BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICO MATEMÁTICAS

ANÁLISIS DE LA DINÁMICA DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL DE LA DAPHNIA MAGNA: UN MODELO PARA SU USO EN BIOENSAYOS.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN MATEMÁTICAS APLICADAS

PRESENTA

GERMAIN CID MARTINEZ

DIRECTOR DE TESIS

DR. JORGE VELÁZQUEZ CASTRO

PUEBLA, PUE. 16 MAYO DEL 2018

"Nunca consideres el estudio como una obligación,

sino como una oportunidad para penetrar

en el bello y maravilloso mundo del saber".

Albert Einstein

Agradecimientos

A Dios por darme una maravillosa familia, la dicha de concluir la licenciatura, por mostrarme la luz en distintas etapas de mi vida.

Mi profundo y más sincero agradecimiento a mi asesor Dr. Jorge Velázquez Castro, por confiar en mí dándome la oportunidad de llevar a cabo este proyecto de tesis, por compartirme en gran cantidad de su conocimiento, apoyo, tiempo, paciencia, una buena amistad y motivación para lograr culminar esta tesis.

Agradezco a cada uno de los maestros que me enseñaron un poco del gran maravilloso mundo de las matemáticas y que fueron una gran inspiración para seguir superándome, en particular a mis sinodales, los doctores: Beatriz Bonilla Capilla, Andrés Anzo Hernández y Miguel Robles Pérez, quiénes dedicaron de su tiempo para revisar mí tesis, hacerme observaciones y proporcionarme sugerencias para mejorarla.

Agradezco especialmente a mis padres Manuel Ponciano Cid García y Lucina Mirella Martínez Quintero, por darme la vida, amor, apoyo, comprensión, consejos, confianza, valores y por darme unos buenos hermanos Laura y Manuel, por hacer de mí una persona de bien, por creer en mí, por motivarme para continuar preparándome en mi vida profesional, por los grandes sacrificios que hacen, los amo con todo mi ser.

A mis hermanos por ser parte de mi crecimiento y por mostarme la alegría par seguir creciendo.

A mis amigos y compañeros, por brindarme apoyo, confianza, por sobre todo una buena y sincera amistad desde el comienzo.

Introducción

A lo largo de las ultimas décadas, el problema del medio ambiente asociado con el calentamiento global ha sido un problema que ha involucrado a algunas asociaciones, organizaciones gubernamentales y algunos científicos en colaboración. Una de sus principales preocupaciones es la salud de las personas, la cual se ha visto reflejada en normas sobre los alimentos, sobre calidad de emisiones de CO2 y también se han regulado normas sobre nivel de pH en la calidad del agua. Esta última, por niveles de toxicidad que llegan a perjudicar la salud de personas. La importancia de la medición de toxicidad del agua, recae en que es parte del consumo del ser humano. El análisis de toxicidad se realiza mayormente en lagos, manantiales y algunas presas donde desembocan desechos de fábricas. El proceso para determinar la toxicidad es un proceso realizado a través de análisis químicos, pero estos no perciben los mismos niveles de contaminantes como lo hacen los bioensayos.

La *Daphnia Magna* perteneciente al orden de los cladóceros y es usada en los bioensayos. Este crustáceo es uno de los más usados para la medición de contaminantes, ya que tiene ventajas sobre los estudios electro-químicos y los bioensayos con peces. Al ser una especie diminuta percibe los niveles de tóxicos tanto en su reproducción como su fisiología.

En este trabajo presentamos un modelo matemático diseñado para describir la dinámica poblacional de la *Daphnia Magna* con un sistema de ecuaciones diferenciales. El modelo describe el crecimiento poblacional en relación a la fracción de la población que percibe condiciones de estrés, y la producción de machos, hembras y huevos haploides.

En el capítulo uno se menciona la teoría de las ecuaciones diferenciales que usaremos para construir el modelo matemático. Enunciamos la definición de punto estacionario y los criterios de estabilidad de puntos estacionarios para sistemas autónomos planos de ecuaciones diferenciales.

En el capítulo dos se analizan dos modelos matemáticos de poblaciones: El modelo logístico con una ecuación diferencial ordinaria de primer orden con análisis de estabilidad y el modelo propuesto por Frederick E. Smith, que describe el crecimiento de la daphnia magna en relación a su capacidad de carga y comida.

En el capítulo tres se describe la fisiología de la *Daphnia Magna*, hábitat, metabolismo, reproducción y su ciclo de vida. Además se estudian distintos valores de los parámetros que ayudan al planteamiento del modelo.
Finalmente en el capítulo cuatro se aborda el problema describiendo el ciclo de vida de la *Daphnia Magna*. Planteamos el modelo matemático y hacemos un análisis de estabilidad con ayuda de métodos numéricos. También proponemos una adimenzionalización para el sistema, una manera de escribir el modelo que no involucra unidades. Y resolvemos el sistema de ecuaciones diferenciales del modelo mediante métodos numéricos.
El modelo propuesto describe los dos tipos de reproducción de la *Daphnia Magna*, la utilidad que se puede dar es obtener un indicador del nivel de toxicidad a partir de la fracción de machos que haya dependiendo de las condiciones desfavorables en las que la población se encuentre. Un cultivo de prueba en condiciones favorables se emplearía para calibrar el modelo. Otro cultivo en la muestra se compararía para determinar cuantitativamente la potencia.

