)$ y $m_2 > s(0)$, e inestable en otro caso.

Nótese que, por la Proposición 4.3.1, si $m_1 > r(0)$ and $m_2 > s(0)$, entonces el punto de equilibrio de extinción $P_0^* = (0, 0)$ es único en la región Ω . Además, se ha logrado probar que este punto estacionario es globalmente asintóticamente estable si $m_1 \ge r(0)$ y $m_2 \ge s(0)$, como se demuestra en el siguiente teorema.

Teorema 4.3.1. Si $m_1 \ge r(0)$ y $m_2 \ge s(0)$, entonces el punto de equilibrio de extinción P_0^* es globalmente asintóticamente estable.

Demostración. Denótese a la función que define el sistema (4.1) por H(x(t), y(t)). Esto es, el sistema (4.1) puede ser expresado como

$$(x'(t), y'(t)) = H(x(t), y(t)).$$

En este punto, se puede considerar la función $V: \Omega \to \mathbb{R}_+$ definida por

$$V(t) = V(x(t), y(t)) = x(t) + y(t)$$

Esta función $V \in \mathcal{C}^1(\Omega)$ y el producto escalar $\nabla V(x, y) \cdot H(x, y)$ está dado por

$$\nabla V(x,y) \cdot H(x,y) = x(r(x) - m_1) + xy\phi(x)(c-1) + y(s(y) - m_2).$$
(4.5)

Puesto que, r'(x) < 0 para todo $x \ge 0$ y s'(y) < 0 para todo $y \ge 0$, entonces $r(x) \le r(0)$ para todo $x \ge 0$ y $s(y) \le s(0)$ para todo $y \ge 0$. Como, por hipótesis, $m_1 \ge r(0)$ y $m_2 \ge s(0)$, entonces $r(x) \le m_1$ para todo $x \ge 0$ y $s(y) \le m_2$ para todo $y \ge 0$. Por tanto, $r(x) - m_1 \le 0$ para todo $x \ge 0$ y $s(y) - m_2 \le 0$ para todo $y \ge 0$.

Así, teniendo en cuenta que todos los parámetros y variables que aparecen son mayores que 0, el primer y tercer sumando de (4.5) son menores que 0.

Por otra parte, por las hipótesis del modelo (4.1), se tiene que 0 < c < 1 y $\phi(x) > 0$. Entonces, el segundo sumando de (4.5) también es menor que 0.

Por lo tanto, $\nabla V(x, y) \cdot F(x, y) \leq 0$ y consecuentemente el Teorema de Lyapunov-LaSalle garantiza la estabilidad global del punto de equilibrio de extinción P_0^* , si $m_1 \geq r(0)$ y $m_2 \geq s(0)$.

Observación 4.3.2. Nótese que este resutado es biológicamente significativo, puesto que significa que, bajo cualquier combinación de los parámetros que resulte en $m_1 \ge r(0)$ y $m_2 \ge s(0)$, entonces, para cualquier población inicial, las especies se extinguirán. Ello permite inferir que es esencial regular las actividades de captura con el fin de evitar que $m_1 \ge r(0)$ y $m_2 \ge s(0)$. **Proposición 4.3.3.** Si $m_1 < r(0)$ y $m_2 > s(0) + cK\phi(K)$, entonces el punto de equilibrio de la forma $P_1^* = (K, 0)$ es localmente asintóticamente estable, e inestable en otro caso.

El punto de equilibrio (K, 0) será llamado el punto de equilibrio de extinción de la especie depredadora.

Demostración. Calculando la matriz Jacobiana del sistema (4.1), evaluada en el punto de equilibrio (K, 0) se llega a

$$J(P_1^*) = \begin{pmatrix} Kr'(x)_{x=K} & -K\phi(K) \\ 0 & s(0) + cK\phi(K) - m_2 \end{pmatrix}.$$

En este caso, los valores propios son

$$\lambda_1 = Kr'(x)_{x=K} < 0,$$
$$\lambda_2 = s(0) + cK\phi(K) - m_2$$

Por tanto, el punto de equilibrio P_1^* es localmente asintóticamente estable solamente si $m_2 > s(0) + cK\phi(K)$, e inestable en otro caso.

Observación 4.3.3. Obsérvese que este resultado también tiene relevancia biológica, puesto que significa que, bajo cualquier combinación de los parámetros para la que resulte $m_2 > s(0) + cK\phi(K)$, entonces, para cualquier (tamaño de) población inicial lo suficientemente cercana a (K, 0), la especie depredadora se extinguirá. Por tanto, se permite inferir que es muy importante regular las actividades de captura sobre la especie depredadora con el fin de no tener $m_2 > s(0) + cK\phi(K)$, si se desea que dicha especie no se extinga.

Proposición 4.3.4. Si $m_1 > r(0) - M\phi(0)$ y $m_2 < s(0)$, el punto de equilibrio de la forma $P_2^* = (0, M)$ es localmente asintóticamente estable, e inestable en otro caso.

El punto de equilibrio (0, M) será llamado el punto de equilibrio de extinción de la especie presa.

Demostración. Calculando la matriz Jacobiana del sistema (4.1), evaluada en el punto de equilibrio (0, M) se llega a

$$J(P_2^*) = \begin{pmatrix} r(0) - M\phi(0) - m_1 & 0\\ cM\phi(0) & Ms'(y)_{y=M} \end{pmatrix}.$$

En este caso, los valores propios son

$$\lambda_1 = Ms'(y)_{y=M} < 0,$$
$$\lambda_2 = r(0) - M\phi(0) - m_1$$

Por tanto, el punto de equilibrio P_2^* es localmente asintóticamente estable si $m_1 > r(0) - M\phi(0)$, e inestable en otro caso.

Observación 4.3.4. Una vez más, el resultado también es biológicamente relevante, puesto que significa que, bajo cualquier combinación de los parámetros para la que resulte $m_1 > r(0) - M\phi(0)$, entonces, para cualquier (tamaño de) población inicial lo suficientemente cercana a (0, M), la especie presa se extinguirá. Por tanto, sería muy importante regular las actividades de captura sobre la especie presa con el fin de evitar que $m_1 > r(0) - M\phi(0)$, si se desea que dicha especie no se extinga

Teorema 4.3.2. Si un punto de equilibrio de la forma $P_3^* = (x^*, y^*)$ pertenece a Ω , entonces éste es localmente asintóticamente estable.

Este punto de equilibrio (x^*, y^*) será llamado equilibrio de estabilidad ecológica.

Demostración. Por la Proposición 4.3.1, se tiene que $m_1 < r(x^*)$ y $m_2 > s(y^*)$, cuando el punto de equilibrio $P_3^* = (x^*, y^*)$ pertenece a Ω .

Ahora, calculando la matriz Jacobiana del sistema (4.1) y evaluando en el punto de equilibrio (x^*, y^*) , se llega a

$$J(P_3^*) = \begin{pmatrix} x^*[r'(x)_{x^*} - y^*\phi'(x)_{x^*}] & -x^*\phi(x^*) \\ cy^*[x\phi(x)]'_{x^*} & y^*s'(y)_{y^*} \end{pmatrix}$$

En este caso, los valores propios son

$$\lambda_{1,2} = \left(y^* s'(y)_{y^*} + x^* [r'(x)_{x^*} - y^* \phi'(x)_{x^*}] \pm \sqrt{\Delta} \right) / 2 \tag{4.6}$$

donde

$$\Delta = (y^* s'(y)_{y^*} - x^* [r'(x)_{x^*} - y^* \phi'(x)_{x^*}])^2 - 4cx^* y^* [x\phi(x)]'_{x^*}.$$

De los supuestos considerados para el modelo, se sabe que s'(y) < 0 para todo $y \ge 0$ y que el término autorregulador $f_x(x, y)$ es negativo, esto es

$$f_x(x,y) = r'(x) - y\phi'(x) < 0.$$

Evaluando en el punto de equilibrio (x^*, y^*) se tiene

$$s'(y)_{y^*} < 0$$

у

$$r'(x)_{x^*} - y^* \phi'(x)_{x^*} \le 0.$$

Por tanto, el primer sumando de la expresión de los valores propios (4.6) verifica

$$y^*s'(y)_{y^*} + x^*[r'(x)_{x^*} - y^*\phi'(x)_{x^*}] < 0.$$

Ahora, se pueden distinguir tres casos:

- $\Delta < 0$: En este caso, los valores propios $\lambda_{1,2}$ son complejos con parte real negativa.
- $\underline{\Delta} = 0$: En este caso, $\lambda_1 = \lambda_2 < 0$
- $\Delta > 0$: En este caso, nótese que

$$|y^*s'(y)_{y^*} + x^*[r'(x)_{x^*} - y^*\phi'(x)_{x^*}]| > |\sqrt{\Delta}|$$

En consecuencia, $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$.

Por tanto, para todos los casos, los valores propios tienen parte real negativa. De esta manera, está probado que si el punto de equilibrio $P_3^* = (x^*, y^*)$ pertenece a Ω , entonces es localmente asintóticamente estable.