Índice general

Introducción I

1. Ecuaciones Diferenciales 1
1.1. Clasificación de ecuaciones diferenciales 1
1.2. Sistema de ecuaciones diferenciales 4
1.2.1. Sistemas Lineales 5
1.2.1.1. Forma Matricial de un Sistema Lineal 6
1.2.2. Eigen-valores y Eigen-vectores. 9
1.3. Sistemas Autónomos Planos 9
1.3.0.1. Soluciones del Sistema 10
1.3.0.2. Análisis de Estabilidad del sistema 10
1.3.0.3. Linealización y estabilidad local 14

2. Modelos Matemáticos de Crecimiento Poblacional de una especie 16
2.1. Modelo de Tipo Logístico con Capacidad de Carga K 16
2.1.1. Puntos de Equilibrio 18
2.1.2. Análisis de Estabilidad 18
2.1.3. Evolución del sistema 18
2.2. Modelo de Daphnia Magna de Smith y Frederick 21

3. Introducción a los Bioensayos 22
3.1. Ecotoxicología 22
3.1.1. Bioensayos y Conceptos Generales 23
3.1.2. Bioensayo de Toxicidad con Daphnia Magna 24
3.1.3. Biología de la Daphnia Magna *Strauss* 24
3.1.3.1. Fisiología y Metabolismo 24
3.1.4. Alimentación 25
3.1.5. Ciclo de Vida y Desarrollo 26
3.1.6. Habitat 29

4. Modelo Matemático de la dinámica poblacional de la Daphnia Magna 30
4.1. Dinámica Poblacional de la Daphnia Magna 30
4.2. Planteamiento del modelo 31
4.2.1. Dinamica Poblacional de la Daphnia Magna con parámetros 32
4.3. Puntos Estacionarios 33
4.4. Análisis de estabilidad 37
4.5. Diagramas de Bifurcación 39
4.6. Fracción de machos óptimo 41
4.7. Evolución del sistema 42

Conclusiones 44

Capítulo 1

Ecuaciones Diferenciales

1.1. Clasificación de ecuaciones diferenciales

Gran parte de los modelos matemáticos están fundamentados por las ecuaciones diferenciales. En este capítulo se presenta formalmente el concepto de una ecuación diferencial y el de un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo de primer orden el cual usaremos en el presente trabajo de tesis. También se mencionan los criterios de estabilidad para puntos de equilibrio de un sistema de ecuaciones diferenciales.

Definición 1 (*[12], pág. 1*)

Una ecuación que involucra una variable dependiente y sus derivadas con respecto a una o más variables independientes se llama ecuación diferencial ***(ED)****.*

Definición 2 (*[14], pág. 2*)

Se dice que una ecuación es ecuación diferencial ordinaria ***(EDO)****, cuando solo contiene derivadas de una o más variables dependientes respecto a una sola variable independiente.*

El orden de una ecuación diferencial depende del orden más alto de la derivada en la ecuación, esto lo podemos representar como: $F(x, y^{'}, y^{''}, ..., y^{(n)}) = 0$. Donde F es una función de $n + 2$ variables, *x* es la variable independiente, *y* y sus derivadas son las variables dependientes.

Definición 3 (*[14], pág. 4*)

Se dice que una ecuación diferencial de n-ésimo orden es lineal si F es lineal en $y^{'}, y^{''}, ..., y^{(n)}$ *esto significa que la ecuación es* $a_n(x)y^{(n)} + a_{n-1}(x)y^{(n-1)} + ... + a_1(x)y^{'} + a_0(x)y - g(x) = 0$.

Otra parte importante es la clasificación cualitativa de ecuaciones diferenciales.

Definición 4

Una ecuación diferencial ordinaria es autónoma cuando la variable independiente no aparece explícitamente en la ecuación o de otra manera si se puede escribir de la forma $F(y, y^{'}) = 0$ *o, dicho de otra forma, si se puede escribir en su forma normal* $\frac{dy}{dx} = f(y)$.

En el planteamiento de una ecuación diferencial es importante hallar su solución, ya que esta ayuda a interpretar el fenómeno en estudio.

Definición 5 (*[14], pág. 5*)

Cualquier función $f(y)$ *definida en un intervalo* I *que tenga al menos* n *derivadas continuas en I, tales que se sustituyen en una ecuación diferencial ordinaria de* n*-ésimo orden y simplifican la ecuación a una identidad, se dice que es una solución de dicha ecuación en el intervalo* I.

Además de encontrar una solución para una ecuación diferencial, es importante el análisis de los puntos estacionarios, valores constantes de la solución de f(y).

Definición 6 (*[14]*)

Se dice que x^* *es un punto estacionario o punto de equilibrio de una ecuación diferencial si satisface la igualdad* $f(x^*) = 0$.

Definición 7 (*[11],pág. 66*)

Sea y=c una solución de equilibrio de f(y). Decimos que c es estable si para cada $\epsilon > 0$, *existe un* $\delta > 0$ *tal que si u es una solución que satisface* $|u(x_0) - c| < \delta$ *para cierto* x_0, *entonces* $|u(x) - c| < \epsilon$ *para todo* $x >= x_0$. *Si se puede elegir* δ *de modo que* $|u(x_0) - c| < \delta$ *implique* $\lim_{t \gcd \infty} u(x) = c$ *decimos que c es asintóticamente estable. Si c no es estable decimos que es inestable.*

Es importante analizar la estabilidad del punto de equilibrio, el siguiente teorema nos da un criterio.

Teorema 8 (*[11], pág. 67*)

Sea x^* *un punto critico de la ecuación diferencial autónoma* $x^{'} = g(x)$, *donde* g *es derivable en* x^*.

1. *Si* $g^{'}(x^*) < 0$, *entonces* x^* *es un punto crítico asintóticamente estable.*
2. *Si* $g^{'}(x^*) > 0$, *entonces* x^* *es un punto crítico inestable.*

La demostración del teorema se encuentra en la página 67 de [11].
Los puntos estacionarios son utilizados para analizar la dinámica del modelo, que en algunas ocasiones dependen de parámetros desconocidos.

1.2. Sistema de ecuaciones diferenciales

Los modelos biológicos poblacionales más conocidos (de interacción y competencia) como el modelo de Lotka-Volterra y el modelo de Mutualismo utilizan sistemas de ecuaciones diferenciales autónomos.
Un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias esta compuesto por dos o más ecuaciones que implican derivadas de dos o mas funciones desconocidas de variable independiente [14].

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(t,x,y) \\ \frac{dy}{dt} &= g(t,x,y) \end{aligned} \tag{1.1}$$

Una solución de un sistema como el anterior es un par de funciones diferenciables, $x = \Phi_1(t)$ y $y = \Phi_2(t)$, que satisfacen cada ecuación del sistema en un intervalo común I.

Para el sistema (1.1) hallar los puntos estacionarios significa hallar la solución al siguiente sistema:

$$\begin{aligned} f(x^*, y^*) &= 0 \\ g(x^*, y^*) &= 0 \end{aligned} \tag{1.2}$$

Es decir, encontrar dos puntos (x^*, y^*) que satisfagan el sistema de ecuaciones (1.2) simultáneamente.

En seguida mencionaremos la teoría de puntos estacionarios de los sistemas de ecuaciones diferenciales de primer orden.

1.2.1. Sistemas Lineales

Un sistema de ecuaciones de n variables dependientes con n incognitas de ED Lineales como el siguiente

$$P_{11}\frac{d}{dt}x_{11} + P_{12}\frac{d}{dt}x_{12} + P_{13}\frac{d}{dt}x_{13} + \cdots + P_{1n}\frac{d}{dt}x_{1n} = b_1(t)$$

$$P_{21}\frac{d}{dt}x_{21} + P_{22}\frac{d}{dt}x_{22} + P_{23}\frac{d}{dt}x_{23} + \cdots + P_{2n}\frac{d}{dt}x_{2n} = b_2(t)$$

$$\vdots \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad \vdots$$

$$P_{n1}\frac{d}{dt}x_{n1} + P_{n2}\frac{d}{dt}x_{22} + P_{n3}\frac{d}{dt}x_{n3} + \cdots + P_{nn}\frac{d}{dt}x_{nn} = b_n(t).$$

Podemos escribirlo en su forma normal si el orden de derivación de las variables dependientes es uno, a este sistema también se le llama **sistema de primer orden**:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= g_1(t, x_1, x_2, \cdots, x_n) \\ \frac{dx_2}{dt} &= g_2(t, x_1, x_2, \cdots, x_n) \\ \vdots &\qquad\qquad \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= g_n(t, x_1, x_2, \cdots, x_n). \end{aligned} \tag{1.3}$$

Si cada $g_1, g_2, \ldots, g_n$ presenta linealidad con respecto a las variables dependientes $x_1, x_2, \ldots, x_n$ del sistema (1.3) entonces tiene la **forma normal** de un sistema de ecuaciones lineales de primer orden:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= a_{11}(t)x_{11} + a_{12}(t)x_{12} + a_{13}(t)x_{13} + \cdots + a_{1n}(t)x_{1n} + f_1(t) \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_{21}(t)x_{21} + a_{22}(t)x_{22} + a_{23}(t)x_{23} + \cdots + a_{2n}(t)x_{2n} + f_2(t) \\ \vdots &\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= a_{n1}(t)x_{n1} + a_{n2}(t)x_{22} + a_{n3}(t)x_{n3} + \cdots + a_{nn}(t)x_{n} + f_n(t). \end{aligned} \tag{1.4}$$

Escrito de esta manera, y suponiendo que los coeficientes a_{ij} y las funciones f_i son continuas en un intervalo I, nos estamos refiriendo a un **sistema lineal** para $i = 1, 2, \ldots, n$, el **sistema lineal** es **homogéneo** cuando $f_i = 0$.

1.2.1.1. Forma Matricial de un Sistema Lineal

Escribir un sistema lineal homogéneo o no homogéneo de forma matricial es de gran utilidad para hacer un análisis de estabilidad.

Sean $\mathbf{X}$, $\mathbf{A}(t)$ y $\mathbf{F}(t)$ las siguientes matrices

$$\mathbf{X} = \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{pmatrix}, \quad \mathbf{A}(t) = \begin{pmatrix} a_{11}(t) & a_{12}(t) & \cdots & a_{1n}(t) \\ a_{21}(t) & a_{22}(t) & \cdots & a_{2n}(t) \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ a_{n1}(t) & a_{n2}(t) & \cdots & a_{nn}(t) \end{pmatrix}, \quad \mathbf{F}(t) = \begin{pmatrix} f_1(t) \\ f_2(t) \\ \vdots \\ f_n(t) \end{pmatrix}.$$

De esta forma, el sistema de ecuaciones (1.3) puede re-escribire en forma matricial como:

$$\frac{d}{dt}\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11}(t) & a_{12}(t) & \cdots & a_{1n}(t) \\ a_{21}(t) & a_{22}(t) & \cdots & a_{2n}(t) \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ a_{n1}(t) & a_{n2}(t) & \cdots & a_{nn}(t) \end{pmatrix}\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f_1(t) \\ f_2(t) \\ \vdots \\ f_n(t) \end{pmatrix}.$$

O en otras palabras, como:

$$X' = AX + f \tag{1.5}$$

En este caso un sistema homogéneo en su forma matricial esta dada por la ecuación:

$$X' = AX \tag{1.6}$$

La solución de un sistema homogéneo lineal es un vector, llamado **vector solución**.

Definición 9

Un vector solución en un intervalo I es un vector de la forma:

$$\boldsymbol{X} = \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{pmatrix}$$

cuyas entradas son funciones derivables que satisfacen el sistema (1.5) y también del sistema (1.6).