Observación 4.3.5. Obsérvese que este resultado también es biológicamente significativo porque, si el punto de equilibrio (x^*, y^*) pertenece a Ω , entonces se puede llegar a tener estabilidad ecológica. Esto es, cualquier (tamaño de) población inicial lo suficientemente cercana a (x^*, y^*) tiende a ser estable, permitiendo la coexistencia de ambas especies: presas y depredadores.

Con el fin de construir regiones en el espacio de parámetros

$$\Gamma = \{ (m_1, m_2) : m_1 > 0, m_2 > 0 \}$$
(4.7)

que revelen cambios en la dinámica del sistema (4.1) mientras los valores de m_1 y m_2 varían, se tendrán en cuenta todos los resultados obtenidos hasta el momento. Primero, considérese la línea vertical punteada r(0) y la línea horizontal punteada s(0) en todo Γ . Segundo, cuando el punto de equilibrio de la forma (0, M) está en Ω , consideraremos la línea vertical punteada $r(0) - M\phi(0)$, es decir, en toda la región donde $m_2 < s(0)$. Tercero, cuando el punto de equilibrio de la forma (K, 0) está en Ω , consideraremos la línea horizontal punteada $s(0) + cK\phi(K)$, es decir, en toda la región donde $m_1 < r(0)$.

El siguiente corolario resume los resultados obtenidos sobre la dinámica del sistema (4.1), estableciendo una partición del espacio paramétrico bidimensional Γ , que revela el diagrama de bifurcación que se muestra en la Figura 4.2.

Corolario 4.3.1. Para el sistema (4.1), se tiene el siguiente diagrama de bifurcación:

- (i) Caso I: Si $m_1 \ge r(0)$ y $m_2 \ge s(0)$, entonces el punto de equilibrio de extinción (0,0) es el único punto de equilibrio en Ω y es globalmente asintóticamente estable (Figura 4.2, región I).
- (ii) Caso II: Si $m_1 > r(0)$ y $m_2 < s(0)$, entonces el punto de equilibrio de extinción (0,0) es inestable y también existe un único punto de equilibrio de la forma (0, M) en Ω el cual es localmente asintóticamente estable. En este caso, el sistema (4.1) no tiene puntos de equilibrio de la forma (K,0) o (x^{*}, y^{*}) en Ω (Figura 4.2, región II).
- (iii) Caso III: Si $m_2 < s(0)$ y $r(0) M\phi(0) < m_1 < r(0)$, entonces el punto de equilibrio (0,0) es inestable y existen un único punto de equilibrio de la forma (K,0) y un único punto de equilibrio de la forma (0,M) ambos en Ω , siendo (K,0) inestable y (0,M) localmente asintóticamente estable. En esta situación, el sistema (4.1) no tiene punto de equilibrio de la forma (x^*, y^*) en Ω (Figura 4.2, región III).
- (iv) Caso IV: Si $m_2 < s(0)$ y $m_1 < r(0) M\phi(0)$, entonces el punto de equilibrio (0,0) es inestable y existen un único punto de equilibrio de la forma (K,0) y un único punto de equilibrio de la forma (0, M) ambos en Ω , los cuales son inestables. En esta región, el sistema (4.1) tiene un punto de equilibrio de la forma (x^{*}, y^{*}) en Ω el cual es localmente asintóticamente estable (Figura 4.2, región IV).
- (v) Caso V: Si $m_1 < r(0)$ y s(0) $< m_2 < s(0) + cK\phi(K)$, entonces el punto de equilibrio (0,0) es inestable y existen un único punto de equilibrio de la forma (K,0) que es inestable y un único punto de equilibrio de la forma (x^*, y^*) el



Figura 4.2: Particiones del espacio de parámetros (4.7) que indican cambios en la dinámica del sistema (4.1) mientras los valores de m_1 y m_2 varían.

cual es localmente asintóticamente estable. En este caso, el sistema (4.1) no tiene punto de equilibrio de la forma (0, M) en Ω (Figura 4.2, región V).

(vi) Caso VI: Si $m_1 < r(0)$ y $m_2 > s(0) + cK\phi(K)$, entonces el punto de equilibrio (0,0) es inestable y existe un único punto de equilibrio de la forma (K,0) que es localmente asintóticamente estable. En esta situación, el sistema (4.1) no tiene puntos de equilibrio de la forma (0, M) o (x^{*}, y^{*}) en Ω (Figura 4.2, región VI).

Observación 4.3.6. Obsérvese que, al pasar de una región a otra pueden ocurrir bifurcaciones transcríticas o pitchfork [5] que afecten a los puntos de equilibrio de extinción. Además, el valor del parámetro $(m_1, m_2) = (r(0), s(0))$ constituye un punto de bifurcación cúspide [7] en el espacio de parámetros bidimensional Γ .

4.4. Simulación numérica y validación del modelo con datos empíricos reales

En esta sección, se simulan diferentes escenarios con el fin de verificar los efectos que tiene la pesca sobre la dinámica de un sistema presa-depredador de peces de la forma (4.1). Esto es importante desde un punto de vista de la ecología de peces y la investigación pesquera, puesto que es posible diseñar estrategias orientadas al control y la sostenibilidad de un sistema presa-depredador de peces. Además, estos escenarios son calculados para comprobar la coherencia entre los resultados teóricos obtenidos en la sección previa y las simulaciones numéricas y así validar el modelo.

Para realizar las simulaciones numéricas, se utilizan estadísticas sobre algunos parámetros poblacionales de dos especies de peces que interactúan como presa y depredador, respectivamente, en la cuenca del Orinoco en Colombia: *Prochilodus mariae* y *Pseudoplatystoma fasciatum*. De la misma manera que en los capitulos 2 y 3, los parámetros obtenidos a partir de publicaciones de investigaciones realizadas sobre estas especies [20, 72], son aquellos relacionados con la mortalidad natural y la mortalidad por captura. Mientras que la estimación de los demás parámetros poblacionales se hizo de forma aleatoria debido a la ausencia de publicaciones al respecto.

En este sentido, se tomaron en cuenta los parámetros establecidos en resultados de investigación sobre el estado de la pesca en la cuenca del Orinoco en Colombia para el *Prochilodus mariae* en el periodo comprendido desde el 2005 hasta el 2008 [72] y para el *Pseudoplatystoma fasciatum* en el 2006 [20]. A partir de ellos, se tiene que la mortalidad total (m_1) de la especie *Prochilodus mariae* es 1.38 y la mortalidad por pesca (F_1) es 0.75 [72]; mientras que la mortalidad total (m_2) de la especie *Pseudoplatystoma fasciatum* es 0.622 y la mortalidad por pesca (F_2) es 0.4088 [20]. A partir de estos datos, se sigue que las tasas de mortalidad natural de presas y depredadores son $\mu_1 = 0.63$ y $\mu_2 = 0.2132$, respectivamente.

Además, para estas simulaciones numéricas, se asume un reclutamiento de la forma Beverton-Holt para ambas especies y una respuesta funcional del depredador Holling tipo II. En este sentido, las funciones que representan las tasas de reclutamiento per cápita de presas y depredadores, y la respuesta funcional del depredador son tales que

$$xr(x) = \frac{15x}{x+10},$$
$$ys(y) = \frac{5y}{y+10}$$

у

$$x\phi(x) = \frac{x}{x+30}$$

respectivamente. La constante de conversión eficiente de presas en depredadores toma el valor de c = 0,003.

Por otra parte, es importante recordar que debido a la dificultad de medir el tamaño de la población real de los recursos pesqueros, las predicciones sobre el comportamiento de estas especies se hacen tradicionalmente en función de sus capturas. En este sentido, así como en los capítulos 2 y 3, en este caso también tanto para el modelo propuesto como para las investigaciones biológicas realizadas sobre estos recursos pesqueros, las capturas se consideran proporcionales al tamaño de la población. Teniendo en cuenta todo esto, se puede inferir que los diferentes estados de equilibrio obtenidos teóricamentes son coherentes con las posibles situaciones en las que estas especies de peces se pueden encontrar.

Usando los valores reales de las mortalidades por pesca F_1 y F_2 , el sistema está en el Caso VI descrito en el Corolario 4.3.1. Esto es, $m_1 < r(0)$ y $m_2 > s(0) + cK\phi(K)$, donde el punto de equilibrio (0, 0) es inestable y existe un único punto de equilibrio de la forma (K, 0) que es localmente asintóticamente estable (véase región VI en Figura 4.3). Estos resultados coinciden con el estado de los recursos pesqueros, *Prochilodus mariae* y *Pseudoplatystoma fasciatum*, en la región del Orinoco de Colombia para el periodo comprendido entre el 2005 al 2008 y para el año 2006 respectivamente, donde se predice que el recurso *Prochilodus mariae* no está en un nivel de sobrepesca, lo que significa que su explotación está en una medida aceptable [72]; mientras que el recurso *Pseudoplatystoma fasciatum* está catalogado como especie en peligro crítico en la cuenca del Orinoco en Colombia [64, 20]. Así, manteniendo el nivel del esfuerzo de pesca para el *Prochilodus mariae* y conservando el ecosistema que habita, esta especie sería sostenible en el tiempo [72]. Pero, es necesario reducir el esfuerzo de pesca ejercido sobre la especie *Pseudoplatystoma fasciatum* con el fin de prevenir su extinción y mantener la coexistencia de las dos especies.