Equivale a n funciones escalares $x_1 = \Phi_1(t), x_2 = \Phi_2(t), \ldots, x_n = \Phi_n(t)$, que para fines de interpretación de un modelo desde el punto de vista geométrico lo podemos ver como un conjunto de ecuaciones paramétricas de una curva en el espacio. Cuando $n = 2$ las ecuaciones $x_1 = \Phi_1(t), x_2 = \Phi_2(t)$ representan una **trayectoria** en el plano (x_1, x_2) llamado **plano fase**.

Definición 10

*Sea $X_1, X_2, \ldots, X_k$ un conjunto de vectores solución de un sistema homogéneo en un intervalo I. Se dice que el conjunto es **linealmente dependiente** en I si existen constantes $c_1, c_2, \ldots, c_k$ no todas cero, tales que:*

$$c_1X_1 + c_2X_2 + \ldots + c_kX_k = 0$$

*para toda t en el intervalo. Si no es dependiente diremos que el conjunto es **linealmente independiente***

Un concepto que nos da un criterio de independencia, es el determinante.

Teorema 11

Sean:

$$X_1 = \begin{pmatrix} x_{11} \\ x_{21} \\ \vdots \\ x_{n1} \end{pmatrix}, \quad X_2 = \begin{pmatrix} x_{12} \\ x_{22} \\ \vdots \\ x_{n2} \end{pmatrix}, \quad X_n = \begin{pmatrix} x_{1k} \\ x_{2k} \\ \vdots \\ x_{nk} \end{pmatrix}$$

*k vectores solución del sistema homogéneo (1.6) en un intervalo I. Entonces el conjunto de vectores solución es linealmente independiente en I, si y solo si el **Wronskiano** es distinto de cero, e.i;*

$$W(X_1, X_2, \ldots, X_k) = \begin{vmatrix} x_{11} & x_{12} & \ldots & x_{1k} \\ x_{21} & x_{22} & \ldots & x_{2k} \\ \vdots & & & \vdots \\ x_{k1} & x_{k2} & \ldots & x_{kk} \end{vmatrix} \neq 0$$

La demostración se encuentra en la página 119 y 120 de [5].
El conjunto de vectores solución de un sistema homogéneo de ecuaciones en un intervalo I que son linealmente independientes forman un **conjunto fundamental de soluciones**.

1.2.2. Eigen-valores y Eigen-vectores.

Para el estudio de estabilidad de los puntos estacionarios de un sistema homogéneo de la forma **X' = AX**, donde **A** es una matriz de $n \times n$, es necesario hallar la solución de $det(A - \lambda I) = 0$, es decir $|A - \lambda I| = 0$ denominada **ecuación característica** o **polinomio característico** de la matriz A, el cual tiene como raíces los eigenvalores de **A**.
Existen distintos casos en las solución del polinomio característico: eigenvalores reales y distintos, eigenvalores repetidos y eigenvalores con valores complejos.
Analizar los puntos estacionarios con ayuda de los eigenvalores, ayuda a tener una interpretación física del punto de equilibrio.
Cuando la matriz del sistema dinámico tiene n-eigenvalores distintos, entonces se pueden encontrar n-eigenvectores linealmente independientes que forman un conjunto fundamental de soluciones.

1.3. Sistemas Autónomos Planos

En algunos sistemas biológicos descritos por ecuaciones diferenciales, nos encontramos con casos no lineales. Aquí abordamos la teoría necesaria para el análisis de dichos sistemas.

Definición 12

Un sistema de ecuaciones diferenciales lineal de primer orden es ***autónomo*** *si se puede escribir de la siguiente manera:*

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= g_1(x_1, x_2, \cdots, x_n) \\ \frac{dx_2}{dt} &= g_2(x_1, x_2, \cdots, x_n) \\ \vdots & \qquad\qquad \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= g_n(x_1, x_2, \cdots, x_n). \end{aligned} \tag{1.7}$$

Como ya mencionamos en la sección anterior puede escribirse en su forma **vector columna** como **X' = g(X)** donde el sistema (1.6) es un caso particular. En nuestro problema el sistema se escribe de la siguiente manera:

$$\mathbf{X} = \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{pmatrix}, \quad \mathbf{g}(t) = \begin{pmatrix} g_1(x_1, x_2, \ldots, x_n) \\ g_2(x_1, x_2, \ldots, x_n) \\ \vdots \\ g_n(x_1, x_2, \ldots, x_n) \end{pmatrix}.$$

1.3.0.1. Soluciones del Sistema

Existen tres distintos tipos de solución:

- **Constante**, $x(t) = x_0, y(t) = y_0$ (llamados **puntos de equilibrio**) donde $X'(t) = 0$.
- **Arco**, $x = x(t), y = y(t)$ el cual define una curva que no se cruza consigo misma.
- **Ciclo**, donde p es el periodo de la solución, tomando en cuenta que $X(t + p) = X(t)$.

1.3.0.2. Análisis de Estabilidad del sistema

Enunciaremos el siguiente teorema que nos da un criterio para el análisis.

Teorema 13

Sea $X' = AX$ un sistema lineal autónomo, donde A es una matriz de 2×2, $\Delta = det(A)$ y $\tau = tr(A)$

1. *Si $\Delta < 0$ entonces el sistema tiene un punto silla en el origen.*
2. *Si $\Delta > 0$ y $\tau^2 - 4\Delta \geq 0$ entonces el sistema tiene un nodo en el origen. Es estable si $\tau < 0$ e inestable si $\tau > 0$.*
3. *Si $\Delta > 0$, $\tau^2 - 4\Delta < 0$ y $\tau \neq 0$ entonces el sistema tiene un espiral en el origen. Es estable si $\tau < 0$ e inestable si $\tau > 0$.*
4. *Si $\Delta > 0$ y $\tau = 0$ entonces el sistema tiene un punto centro en el origen.*

La demostración de este teorema se encuentra en la página 25 y 26 de [10].

Como ilustración para el teorema anterior, abordamos dos ejemplos de sistemas autónomos para analizar sus eigenvalores y su interpretación en el diagrama fase.