Nótese que, cuando $m_1 > r(0)$ y $m_2 > s(0)$, por resultados teóricos, ambas especies se extinguen, como ocurre en las simulaciones cuando se incrementa la mortalidad por pesca del *Prochilodus mariae* en un 20 % (véase región I en Figura 4.3). En vista de esto, la recomendación es no solamente reducir o mantener el esfuerzo de pesca del *Prochilodus mariae*, sino también reducir el esfuerzo de pesca del *Pseudoplatystoma fasciatum* con el fin de prevenir la extinción de ambas poblaciones.

Otro posible escenario es cuando $m_1 > r(0)$ y $m_2 < s(0)$. Entonces, el punto de equilibrio de extinción (0,0) es inestable y también existe un único punto de



Figura 4.3: Simulaciones numéricas del sistema (4.1) con $xr(x) = \frac{15x}{x+10}$, $ys(y) = \frac{5y}{y+10}$, $x\phi(x) = x/(x+30)$ y c = 0,003, mientras los valores de m_1 y m_2 varían. Los retratos de fase obtenidos por medio de diferentes escenarios simulados corresponden a cada una de las regiones del espacio de parámetros (4.7). Región I: F_1 incrementado en un 20 % y F_2 real, es decir, $m_1 = 1,53$ y $m_2 = 0.622$. Región II: F_1 aumentado en un 20 % y F_2 disminuido en un 35 %, esto es, $m_1 = 1.53$ y $m_2 = 0,4789$. Región III: F_1 incrementado en un 15 % y F_2 reducido en un 35 %, es decir, $m_1 = 1,4925$ y $m_2 = 0.4789$. Región IV: F_1 real y F_2 disminuido en un 35%, esto es, $m_1 = 1.38$ y $m_2 = 0.4789$. Región V: $m_1 = 0.3$ y F_2 reducido en un 29,60 %, es decir, $m_2 = 0.501$. Región VI: Esfuerzos de pesca reales, esto es, $m_1 = 1,38$ y $m_2 = 0,622$.

equilibrio de la forma (0, M) en Ω el cual es localmente asintóticamente estable, como ocurre en las simulaciones cuando se aumenta la mortalidad por pesca del *Prochilodus mariae* en un 20 % y se reduce el esfuerzo de pesca de *Pseudoplatystoma* fasciatum en un 35 % (véase región II en Figura 4.3). En esta situación, la especie presa tiende a desaparecer.

Ahora, cuando $m_2 < s(0)$ y $r(0) - M\phi(0) < m_1 < r(0)$, entonces el punto de equilibrio (0,0) es inestable y además existen un único punto de equilibrio de la forma (K,0) y un único punto de equilibrio de la forma (0, M) ambos en Ω , donde (K,0) es inestable y (0, M) es localmente asintóticamente estable, como ocurre en las simulaciones por un incremento en la mortalidad por pesca del *Prochilodus mariae* en un 15 % y al reducir el esfuerzo de pesca del *Pseudoplatystoma fasciatum* en un 35 % (véase región III en Figura 4.3).

Observe que, si $m_1 < r(0) - M\phi(0)$ y $m_2 < s(0)$, el punto de equilibrio (0, 0) es inestable y además en Ω existen un único punto de equilibrio de la forma (K, 0), un único punto de equilibrio de la forma (0, M), los cuales son ambos inestables, y un único punto de equilibrio de la forma (x^*, y^*) el cual es localmente asintóticamente estable, como ocurre en las simulaciones al mantener la mortalidad por pesca real del *Prochilodus mariae* y al reducir el esfuerzo de pesca del *Pseudoplatystoma fasciatum* en un 35 % (véase región IV en Figura 4.3). Nótese que una reducción en el esfuerzo de pesca ejercido sobre la especie depredadora permite la coexistencia de las dos especies.

Finalmente, cuando $m_1 < r(0)$ y $s(0) < m_2 < s(0) + cK\phi(K)$, el punto de equilibrio (0,0) es inestable y existen un único punto de equilibrio de la forma (K,0) que es inestable y un único punto de equilibrio de la forma (x^*, y^*) el cual es localmente asintóticamente estable, como ocurre en las simulaciones reduciendo el esfuerzo de pesca del *Pseudoplatystoma fasciatum* en un 29,60 % y cambiando la mortalidad total del *Prochilodus mariae* por $m_1 = 0,3$ (véase región V en Figura 4.3). Para generar este escenario, es necesario reducir significativamente tanto la mortalidad por pesca como la mortalidad natural de la especie presa. Esto es consistente con el hecho de que la supervivencia de la especie también está asociada con cambios en los factores que causan su mortalidad natural (condiciones ambientales, enfermedades, etc.).

Capítulo 5

Estudio numérico de modelos: Software DSamala Toolbox para el análisis y simulación de sistemas dinámicos discretos, continuos y estocásticos

En este capítulo se describe una herramienta computacional para la simulación y el análisis de sistemas dinámicos discretos, continuos y estocásticos. Esta herramienta, denominada DSamala Toolbox, se presenta como un Toolbox de MATLAB. DSamala Toolbox constituye un aporte significativo para el estudio de sistemas dinámicos a través del uso de las tecnologías de la información y comunicación, TICs, especialmente cuando las ecuaciones que los modelan son difíciles o imposibles de resolver analíticamente.

5.1. Preliminares

La teoría de sistemas dinámicos estudia el comportamiento a largo plazo de sistemas en evolución [14]. Una de las características fundamentales de esta teoría es su naturaleza interdisciplinar [80], ya que es una teoría matemática en constante interacción con un gran número de disciplinas que pertenecen a las Ciencias Físicas (Termodinámica, Mecánica de Fluidos, Electromagnetismo, etc.), a la Ingeniería (Teoría de Control Moderno, Automatización, etc.), e incluso a las Ciencias de la Vida (Ecología, Epidemiología, etc.) [4].

La predicción y el análisis del comportamiento de un sistema dinámico son tareas difíciles, que sufren de una falta de herramientas eficaces [9]. En efecto, un sistema dinámico es usualmente un modelo matemático que en la mayoría de los casos, debido a la no linealidad de sus ecuaciones, es difícil o imposible de resolver analíticamente. Del mismo modo, no es fácil de aplicar los métodos analíticos tradicionales o ellos no existen. Por otro lado, una vez diseñado el modelo, la simulación numérica del mismo debe ser contrastada con los datos empíricos para validar dicho modelo. Esta cuestión es sumamente importante si se pretende predecir el futuro del aspecto de la realidad modelado con cierto nivel de garantías o si se pretende manipular determinados parámetros para lograr que el fenómeno llegue a una situación deseable (de equilibrio o periodicidad). La simulación a través de un ordenador es una alternativa para superar estas dificultades [21].

Actualmente, existen muy pocas herramientas computacionales para la simulación y el análisis de sistemas dinámicos. Algunas herramientas son complejas en su uso, tienen licencia comercial y usualmente son desarrolladas solamente para algunas aplicaciones particulares [87].

Herramientas de este tipo son:

- IGB (*Identificador gráfico de bifurcaciones*) [84]. Está desarrollada en MATLAB, localiza e identifica bifurcaciones locales en sistemas dinámicos discretos [6] y continuos [5, 59], sistemas dinámicos autónomos y multiparamétricos [7] y sistemas dinámicos multidimensionales [86]. Su interfaz gráfica es complicada para un usuario sin experiencia en MATLAB o sin una ayuda muy detallada sobre el uso del programa.
- PHASER [33]. Es una aplicación Java para la simulación de sistemas dinámicos discretos y continuos en variable real. Su desventaja es que es un software comercial, cuyo código no está disponible para el usuario. Su propietario es la compañía Phaser Scientific Software, LLC, y su última versión fue en 2009.
- MATDS [36]. Es un programa basado en MATLAB para la investigación de sistemas dinámicos. Esta herramienta muestra bifurcaciones y exponentes de Lyapunov, tiene pocos métodos de análisis para un sistema y su interfaz gráfica es un poco compleja para su uso.