Ejemplo 1 Sea el siguiente sistema:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 2x + 3y \\ \frac{dy}{dt} &= 2x + y. \end{aligned} \tag{1.8}$$

Obtenemos la matriz de coeficientes, la determinante de la matriz y su traza.

$$A = \begin{pmatrix} 2 & 3 \\ 2 & 1 \end{pmatrix}, \Delta A = -4, \tau A = 3 \quad \lambda_{1,2} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2} = \frac{3 \pm 5}{2}.$$

Así, las raíces del polinomio característico son $\lambda_1 = 4$ y $\lambda_2 = -1$ con sus respectivos eigenvectores:

$$V_1 = \begin{pmatrix} 3 \\ 2 \end{pmatrix} \quad y \quad V_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}.$$

La solución general del sistema es $X = V_1 e^{4t} + V_2 e^{-t}$. Si $X(0) = X_0$ esta en la recta $y = -x$, entonces $X(t)$ tiende a 0. Para cualquier otra condición inicial, X(t) no tiene limite en las direcciones determinadas por V_1. En otras palabras, la recta $y = \frac{2}{3}x$ es una asíntota para todas estas curvas solución (ver Figura 1.1).

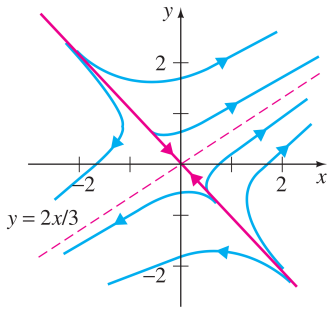
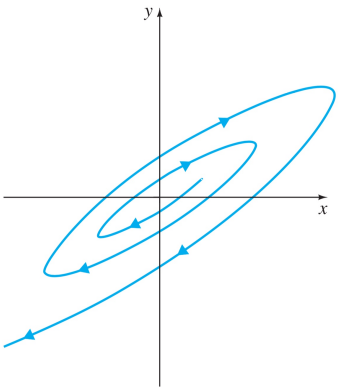


Figura 1.1: Punto silla del sistema (1.8), Fuente [14]

Ejemplo 2 Ahora de manera general, analizamos el caso en el que el polinomio característico cumple $\tau^2 - 4\Delta < 0$, es decir, tenemos dos eigenvalores complejos $\lambda_1 = a + ib$ y $\lambda_2 = a - ib$. Si $V_1 = B_1 + iB_2$ es el eigenvector asociado a λ_1, la solución general se puede escribir como $X(t) = c_1X_1(t) + c_2X_2(t)$, donde:

$$X_1(t) = (B_1 \cos bt - B_2 \sin bt)e^{at}, X_2(t) = (B_2 \cos bt - B_1 \sin bt)e^{at}$$

En el caso $a \neq 0$ cuando $a < 0, e^{at} \to 0$. Las soluciones tienen forma de espirales elípticas, y cada vez mas se van acercando al origen, a esto le llamamos **punto espiral estable**. De lo contrario($a > 0$), las espirales se alejan cada vez mas del origen, y en este caso, al punto lo llamamos **punto espiral inestable** (ver Figura1.2).



b) Punto espiral inestable

Figura 1.2: Espiral inestable, Fuente [14]

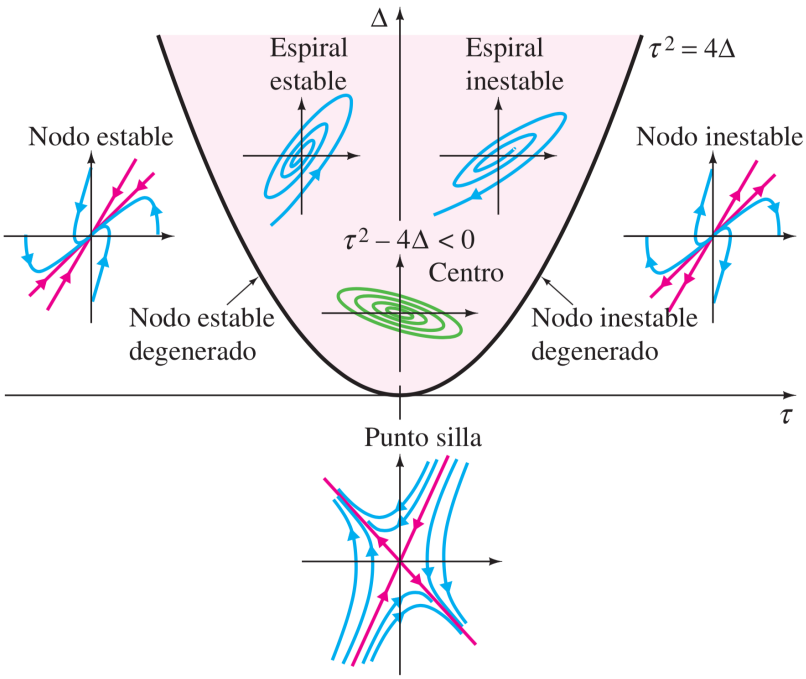


Figura 1.3: Casos de estabilidad, Fuente [14]

La imagen 1.3 resume los distintos tipos de puntos que se pueden presentar en un diagrama fase de un sistema de dos dimensiones, con ayuda de la determinante y la traza de la matriz del sistema que se estudie podremos obtener la forma de cada solución.

1.3.0.3. Linealización y estabilidad local

Podemos clasificar los puntos críticos a partir de su linealización. La linealización de una función derivable f en un punto $(x_0, f(x_0))$ es la ecuación de la recta tangente a la de f en ese punto: $y = f(x_1) + f^{'}(x_1)(x - x_1)$. Para puntos cercanos a x_1, los puntos en f se acercan a los puntos de la recta tangente, por lo que $y(x)$ resultantes con esta ecuación se pueden utilizar como aproximaciones de los valores correspondientes de $f(x)$.