- Pplane and dfield [70]. Genera y muestra retratos de fase de un sistema dinámico. Tiene funciones básicas para simular un sistema. Por tanto, no se puede analizar un sistema dinámico completamente. Se encuentra en versiones para Java y MATLAB.
- MatCont [91]. Es un paquete gráfico de MATLAB para el estudio numérico interactivo de sistemas dinámicos, especializado en el análisis de bifurcaciones.
- DDE-BITFTOOL [29]. Es un paquete de MATLAB para bifurcación numérica y análisis de estabilidad de ecuaciones diferenciales con retardo de varios retrasos discretos fijos y/o estado dependiente. Permite el análisis computacional de la continuidad y la estabilidad de las soluciones estacionarias.
- System-Solver [27]. Es una herramienta de código abierto para la modelación de sistemas dinámicos, desarrollada en Java y se enfoca en la solución numérica de sistemas dinámicos determinísticos utilizando el método de Runge-Kutta. Dicha herramienta cuenta únicamente con esa funcionalidad, pero tiene la ventaja de solucionar sistemas de ecuaciones de cualquier orden y exportar los datos a otros lenguajes de programación. Además, es software libre.

Sin embargo, para resolver numéricamente un modelo matemático es necesario tener conocimientos sobre lenguajes de programación y algoritmos numéricos [87]. En este sentido, el software DSamala Toolbox ha sido desarrollado para la simulación y análisis numérico de sistemas dinámicos discretos, continuos y estocásticos. DSamala Toolbox, comparado con las herramientas computacionales mencionadas anteriormente, es un software completo, que permite un mejor análisis y simulación de un sistema dinámico a través de resultados eficientes y eficaces. El manejo de este software no requiere que el usuario sea un experto en lenguajes de programación o algoritmos numéricos. DSamala Toolbox tiene una interfaz gráfica de usuario (GUI) que es muy simple y fácil de utilizar, y un conjunto de funciones (Toolbox) que le permiten al usuario interactuar con el código. Así, DSamala Toolbox puede ser usada desde las funciones contenidas en el Toolbox, si el usuario tiene conocimientos sobre MATLAB, o a través de la interfaz gráfica, para cualquier usuario con o sin experiencia en MATLAB. Además, esta herramienta se complementa con un manual de usuario para la interfaz gráfica y un manual de referencia de las funciones del Toolbox. Este software es libre y se puede descargar desde el repositorio central de MATLAB, en: http://www.mathworks.es/matlabcentral/fileexchange/27171-sdamala-toolbox

La herramienta DSamala Toolbox permite realizar iteración de funciones, analizar órbitas, determinar y clasificar puntos fijos y periódicos, graficar series temporales, diagramas de bifurcación, soluciones de un sistema, retratos de fase y campos



Figura 5.1: Lista de funcionalidades bajo el modelo de desarrollo FDD.

vectoriales, identificar y clasificar puntos de equilibrio, calcular exponentes de Lyapunov, determinar funciones hamiltonianas, y analizar la estabilidad en el sentido de Lyapunov. Además, esta herramienta tiene ejemplos de algunos sistemas dinámicos clásicos que exhiben comportamiento caótico, como el conjunto de Mandelbrot [58], la ecuación logística [41] y el sistema de Lorenz [55], para los cuales sería muy costoso, en términos de tiempo y esfuerzo, realizar solamente un estudio analítico sin la ayuda de un ordenador, debido a la complejidad de su comportamiento.

En este sentido, DSamala Toolbox constituye una nueva herramienta computacional para la enseñanza e investigación en el área de sistemas dinámicos.

5.2. Metodología

Para el desarrollo de DSamala Toolbox, se utilizó la metodología de desarrollo basada en funcionalidades (FDD - Feature Driven Development) [68]. El modelo global lo enmarca los sistemas dinámicos, el cual se divide en tres modelos: sistemas discretos, continuos y estocásticos. A cada uno de éstos les corresponde una lista de funcionalidades que son las características del software (ver Figura 5.1). A continuación se detalla el diseño de las funcionalidades.

Sistemas Discretos. 1) Iteración gráfica: Muestra el comportamiento de un sistema discreto retornando los puntos fijos y su clasificación en repulsor, atractor o

no hiperbólico. 2) Serie de tiempo: Grafica la serie de tiempo del sistema y retorna los valores de dicha serie. Con esta gráfica, se muestra si el sistema tiene puntos periódicos y su estabilidad. 3) Iteración de funciones: Permite obtener los puntos fijos del periodo seleccionado y la gráfica de su comportamiento. 4) Diagrama de bifurcación: Muestra la gráfica donde cambios en la dinámica de un sistema son observados para una familia parametrizada de funciones cuando el valor del parámetro varía. 5) Método de Newton: Es una herramienta básica para hallar puntos fijos, que muestra el valor hallado y la convergencia del método graficamente. 6) Análisis con parámetros: Proporciona el análisis de la dinámica de un sistema parametrizado; obtiene los puntos fijos del sistema en términos de los parámetros y es posible dar valores a dichos parámetros para generar la gráfica del comportamiento. 7) Exponentes de Lyapunov: Analiza la estabilidad del sistema, determina si el sistema es caótico y obtiene puntos de bifurcación para una familia parametrizada. 8) Aplicaciones: Se interactúa con algunos ejemplos predeterminados (ecuación logística, conjunto de Julia y conjunto de Mandelbrot), donde el usuario ingresa los datos, la simulación se realiza y el comportamiento del sistema es observado.

Sistemas Continuos. 1) Comportamiento: El sistema es simulado y el retrato de fase, las curvas solución, el campo vectorial, las nulclinales y los puntos de equilibrio con su respectiva clasificación son obtenidos. 2) Diagrama de bifurcación: Muestra el cambio en la dinámica de una familia de sistemas continuos parametrizados a medida que el valor del parámetro varía. 3) Sistemas hamiltonianos: se comprueba si un sistema es conservativo; en caso de serlo, se obtiene la función hamiltoniana y su gráfica junto con la de las curvas de nivel. 4) Exponentes de Lya*punov*: Se obtiene exactamente los valores de los exponentes de Lyapunov, excepto para sistemas discretos donde solo se genera una gráfica de la evolución de esos exponentes en el tiempo. 5) Función de Lyapunov: Permite analizar la estabilidad del sistema en el sentido de Lyapunov. Esto es esencial cuando no es posible desde la funcionalidad de comportamiento, por ejemplo, en el caso de valores propios nulos. 6) Análisis con parámetros: Permite analizar sistemas parametrizados indicando los puntos de equilibrio y el tipo de comportamiento. 7) Aplicaciones: Se interactúa con algunos ejemplos predeterminados (sistema de Lorenz y oscilador armónico), donde el usuario puede ingresar datos, simular y observar el comportamiento del sistema.

Sistemas estocásticos: 1) Gráfica de funciones: Representa una función estocástica y puede analizar sistemas en una y dos dimensiones. 2) Sistemas unidimensionales autónomos: Grafica el comportamiento de este tipo de sistemas con funciones determinísticas constantes. 3) Sistemas dinámicos unidimensionales: Representa la solución de sistemas unidimensionales con cualquier función determinística. 4) Sistemas bidimensionales: grafica el retrato de fase y las curvas solución de sistemas bidimensionales. 5) *Aplicaciones*: Se interactúa con algunos ejemplos predeterminados (sistema Lotka-Volterra estocástico y modelo epidemiológico SI estocástico) donde el usuario puede ingresar datos, simular y observar el comportamiento.

5.3. Resultados

5.3.1. Instalación del producto

DSamala Toolbox se desarrolló usando MATLAB versión R2009a. Para su operación, se requiere MATLAB versión R2008a o alguna superior con los Toolbox de procesamiento de imágenes (Image Processing Toolbox) y de matemática simbólica (Symbolic Math Toolbox). Se debe copiar la carpeta DSamala en una carpeta local del ordenador y adicionarla en el Path de MATLAB. Después de esto, se puede usar el software de dos formas: la primera, utilizando la interfaz gráfica de usuario (que para ello se escribe DSamala en el Command Window de MATLAB); y la segunda, utilizando las funciones contenidas en el Toolbox (desde el Command Window o invocadas desde un script de MATLAB).

5.3.2. Estructura DSamala Toolbox

La Figura 5.2 representa el funcionamiento general de la interfaz gráfica de usuario de DSamala Toolbox, donde el tipo de sistema dinámico puede ser seleccionado (discreto, continuo o estocástico). Luego, se escoge la funcionalidad respectiva y se ingresan los datos requeridos en la aplicación actual. Más tarde, se realiza el procedimiento apropiado y muestra los datos de salida, ya sea en un gráfico o como análisis de datos del sistema seleccionado. Este proceso se puede realizar cuantas veces se desee hasta que se cierren todas las ventanas activas.

La Figura 5.3 muestra la estructura general de la interfaz gráfica de usuario DSamala Toolbox. En algunas funcionalidades, se despliegan ventanas adicionales, por ejemplo, los datos de salida del análisis se muestran en una ventana como en la Figura 5.4(a) y las figuras externas se despliegan en ventanas como en la Figura 5.4(b). Para llamar una función la estructura es:

[salida_1, salida_2, ..., salida_m] =
nombrefuncion(parámetro_1, parámetro_2, ..., parámetro_n);

donde **salida_m** corresponde a las variables que retornan la función denominada **nombrefuncion** que recibe unos parámetros **parámetro_n**.



Figura 5.2: Diagrama de flujo para el procedimiento general de DSamala Toolbox.