Definición 14

Sea X_1 un punto critico de un sistema y sea $X = X(t)$ la solución que satisface la condición inicial $X(0) = X_0$, donde $X_0 \neq X_1$. Se dice que X_1 es un ***punto critico estable*** *cuando, dado cualquier radio $\rho > 0$, hay un radio correspondiente $r > 0$ tal que si la posición inicial X_0 satisface $|X_0 - X_1| < r$, entonces la solución X_t correspondiente satisface $|X(t) - X_1| < \rho$ para todo $t > 0$. Si ademas, $t \xrightarrow{f} \infty X(t) = X_1$, siempre que $|X_0 - X_1| < r$,se dice que X_1 es un* ***punto crítico asintóticamente estable****.*

Definición 15

Sea X_1 un punto crítico de un sistema y $X = X(t)$ la solución que stisface la condición inicial $X(0) = X_0$, donde $X_0 \neq X_1$. Se dice que X_1 es un ***punto crítico inestable*** *si hay un disco de radio $\rho > 0$ tal que para toda $r > 0$, existe al menos, una posición inicial X_0 que cumple $|X_0 - X_1| < r$, sin embargo la solución correspondiente $X(t)$ satisface $|X(t) - X_1| \geq \rho$ para al menos un $t > 0$.*

Es importante descatar que por mas pequeña que sea la vecindad de X_1, puede encontrar una posición inicial X_0 que pertenezca a la solución y salga de un disco de radio ρ para algún tiempo t. Como ya lo hemos mencionado, las complejidades de los sistemas de ecuaciones no lineales, hacen, que hallar los puntos críticos y analizar su estabilidad es comúnmente imposible de determinar explícitamente.

Ahora, si tenemos el sistema original $X^{'} = g(X)$ se puede aproximar en una vecindad del punto critico que se este analizando, con el sistema lineal $X^{'} = A(X - X^{*})$.

Definición 16

*Se llama **A** a la **matriz Jacobiana** evaluada en un punto critico X^*, y se denota por $g^{'}(X^*)$.*

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial P}{\partial x}|_{(x^*,y^*)} & \frac{\partial P}{\partial y}|_{(x^*,y^*)} \\ \frac{\partial Q}{\partial x}|_{(x^*,y^*)} & \frac{\partial Q}{\partial y}|_{(x^*,y^*)} \end{pmatrix}$$

Donde el sistema g(X) = (P(x,y),Q(x,y)).

Si hacemos $H = X - X^*$, entonces el sistema lineal $X^{'} = A(X - X^*)$, se transforma en $H^{'} = AH$ como lo vimos en la sección anterior (Teorema 12). El punto crítico $X = X^*$ para $X^{'} = A(X - X^*)$ corresponde al punto crítico $H = 0$ para $H^{'} = AH$. Con el siguiente sistema podemos llegar a esta misma idea para el punto crítico X^*que con el teorema anterior.

Utilizando la matriz jacobiana, en [14] se enuncia un criterio para el análisis de estabilidad de puntos de equilibrio que dice:

1. Si los eigenvalores de $A = g^{'}(X^*)$ tienen parte real negativa, entonces X^* es un punto crítico asintóticamente estable.

2. Si $A = g^{'}(X^*)$ tiene un eigenvalor con parte real positiva, entonces X^* es un punto crítico inestable.

En particular, para el punto estacionario cero tenemos los siguiente criterios.

Teorema 17

Sean λ_1 y λ_2 los eigen-valores del punto critico 0 del sistema autónomo plano $X^{'} = g(X)$.

1. *Si λ_1 y λ_2 son reales, distintas y con el mismo signo entonces el punto critico 0 es un nodo.*

2. *Si λ_1 y λ_2 son reales, distintas y con signos opuestos entonces el punto critico 0 es un punto silla.*

3. *Si λ_1 y λ_2 son complejos conjugados con parte real, entonces el punto critico 0 es un espiral.*

La demostración de este teorema se encuentra en [12] paginas 455-462.

Capítulo 2

Modelos Matemáticos de Crecimiento Poblacional de una especie

En este capítulo, abordamos el Análisis de Modelos Matemáticos ya propuestos en la literatura que describen el crecimiento poblacional de una especie. También analizamos uno de estos modelos con sus puntos estacionarios, la estabilidad de estos y la solución de la ecuación diferencial para ver el comportamiento de la población en el tiempo.

2.1. Modelo de Tipo Logístico con Capacidad de Carga K

La dinámica poblacional estuvo principalmente enfocada al crecimiento de la población humana, descrita con ecuaciones diferenciales. El que hizo el primer intento de modelar la dinámica poblacional fue Thomas Malthus un economista inglés, quien propuso un modelo en 1978 [14], donde su suposición era que el crecimiento con respecto al tiempo era proporcional con respecto a la población existente *P*. Representado con la siguiente ecuación

$$\frac{dP}{dt} = kP$$

donde k es una constante de proporcionalidad. Este modelo fue de gran utilidad para describir el crecimiento poblacional de los Estados Unidos entre los años 1790 y 1860, aunque ahora existan nuevos y mejores modelos, el crecimiento de bacterias se sigue calculando con ayuda de ese modelo.