Figura 5.3: Estructura general de DSamala Toolbox. Ventana de iteración gráfica. Cuadro rojo: ingreso de datos de la funcionalidad respectiva. Cuadro negro: botones de inicio de procedimiento. Cuadro verde: visualización gráfica del resultado. Cuadro amarillo: ingreso de datos para visualización detallada de la gráfica.



Figura 5.4: Ventanas adicionales. (a) Ventana externa de informe de la iteración de la ecuación (5.1) con r = 3,2 y K = 1. (b) Ventana de gráfica externa.

5.3.3. Caso de uso

De aquí en adelante, las principales aplicaciones de los menús de sistemas discretos, continuos y estocásticos utilizando la GUI serán descritas brevemente.

Sistemas Discretos

Considérese la ecuación logística dada por

$$x_{n+1} = rx_n \left(1 - \frac{x_n}{K}\right) \tag{5.1}$$

con r = 3,2 y K = 1. La Figura 5.3 muestra la órbita de $x_0 = 0,3$. La ventana de informe visualizada en la Figura 5.4(a) indica la clasificación de los puntos fijos. La Figura 5.5(a) muestra la segunda iterada generada a través de la funcionalidad Iteración gráfica. La Figura 5.5(b) muestra el reporte de los puntos de periodo dos.



Figura 5.5: (a) Gráfica de $f^2(x)$ cruzada con la identidad, donde f(x) = 3,2x(1-x). La línea azul representa la función $f^2(x)$ y la línea roja representa la identidad. (b) Informe de los puntos de periodo 1 y 2 de f(x) = 3,2x(1-x).

La Figura 5.6(a) muestra el diagrama de bifurcación de la familia parametrizada

de ecuación (5.1), en el cual se muestra los cambios en la dinámica del sistema a medida que el parámetro r varía desde 1 hasta 4, con un incremento de 0.01. La Figura 5.6(b) muestra la gráfica de los exponentes de Lyapunov de la ecuación logística (5.1).



Figura 5.6: (a) Diagrama de bifurcación para la familia parametrizada $f_r(x) = rx(1-x)$. (b) Gráfica de los exponentes de Lyapunov de $f_r(x) = rx(1-x)$.

La sintaxis para graficar los exponentes de Lyapunov de la Figura 5.6(b) es:

$$[rr, lam] = td_explp(f, domr, Xo, nit)$$

Sistemas Continuos

Se pueden analizar y simular sistemas de una, dos o tres ecuaciones. Un ejemplo bien conocido es el oscilador de Van der Pol, dado por el sistema (5.2).

$$\begin{cases} \dot{x} = y\\ \dot{y} = -x + (1 - x^2)y \end{cases}$$
(5.2)

El retrato de fase del sistema (5.2) se muestra en la Figura 5.7(a). Otras gráficas son generadas en ventanas externas con soluciones del sistema, retrato de fase y campo vectorial en una sola gráfica, las nulclinales y el informe de la clasificación de los puntos de equilibrio (veáse Figuras 5.7(b), 5.7(c), 5.7(d) y 5.8, respectivamente).

Las sintaxis de las principales funciones usadas en la funcionalidad Comportamiento se describen a continuación.

```
Portrait phase:
retrato1(f,x0,t0,n)
[XX,YY,t]=retrato2(f,g,dt,x0,y0,t0,n)
[XX,YY,ZZ,t]=retrato3(f,g,h,dt,x0,y0,z0,t0,int)
Vector field:
direction1(f,li,c,ls)
[dx,dy]=direction2(f,g,li,c,ls)
direction3(f,g,h,li,c,ls)
Analysis of dynamic of the system:
clasduni(f,t0,x0)
clasdbi(f,g)
clasdtri(f,g,h)
System solution and nulclinales:
[solx,soly,solxg,solyg]=solucion(f,g,x0,y0,to)
nulclinales(f,g,dom)
```

donde f, g y h corresponden a las ecuaciones; x0, y0 y z0 a los valores iniciales de las variables; to el tiempo inicial; n el número de iteraciones; un intervalo definido por un valor inicial (li); un incremento (c); y un valor final (ls).

La Figura 5.9(a) muestra el cálculo de los exponentes de Lyapunov a través de series de tiempo del sistema (5.3), mientras que la Figura 5.9(b) muestra el informe de los exponentes obtenidos para este sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = 10(y - x) \\ \dot{y} = xz + 28x - y \\ \dot{z} = xy - \frac{8}{3}z \end{cases}$$
(5.3)

La sintaxis para calcular los exponentes de Lyapunov es:

```
[T,Res]=tc_explyapunov(f,to,dt,tf,ystartutp)
[T,Res]=tc_explyapunov2(f,g,to,dt,tf,ystart,ioutp)
[T,Res]=tc_explyapunov3(f,g,h,to,dt,tf,ystart,ioutp)
```

donde f, g y h representan las ecuaciones; to el tiempo inicial; dt el incremento del tiempo; tf el tiempo final; ystart el vector que contiene las condiciones iniciales de las variables x, y e z; ioutp el intervalo para mostrar los datos.



Figura 5.7: Simulaciones numéricas para el sistema (5.2). (a) Retrato de fase. (b) Gráfica de las soluciones. (c) Retrato de fase y campo vectorial. (d) Nulclinales.

Sistemas Estocásticos

La Figura 5.10 muestra varias realizaciones y la media de las mismas, que representan la solución del sistema dinámico unidimensional estocástico dado por la ecuación (5.4).

$$dX(t) = 1,5Xdt + XdW_t \tag{5.4}$$

El sistema (5.5) representa un modelo poblacional estocástico.

$$\begin{cases} dX(t) = X(5 - X - Y)dt + 0.1XdW_t \\ dY(t) = (X \cdot Y - Y)dt + 0.1YdW_t \end{cases}$$
(5.5)

El retrato de fase y las curvas solución del sistema (5.5) se observan en la Figura 5.11(a) y Figura 5.11(b), respectivamente.

```
ile:///F:/DSamala/puntos.txt
File Edit View Go Debug Desktop Window Help
                                                               -
← → C 🍪 H Location: file:///F:/DSamala/puntos.txt
                                                              -
                                                               .
f(x,y)=y;
g(x,y)=-x+(1-x^2)*y;
Nulclinales del sistema:
Para dx/dt =0:
<u>у</u>=0
Para dy/dt =0:
y=-x/(x^2 - 1)
Puntos de equilibrio del sistema:
pe(1)=(0.000000,0.000000)
Matriz Jacobiana (Jac) del sistema:
Jac(1,1)=0
Jac(1,2)=1
Jac(2,1)=- 2*x*y - 1
Jac(2,2)=1 - x^2
 Linealización del sistema y estabilidad
......
Punto de equilibrio No. 1: (0.000000,0.000000)
La matriz linealizada (A) es:
A(1,1)=0.000000
A(1,2)=1.000000
A(2,1)=-1.000000
A(2,2)=1.000000
El polinomio característico del sistema es: 1^2 - 1 + 1
Eigenvalores del sistema:
e1= 1/2 - (3^(1/2)*i)/2
e2= (3^(1/2)*i)/2 + 1/2
el punto de equilibrio es una fuente espiral
```

Figura 5.8: Informe de la clasificación de los puntos de equilibrio del sistema (5.2).



Figura 5.9: (a) Exponentes de Lyapunov del sistema (5.3). (b) Informe del resultado del análisis de los exponentes de Lyapunov del sistema (5.3).



Figura 5.10: Solución del sistema estocástico (5.4).



Figura 5.11: Simulación numérica del modelo poblacional estocastico (5.5). (a) Retrato de fase. (b) Curvas solución.

Capítulo 6

Conclusiones y futuras líneas de investigación

A continuación, se expondrán las principales conclusiones que se desprenden de la investigación presentada en esta memoria y se plantearán futuras líneas de investigación que quedan abiertas en este campo, a tenor de los resultados obtenidos.

6.1. Conclusiones

En el capítulo 2, se ha proporcionado un modelo matemático para la dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas de desarrollo con captura. Este modelo asume que la evolución de una especie migratoria está determinada por la relación entre dos subpoblaciones (prerecluta y explotable) basada en el reclutamiento y por la influencia del factor captura.

Para este primer modelo, se ha logrado probar que la dinámica de la población está determinada por un parámetro umbral \mathcal{R} , que depende de los parámetros poblacionales. Como resultados importantes, se demostró que si $\mathcal{R} \leq 1$, el punto de equilibrio de extinción es globalmente asintóticamente estable en el espacio de estados Ω ; y si $\mathcal{R} > 1$, el punto de estabilidad ecológica P_2^* también es globalmente asintóticamente estable, pero en $\Omega \setminus \{(0,0)\}$. Otro resultado interesante, desde el punto de vista matemático, es que el sistema de ecuaciones diferenciales que representa el modelo propuesto experimenta una bifurcación transcrítica [5] en el valor del parámetro umbral $\mathcal{R} = 1$. Este modelo ha sido validado a través de simulaciones numéricas realizadas con datos estadísticos reales de algunas especies de peces del género *Prochilodus* que habitan en las cuencas del Orinoco y del Magdalena en Colombia.