La tasa especifica o relativa de crecimiento está definida por

$$\frac{dP}{Pdt}$$

donde ya habiamos mencionado k es una constante que en otras palabras representa cuanto aporta cada individuo al crecimiento de la población. Con la hipótesis de que el crecimiento de la población solo depende de la población inicial P, un modelo poblacional ahora lo podemos escribir como:

$$\frac{dP}{Pdt} = f(P) \quad ó \quad \frac{dP}{dt} = Pf(P) \tag{2.1}$$

En el modelo de Malthus la población no tienen un limite en cuanto a su crecimiento, podría seguir creciendo exponencialmente, pero en la vida real, las especies tienen un medio ambiente limitado. Lo que queremos es elegir Pf(P) de modo que f(P)=r>0 cuando la población sea pequeña y f(P) disminuya cuando P crezca. La hipótesis más sencilla es que $f(P)$ es lineal, es decir, $f(P) = c_1P + c_2$. Si aplicamos las condiciones $f(0) = r$ y $f(K) = 0$, tenemos que los coeficientes son $c_2 = r$ y $c_1 = -r/K$, respectivamente, y así tenemos una nueva forma para $f(P) = r - (r/K)P$. de modo que la ecuación (1) se transforma en:

$$\frac{dP}{dt} = rP\left(1 - \frac{P}{K}\right). \tag{2.2}$$

El interés sobre el estudio de la dinámica poblaciónal se extendió a nivel celular y de igual manera con pequeñas especies, ya que estas tienen un gran uso en la biología. Los ensayos biológicos o pruebas de toxicidad, son herramientas para la evaluación de toxicidad aguda en cuerpos de agua dulce, así como aguas residuales industriales, efluentes agrícolas, municipales y sustancias puras, combinadas o lixiviados. Los bioensayos tienen aplicación en el diagnóstico ambiental de los efectos biológicos, el cual es estudiada por la *ecotoxicología* rama que definió Butler en 1978, el cual hace un estudio y análisis sobre poblaciones y comunidades de ecosistemas definidos.

2.1.1. Puntos de Equilibrio

Ahora, igualando la ecuación a cero y resolviendo obtenemos los puntos estacionarios:

$$rP\left(1-\frac{P}{K}\right)=0$$

Está ecuación tiene dos puntos estacionarios (dos raíces) y son:

$$P_1=0 \wedge P_2=K$$

2.1.2. Análisis de Estabilidad

Solo tenemos que derivar $f(P)=rP\left(1-\frac{P}{K}\right)$ y evaluar nuestros puntos estacionarios P_1 y P_2.

$$\frac{df(P)}{dP}=r-\frac{2rP}{K}.$$

Evaluando nuestro primer punto estacionario $P_1=0$

$$\begin{aligned} f'(P_1) &= r \\ &\therefore \quad P_1=0 \text{ es inestable.} \end{aligned}$$

Del mismo modo para nuestro segundo punto $P_2=K$ tenemos:

$$\begin{aligned} f'(P_2) &= r-2r &&= -r \\ &\Longrightarrow && -r<0 \text{ ya que r >0} \\ &\Longrightarrow && P_2=K \text{ es un punto estable.} \end{aligned}$$

2.1.3. Evolución del sistema

Para este modelo, la ecuación que describe el sistema es fácil de encontrar, pues la ecuación diferencial la resolvemos por separación de variables.

Tomando la ecuación (2.2), llamemos a $a=r$ y a $b=\frac{r}{K}$ así podemos ver la ecuación como

$$\frac{dP}{dt}=P(a-bP).$$

Separando las variables *P* y *t* tenemos

$$\begin{aligned} (a+b)dP &= dt \\ a+b &= t+C \\ ln|a| &= at+aC \\ \frac{P}{a-bP} &= C_1e^{at}. \end{aligned}$$

Haciendo un despeje y simplificando escribimos a P en función del tiempo y de los parámetros

$$P(t) = \frac{aC_1}{bC_1 + e^{-at}} \tag{2.3}$$

El valor de C_1 depende de las condiciones iniciales, de manera general podemos analizar que $P(0) = P_0$. De modo que al sustituir en (2.3) tenemos la siguiente igualdad.

$$P_0 = \frac{aC_1}{bC_1 + 1}$$
$$C_1 = \frac{P_0}{a - bP_0}$$

Sustituyendo en P(t), tenemos:

$$\begin{aligned} P(t) &= \frac{a\frac{P_0}{a-bP_0}}{b\frac{P_0}{a-bP_0} + e^{-at}} \\ &= \frac{\frac{aP_0}{a-bP_0}}{\frac{bP_0+(a-bP_0)e^{-at}}{a-bP_0}} \\ &= \frac{aP_0}{bP_0 + (a - bP_0)e^{-at}} \end{aligned}$$

Al sustituir $a = r$ y $b = \frac{r}{K}$ obtenemos la evolución de la población en el tiempo y esta dada por

$$P(t) = \frac{rP_0}{\frac{r}{K}P_0 + r(1 - \frac{P_0}{K})e^{-rt}} \tag{2.4}$$

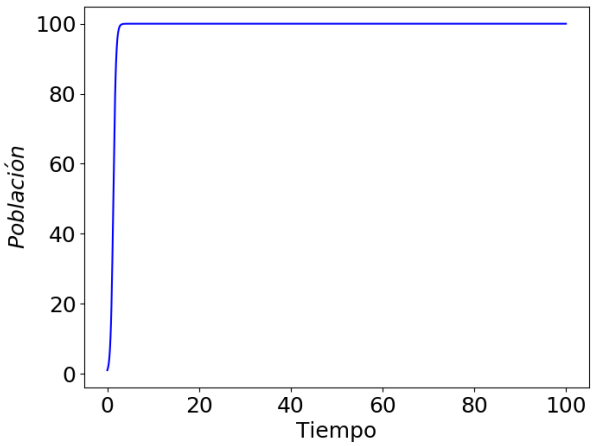


Figura 2.1: Dinámica del Modelo de Malthus

La imagen figura 2.1 muestra la evolución de la solución de la ecuación (2.2) con una condición inicial $P_0 = 1$, capacidad de carga $K = 50$ y una tasa de reproducción $r = 2.5$ por unidad de tiempo.