El modelo propuesto en el capítulo 2 constituye una nueva perspectiva para el modelamiento matemático de poblaciones biológicas. Por una parte, los modelos matemáticos tradicionales que incluyen el factor captura asumen la población en su totalidad y cerrada, mientras que el modelo aquí propuesto considera que la población está dividida en dos subpoblaciones que se relacionan a través del reclutamiento, el cual implica una migración desde las zonas de cría hasta las áreas de captura. Por otra parte, el modelo desarrollado en éste capítulo ha sido validado con datos estadísticos reales de poblaciones de peces migratorios de agua dulce, lo cual evidencia su aplicabilidad y originalidad frente a los modelos estadísticos utilizados en la evaluación de recursos pesqueros que consideran principalmente poblaciones de peces marinas y con poco comportamiento migratorio.

En el capítulo 3, se amplia el modelo sobre la dinámica poblacional de una especie migratoria de dos etapas con captura expuesto en el capítulo 2, incluyendo ahora la interacción con otra especie que ocupa el mismo hábitat, siendo esta última especie depredadora de la primera y constituyendo así un sistema presa-depredador. En este contexto, se ha diseñado un nuevo modelo que considera una especie migratoria con una estructura de dos etapas (prerecluta y explotable) relacionadas por el reclutamiento, que está siendo afectada por el factor depredación debido a la presencia de una especie depredadora en el ambiente, y que incluye el factor captura en ambas especies (presas y depredadores).

En el análisis de este segundo modelo, se ha probado que la dinámica completa del sistema presa-depredador modelado está determinada por otro parámetro umbral \mathcal{R} que depende de los parámetros de la población. Un resultado muy significativo es que, cuando $\mathcal{R} \geq 1$, el punto de equilibrio de extinción de ambas especies es globalmente asintóticamente estable. Otro resultado de interés matemático, es que el sistema de ecuaciones diferenciales que representa este segundo modelo poblacional experimenta dos bifurcaciones transcríticas [5], una en el valor paramétrico $\mathcal{R} = 1$ y otra en el valor $\mathcal{R} = 1 - \mathcal{C}$, donde \mathcal{C} está dado en función de los parámetros poblacionales. Este segundo modelo también ha sido validado mediante simulaciones numéricas realizadas con datos estadísticos reales de algunas especies de peces de los géneros *Prochilodus* y *Pseudoplatystoma* propias de las cuencas del Magdalena y del Orinoco en Colombia.
De igual manera que en el modelo anterior, el modelo propuesto en el capítulo 3 constituye una novedad para el modelamiento de poblaciones migratorias con factores de reclutamiento, depredación y captura, puesto que permite el análisis de una relación interespecífica entre dos poblaciones explotadas con el fin de predecir cambios estructurales en la dinámica de un sistema con dichas características. En efecto, la gran mayoría de los estudios realizados en biología para la evaluación de poblaciones de gran importancia social y económica, consideran a las especies aisladas, esto es, sin ningún tipo de relación interespecífica, lo que en la realidad es poco común teniendo en cuenta que para mantener el balance alimenticio natural y perfecto de los seres vivos, diferentes interacciones entre las especies, como la depredación, son necesarias.

En el capítulo 4, se proporciona otro modelo matemático más general para un sistema presa-depredador con reclutamiento y captura en ambas especies. Este nuevo modelo incorpora un crecimiento de las poblaciones basado en una forma general de reclutamiento y de respuesta funcional del depredador, así como la captura de presas y depredadores a una tasa proporcional a la densidad de sus poblaciones, respectivamente.

Como resultado interesante del estudio de este tercer modelo, se ha demostrado que, para cualquiera de las formas (tradicionales) de reclutamiento y respuesta funcional, la dinámica y las bifurcaciones del sistema están determinadas ahora por un parámetro umbral bidimensional, $\mathcal{R} = (m_1, m_2)$, con $m_1, m_2 > 0$, en lugar de por uno unidimensional, como ocurre usualmente en estos modelos. Como resultado más relevante, se ha demostrado que, si $m_1 > r(0)$ y $m_2 > s(0)$, entonces el punto de equilibrio de extinción es globalmente asintóticamente estable. A partir de los resultados, se construye una partición del espacio de parámetros $\Gamma = \{(m_1, m_2)/m_1 > 0, m_2 > 0\}$ que revela el diagrama de bifurcación. En este contexto, al pasar de una región a otra pueden ocurrir bifurcaciones transcríticas o pitchfork [5] que afectan a los puntos de equilibrio de extinción. Además, el valor del parámetro $(m_1, m_2) = (r(0), s(0))$ constituye un punto de bifurcación cúspide [7] en el espacio de parámetros bidimensional Γ . De la misma forma que en los modelos anteriores, los resultados teóricos han sido validados por simulaciones numéricas, las cuales se han ejecutado utilizando datos estadísticos de poblaciones de peces de los géneros Prochilodus y Pseudoplatystoma.

El modelo propuesto en el capítulo 4 también constituye una novedad para el modelado matemático de las poblaciones biológicas, ya que incorpora una tasa de crecimiento basada en un forma general de reclutamiento y de respuesta funcional del depredador y la captura de depredadores y presas, como sugieren Brauer y Castillo [12] a una velocidad proporcional a su población. Por tanto, los resultados obtenidos

cubren la casuística originada por los diferentes tipos de respuestas funcionales y formas de reclutamiento establecidos tradicionalmente en la literatura, tanto por autores del área de la biomatemática como del área de la biología y la pesca.

Finalmente, en el capítulo 5, se describe una herramienta computacional para la simulación y el análisis de sistemas dinámicos discretos, continuos y estocásticos. Esta herramienta, denominada DSamala Toolbox, permite realizar iteración de funciones, analizar órbitas, determinar y clasificar puntos fijos y periódicos, graficar series temporales, diagramas de bifurcación, soluciones de un sistema, retratos de fase y campos vectoriales, identificar y clasificar puntos de equilibrio, calcular exponentes de Lyapunov, determinar funciones hamiltonianas, y analizar la estabilidad en el sentido de Lyapunov.

Por todo lo anterior, DSamala Toolbox constituye una nueva herramienta computacional que proporciona muchas ventajas en el estudio y la investigación de sistemas dinámicos discretos, continuos y estocásticos, especialmente cuando las ecuaciones que los modelan son difíciles o imposibles de resolver analíticamente.

6.2. Futuras líneas de investigación

A partir de los modelos que hemos propuesto y analizado en esta memoria, algunas líneas de investigación se abren en este campo. Por un lado, están pendientes de analizar modelos donde las tasas de reproducción, muerte natural y mortalidad por captura puedan variar, dependiendo de las condiciones ambientales, temporadas de captura (pesca o caza) y técnicas usadas.

Por otra parte, sería interesante considerar otras formas generales de reclutamiento, que dependan de características especiales del sistema, tales como canibalismo, otras formas de interacción interespecífica (competencia, mutualismo, comensalismo, amensalismo o neutralismo), transmisión de enfermedades, mortalidad por captura de juveniles, barreras impuestas por el hombre que impiden el acceso a las áreas explotables, por ejemplo embalses, las cuales son muy comunes en los rios de agua dulce de gran tamaño.

En el caso de los modelos tipo presa-depredador propuestos en los capítulos 3 y 4, también sería interesante investigar la dinámica de estos sistemas con una respuesta funcional del depredador que dependa de la densidad de ambas poblaciones, presas y depredadores.

Otra línea interesante para investigar sería considerar una distribución espacial en los modelos propuestos, donde la migración no dependa solamente del reclutamiento sino también de las regiones en el espacio ocupadas por las diferentes subpoblaciones de las especies modeladas. Con el fin de hacer esto, se deberían estimar las tasas de migración entre los diferentes hábitas.

Una nueva línea de investigación podría ser el estudio de la versión estocástica de cada modelo que se ha propuesto en esta memoria, lo cual podría conducir a otra aproximación de la dinámica real de las especies, debido a la presencia de aleatoriedad en la mayoría de los sistemas de la naturaleza.

Finalmente, con el fin de ampliar el ámbito de aplicación de la herramienta computacional DSamala Toolbox, se ha pensado programar la aplicación para la solución de sistemas continuos de orden mayor a 3 y la inclusión de más aspectos en el estudio de bifurcaciones.

Bibliografía

- M. Arce. Evaluación del estado de poblaciones de bagre rayado *Pseudoplatystoma magdaleniatum* en la cuenca media del río Magdalena durante la temporada de subienda del 2004. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 32(123):257–266, 2008.
- [2] A.M. Atehortúa, L.M. Ladino, and J.C. Valverde. Population dynamics of a two-stage migratory species with predation and capture. *(under review)*.
- [3] A.M. Atehortúa, L.M. Ladino, and J.C. Valverde. DSamala Toolbox software for analysing and simulating discrete, continuous, stochastic dynamic systems. *Rev. Ing. Investig.*, 32(2):51–57, 2012.
- [4] D. Aubin and A.D. Dalmedico. Writing the history of dynamical systems and chaos: longue durée and revolution, disciplines and cultures. *Historia Math.*, 29:1–67, 2002.
- [5] F. Balibrea, A. Martinez, and J.C. Valverde. Local bifurcations of continuous dynamical systems under higher order conditions. *Appl. Math. Lett.*, 23:230– 234, 2010.
- [6] F. Balibrea and J. C. Valverde. Bifurcations under nondegenerated conditions of higher degree and a new simple proof of the Hopf-Neimark-Sacker bifurcation theorem. J. Math. Anal. Appl., 237:93–105, 1999.
- [7] F. Balibrea and J.C. Valverde. Cusp and generalized flip bifurcations under higher degree conditions. Nonlinear Anal., 52:405–419, 2003.
- [8] E.A. Barbashin. Introduction to the theory of stability. Wolters-Noordhoff series of monographs and textbooks on pure and applied mathematics. Wolters-Noordhoff, 1970.
- [9] O. Bernard and J.L. Gouzé. Global qualitative description of a class of nonlinear dynamical systems. *Artificial Intelligence*, (136):29–59, 2002.

- [10] A.A. Berryman. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology*, 73(5):1530–1535, October 1992.
- [11] R.J.H. Beverton and S.J. Holt. On the dynamics of exploited fish populations. Fish & Fisheries Series, Vol. 11. Chapman and Hall, London, 1993.
- [12] F. Brauer and C. Castillo-Chavez. Mathematical models in population biology and epidemiology. Texts in Applied Mathematics, Vol. 40. Springer, New York, 2001.
- [13] F. Brauer and D.A. Sánchez. Constant rate population harvesting: equilibrium and stability. MRC Technical Summary Report. Mathematics Research Center, University of Wisconsin, 1974.
- [14] M. Brin and G. Stuck. Introduction to dynamical systems. Cambridge University Press, New York, 2003.
- [15] N.F. Britton. Essential mathematical biology. Springer Undergraduate Mathematics Series. Springer, London, 2003.
- [16] E.L. Cadima. Fish stock assessment manual. FAO Fisheries Technical Paper, No. 393. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2003.
- [17] D. Campos and J.F. Isaza. Prolegómenos a los sistemas dinámicos. Colección textos. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 2002.
- [18] D. Campos and J.F. Isaza. Ecología: Una mirada desde los sistemas dinámicos. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, 2006.
- [19] O. Castillo. El recurso pesquero en la sub-cuenca del río Apure. Informe Técnico, Caracas, 1990.
- [20] Coorporación Colombiana Internacional CCI and Instituto Colombiano de Desarrollo Rural INCODER. Pesca y Acuicultura Colombia 2006. Coorporación Colombiana Internacional CCI e Instituto Colombiano de Desarrollo Rural INCODER, Bogotá, 2006.
- [21] F.E. Cellier and E. Kofman. Continuous systems simulation. Springer, New York, 2006.
- [22] J.L. Cifuentes, P. Torres, and M. Frías. *El océano y sus recursos, VI. Bentos y Necton.* El oceano y sus recursos/ The Ocean and It's Resources. Fondo de Cultura Económica, México D.F., 1998.

- [23] J. Csirke. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO Documento Técnico de Pesca, No. 192. FAO, Roma, 1989.
- [24] D. Cushing. Towards a science of recruitment in fish populations. Excelence in Ecology. Ecology Institut, Oldendorf/Scuhe, Germany, 1996.
- [25] D.H. Cushing. The study of stock and recruitment. In: J.A. Gul-land. Fish population dynamics: the implications for management. John Wiley, New York, 1988.
- [26] S.A. Deza, R.S. Bazán, and Z.G. Culquichicón. Bioecología y pesquería de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766; Pisces), doncella, en la región Ucayali. *Fol. Amazon.*, 14(2):5–18, 2005.
- [27] E. Domínguez and S. Ardilla, F.and Bustamante. System-Solver: Una herramienta de código abierto para la modelación de sistemas dinámicos. *Rev. Ing. Investig.*, 30(3):157–164, 2010.
- [28] A.B. Duque, D.C. Taphorn, and K.O. Winemiller. Ecology of the coporo, Prochilodus mariae (Characiformes, Prochilodontidae), and status of annual migrations in western Venezuela. *Environ. Biol. Fishes*, 53(1):33–46, 1998.
- [29] K. Engelborghs, T. Luzyanina, and D. Roose. Numerical bifurcation analysis of delay differential equations using dde-biftool. ACM Trans. Math. Softw., 28(1):1–21, March 2002.
- [30] M.D. Escobar and D.C. Taphorn. Manejo de las poblaciones de bagres Pseudoplatystoma fasciatum y P. tigrinum (Siluriformes, Pimelodidae) del Orinoco, a partir de análisis de variabilidad genética. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales, 164:79–100, 2006.
- [31] FAO. Declaración y plan de acción de Kyoto sobre la contribución sostenible de la pesca a la seguridad alimentaria. Conferencia Internacional sobre la Contribución Sostenible de la Pesca a la Seguridad Alimentaria. Kyoto, Japón, 4-9 de diciembre de 1995. Available in: http://www.fao.org/docrep/006/AC442S/AC442S00.HTM, 2013.
- [32] P.C. Giaquinto and G.L. Volpato. Chemical cues related to conspecific size in pintado catfish, Pseudoplatystoma coruscans. Acta Ethologica, 8(2):65–69, 2005.
- [33] J. Glick and H. Kocak. *Phaser*. Available in: http://www.phaser.com/, 2010.

- [34] A.R. Gonzalez, J. Mendoza, F. Arocha, and A. Márquez. Edad y crecimiento del bagre rayado *Pseudoplatystoma orinocoense* del Orinoco medio en Venezuela. *Zootecnia Trop.*, 28(2):283–293, 2010.
- [35] F. Gordillo. Estabilidad de sistemas no lineales basada en la teoría de Liapunov. Revista Iberoamericana de Automática e Informática Industrial RIAI, 6(2):5– 16, 2009.
- [36] V.N. Govorukhin. *MATDS*. Available in: http://www.math.rsu.ru/mexmat/kvm/matds/, 2010.
- [37] R. Hilborn and C.J. Walters. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics, and uncertainty. Chapman and Hall, New York, 1992.
- [38] M.W. Hirsch and S. Smale. Differential equations, dynamical systems, and linear algebra. Pure and Applied Mathematics, Vol. 60. Academic Press, New York, 1974.
- [39] C. S. Holling. The components of predation as revealed by a study of smallmammal predation of the european pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91(05):293–320, 1959.
- [40] C.S. Holling. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. Memoirs of the Entomological Society of Canada. Entomological Society of Canada, 1965.
- [41] R.A. Holmgren. First course in discrete dynamical systems. Springer-Verlag, New York, 1996.
- [42] T.C. Iles. A review of stock-recruitment relationships with reference to flatfish populations. Neth. J. Sea Res., 32(3/4):399–420, 1994.
- [43] V.S. Ivlev. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, 1961.
- [44] V. Jiménez. Ecuaciones Diferenciales: Cómo Aprenderlas, Cómo Enseñarlas. Universidad de Murcia, 2000.
- [45] N.D. Kazarinoff and P. Van Den Driessche. A model predator-prey system with functional response. *Math. Biosci.*, 39:125–134, 1978.
- [46] A.N. Kolmogorov. Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza. Giornale dell' Istituto Italiano degli Attuari, 7:74–80, 1936.

- [47] C. Kossowshi. Reproducción y crecimiento del bagre zamurito, Calophysus macropterus (Pisces: Pimelodidae) en cautiverio. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas, 32(3):153–278, 1999.
- [48] Y.A. Kuznetsov. Elements of applied bifurcation theory. Applied Mathematical Sciences, Vol. 112. Springer, New York, 2004.
- [49] L.M. Ladino, E.I. Sabogal, and J.C. Valverde. Population dynamics of a predator-prey system with recruitment and capture on both species. *(under review)*.
- [50] L.M. Ladino and J.C. Valverde. Population dynamics of a two-stage species with recruitment. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 36(6):722– 729, 2013.
- [51] J.P. LaSalle and S. Lefschetz. *Stability by Liapunov's direct method: with applications*. Mathematics in science and engineering. Academic Press, 1961.
- [52] J.D. Lebreton. Dynamical and statistical models for exploited populations. Aust. N. Z. J. Stat., 47(1):49–63, 2005.
- [53] P.H. Leslie. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika, 33(3):183–212, 1945.
- [54] P.H. Leslie. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35(3/4):213–245, 1948.
- [55] E.N. Lorenz. Deterministic nonperiodic flow. J. Atmospheric Sci., 20:130–141, 1963.
- [56] A.J. Lotka. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins Company, Baltimore, Baltimore, 1925.
- [57] T.R. Malthus. An essay on the principle of population. J. Johnson, London, 1798.
- [58] B.B. Mandelbrot. Fractals and chaos: the mandelbrot set and beyond. Springer-Verlag, New York, 2004.
- [59] A. Martínez and J.C. Valverde. Bifurcations of continuous dynamical systems under extreme and new transversality conditions. *Appl. Math. Comput.*, 210:33– 38, 2010.

- [60] R.M. May. Stability and complexity in model ecosystems. Number 6 in Monographs in population biology. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 2. ed. edition, 1974.
- [61] R.M. May. Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature, 261(5560):459–467, jun 1976.
- [62] J. Maynard Smith. *Models in ecology*. University Press, Cambridge, 1974.
- [63] P. Miramontes. Predecir el clima es una cosa, predecirlo correctamente es otra. *Ciencias*, 51:4–13, 1998.
- [64] J.I. Mojica, C. Castellanos, J.S. Usma, and R. Álvarez (eds.). Libro rojo de peces dulceacuícolas de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia y Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, 2002.
- [65] K. Murillo, S. Prado, M. Pesquero, and C. Drews. Especies migratorias: activos biológicos, económicos y culturales de las Américas. WHMSI, USWS, WWF, Con el apoyo de: San José, Costa Rica, 2008.
- [66] J.D. Murray. Mathematical biology. Interdisciplinary Applied Mathematics, Vol. 17. Springer, New York, 2002.
- [67] V.V. Nemytskii and V.V. Stepanov. Qualitative theory of differential equations. Dover Books on Advanced Mathematics. Dover Publications, Toronto, 1989.
- [68] S.R. Palmer and J. M. Felsing. A practical guide to feature-driven development. Prentice Hall, 2002.
- [69] E.E. Plagányi. Models for an ecosystem approach to fisheries. FAO Fisheries Technical Paper, No. 477. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2007.
- [70] J. Polking and Arnold D. *Pplane and dfield*. Available in: http://math.rice.edu/ dfield/dfpp.html, 2010.
- [71] R.B. Primack. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Ciencia y Tecnología Series. Fondo de Cultura Económica, México D.F., 2001.

- [72] H. Ramírez, R. Ajiaco, and C. Barreto. Estado actual de la pesca del bocachico (prochilodus mariae) en la orinoquia colombiana. Proyecto de investigación interinstitucional: Universidad de los Llanos (UNILLANOS), Corporación Colombia Internacional (CCI), Instituto Colombiano Agropecuario (ICA) e Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER): Colombia, 2010.
- [73] R.B. Ramos et al. Las matemáticas y su entorno. Aprender a aprender Series. Siglo Veintiuno Editores, México D.F., 2004.
- [74] B.S. Reid. La biología de los bagres rayados Pseudoplatystoma fasciatum y Pseudoplatystoma tigrinum en la cuenca del río Apure, Venezuela. Rev. UNE-LLEZ de Cienc. y Tecnol. Ser. Prod. Agric., 1(1):13–41, 1983.
- [75] W.E. Ricker. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd Can., 11:559–623, 1954.
- [76] M.L. Rosenzweig. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, 171(3969):385–387, 1971.
- [77] M.L. Rosenzweig and R.H. MacArthur. Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. Am. Nat., 97(895):209–223, 1963.
- [78] B.J. Rothschild. Dynamics of marine fish populations. University Press, Cambridge, 1986.
- [79] P. Sparre and S.C. Venema. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca, No. 306/1, Rev. 2. FAO, Roma, 1997.
- [80] S.H. Strogatz. Nonlinear dynamics and chaos, with applications to physics, biology, chemistry and engineering. Perseus Books, New York, 1994.
- [81] M. Tallarico. Surubim. Colecao Meio Ambiente. Serie Estudos: Pesca. Ministerio do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazonia Legal - Instituto Brasileiro do Medio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Brazil, 1997.
- [82] D. Tilman. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology, 75(1):2–16, January 1994.
- [83] C. Torres. Los balances tróficos y los desequilibrios económicos: aproximación a los lagos amazónicos colombianos. *Revista Ambiente y Desarrollo*, 13(25):39–61, 2009.

- [84] A. Tovar. Herramienta para la detección de bifurcaciones locales en sistemas dinámicos no lineales. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 2000.
- [85] P. Turchin. Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis. Number 35 in Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton, 2003.
- [86] J.C. Valverde. Simplest Normal Forms of Hopf-Neimark-Sacker bifurcations. Int. J. Bif. Chaos, 13:1831–1839, 2003.
- [87] J.C. Valverde et al. Symbolic mathematical computing of bifurcations in dynamical systems. J. Comput. Methods Sci. Eng., 4:117–126, 2003.
- [88] P. F. Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corres. Math. et Physique, 10:113–121, 1838.
- [89] P. F. Verhulst. Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. Nouveaux mémoires de l'Academie Royale des Science et Belles-Lettres de Bruxelles, 18:1–41, 1845.
- [90] V. Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558–560, 1926.
- [91] Govaerts W. and Kuznetsov Y. *MatCont.* Available in: http://www.matcont.ugent.be/, 2010.
- [92] J. Wei J. Wang, J. Shi. Predator-prey system with strong allee effect in prey. J. Math. Biol., 62:291–331, 2011.
- [93] R.L. Welcomme. *River fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper, No. 262. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 1985.

Índice Terminológico

amensalismo, 16, 41 bifurcación, 14 cúspide, 110 local, 67, 88 pitchfork, 110 transcrítica, 67, 88, 110 biomasa, 29 capacidad de carga del sistema, 13, 32 captura, 13, 35, 55, 72, 95 proporcional, 38 ciclo, 24 coeficiente de capturabilidad, 59, 76, 97 de depredación, 76 comensalismo, 16, 41 competencia, 16, 41 intraespecífica, 96 conjunto invariante positivo, 60, 77, 98 conversión eficiente de presas en depredadores, 76, 94, 96 crecimiento, 13 densidad poblacional, 29 depredación, 13, 16, 41 desove, 51, 53, 57 diagrama

de bifurcación, 67, 88 de fases, 24 dinámica de dos especies en interacción, 40 de poblaciones, 29 de una sola especie, 29 DSamala Toolbox, 115 ecuación de Verhulst, 33 logística, 32 efecto Allee, 35 esfuerzo constante de captura, 38 de captura, 59, 76, 97 especie detritívora, 53, 58 migratoria, 15, 52, 56 estabilidad global, 64, 65, 84, 105 estado de equilibrio, 23 periódico, 23 explotación, 13 fase posrecluta, 51, 56, 59, 75 prerecluta, 51, 56, 59, 75 flujo de un sistema de EDO, 22 función

de Lyapunov, 27 de Lyapunov estricta, 27 interacción entre especies, 40 multiespecífica, 72 presa-depredador, 54, 74, 93 método directo de Lyapunov, 26 método indirecto de Lyapunov, 25 migración, 13, 52, 56, 59, 72, 75 modelo Beverton-Holt, 59, 75, 94, 111 compensatorio, 34 de depensación crítica, 34 de Leslie, 12 de parches, 13 de Ricker, 94 depensatorio, 34 Kolmogorov, 16, 49 logístico, 12, 32 Lotka-Volterra, 12, 16, 42, 94 malthusiano, 12, 30 Rosenzweig-MacArthur, 46, 94 mortalidad, 13 mutualismo, 16, 41 número básico reproductivo, 31 total de reclutas, 59, 75 neutralismo, 16, 41 parasitismo, 41 población, 58 cerrada, 29 explotable, 51, 56, 58, 72, 73, 75 prerecluta, 56, 58, 73, 74 predación, 42

Prochilodus, 15, 16, 53, 57, 73, 95 mariae, 53, 58, 69 Pseudoplatystoma, 15, 16, 53, 54, 73, 95 fasciatum, 54, 73 punto de equilibrio, 23, 61, 78, 99 de estabilidad ecológica, 64, 86, 107 de extinción, 61, 62, 81, 84, 104, 106hiperbólico, 25 reclutamiento, 13, 51, 56, 59, 72, 75 máximo, 59, 75 recolección, 95 rendimiento constante de captura, 36 máximo sostenible RMS, 40 reproducción, 13 respuesta funcional del depredador, 46, 94, 96 numérica del depredador, 46, 94, 96 simbiosis, 41 sistema presa-depredador, 42, 71, 93 tamaño de la población, 29 tasaconstante de captura, 36 de crecimiento intrínseca, 32 de crecimiento per cápita, 97 de mortalidad natural, 58, 76, 97 de mortalidad per cápita, 30 de mortalidad por captura, 59, 76, 97 de mortalidad total, 59, 76, 97 de reclutamiento, 59, 75 de reclutamiento neta, 96 de reclutamiento per cápita, 96 de reproducción, 58, 75

de reproducción per cápita, 30 neta de crecimiento, 32 neta de crecimiento per cápita, 30, 32 teorema de Kolmogorov, 49 de Lyapunov-LaSalle, 26, 64, 84, 105 de Poincarè-Bendixson, 27, 47, 49, 66 de Vinograd, 16, 23