Con un fin didáctico, hemos creado una trabajo de Geogebra, un software matemático utilizando deslizadores, los deslizadores son herramientras dentro del software que permiten modificar con animación o con ayuda del mouse los valores de cualquier parámetro de una función. En nuestro caso sobre los parámetros del modelo, que permite visualizar la evolución del sistema, el cual puede consultar en : https://ggbm.at/YvKJQXZ6

2.2. Modelo de Daphnia Magna de Smith y Frederick

La Daphnia Magna es un organismo comúnmente utilizado en bioensayos para la prueba de toxicidad de una sustancia. Sus dimensiones van de 1mm a 1,5mm en su etapa juvenil y de 4mm a 6mm en los adultos. Tiene un ciclo de vida corto, este micro-crustáceo pertenece al suborden cladocero. Se desarrolla principalmente en comunidades dulceacuícolas. Presenta como principal característica gran sensibilidad a una amplia gama de compuestos tóxicos, permitiendo así su uso internacional en pruebas toxicológicas.
Frederick E. Smith en 1963 realizo un modelo que describía el crecimiento poblacional de la Daphnia magna en cultivos. Tomando en cuenta la capacidad de carga y comida [13].

$$\frac{dM}{dt} = rM\left[\frac{K-M}{K+\frac{r}{c}M}\right] \tag{2.5}$$

donde:
M = masa de la población(miligramos de peso seco)
K = valor de M en saturación, cuando $\frac{dM}{Mdt}$ es cero
t = tiempo (días)
r = tasa de incremento con comida ilimitada (mg/mg/día)
c = tasa de de masa en la población en saturación

Para este modelo se hicieron las siguientes suposiciones:

1.La ley de acción de masa, como se expresa en la ecuación logística, aplicada al sistema usando tasa de comida como la medida del tamaño de la población.

2.La relación entre la tasa de tamaño de comida y biomasa puede ser descrito con una simple regresión lineal involucrando la tasa de crecimiento especifico.

3.Las eficiencias de conversión de comida dentro de nueva masa y dentro remplazo de masa son similares.

4.La tasa de remplazo en saturación pueden ser usadas para estimar la tasa reemplazo en todas las densidades de población.
Las estimaciones de las 3 constantes, r, c, y K, son necesarias para una comparación de datos y teoría.

Si bien este modelo, permite conocer la población de la Daphnia, no se están tomando en cuenta los huevos de resistencia y Daphnia machos, que en nuestro caso si hacemos.

Capítulo 3

Introducción a los Bioensayos

En este capitulo mencionamos información sobre los ensayos de toxicidad, la importancia que tienen en Ecología. También nos enfocamos en las pulgas acuáticas del genero Daphnia. Exponemos las características fisiológicas, los modos de reproducción y cuales son los principales factores que inducen a la reproducción sexual del crustáceo, así como el tipo de alimentación que tiene.

3.1. Ecotoxicología

Una de las principales ramas de la Toxicología es la ecotoxicología definida en 1964 por Rene Truhaut y en 1978 por Gordon Cecil Butler [2]. Se encarga del estudio y análisis de efectos de agentes químicos y físicos sobre organismos vivos. Particularmente sobre poblaciones y comunidades de ecosistemas. Su aplicación tiene como objetivo la creación de protocolos de ensayo para que estos se utilicen como principal herramienta de predicción temprana el cual permita definir umbrales aceptables, con niveles de confianza válidos, y funcionen como guía de estandarización a organismos de protección ambiental y regularización.

En la mayoría de los casos no es posible la inhibición de la toxicidad, las agencias u organismos de protección ambiental deben definir la proporción de mortalidad o la disminución del crecimiento de las especies expuestas, sin embargo, los ensayos de toxicidad y los modelos de extrapolación no son suficientes para encarar este tipo de problemas. El problema de interés está relacionado con la evaluación de los efectos sobre la producción y subsistencia de las poblaciones.

3.1.1. Bioensayos y Conceptos Generales

Los ensayos biológicos también conocidos como bioensayos, funcionan como herramientas para el diagnóstico adecuado del efecto de agentes físicos y químicos sobre organismos de prueba. En [2] formalmente se define como:

Definición 18

Un ensayo en el cual el poder o potencia de una sustancia es medido a través de la respuesta de organismo vivos o sistemas vivientes.

Los efectos pueden ser tanto inhibir como magnificar el comportamiento de los organismos, como lo son: muerte, proliferación, crecimiento, reproducción y cambios morfológicos, fisiológicos. Los ensayos, se definen de acuerdo a:

- Duracion: corto, mediano y largo plazo.
- Método utilizado para incorporar la muestra al sistema de ensayo: estático, con renovación o de flujo continuo.
- Propósito para el cual son utilizados: Control de calidad de vertidos, evaluación de compuestos específicos, toxicidad relativa, sensibilidad relativa, etcetera.

Ahora definimos conceptos que son importantes en los ensayos de toxocidad, definidos también en [2].

Definición 19

Contaminante: La presencia de cualquier agente físico, químico o biológico o de combinaciones de los mismos en lugares, formas y concentraciones tales y con una duración que sean o puedan ser nocivos para la salud o bienestar de la población o perjudiciales para la vida animal y vegetal.

Definición 20

Toxicidad aguda: efecto adverso (letal o subletal) inducido sobre los organismos de ensayo en prueba durante un periodo de exposición del material de ensayo, usualmente de pocos días.

Definición 21

Toxicidad crónica: efectos tóxicos a largo plazo relacionados con cambios en el metabolismo, crecimiento o capacidad de supervivencia.

3.1.2. Bioensayo de Toxicidad con Daphnia Magna

Los ensayos de toxicidad con Daphnia magna, permiten determinar la letalidad potencial de sustancias químicas puras, aguas industriales y residuales domesticas, lixiviados, aguas subterráneas o superficiales, agua potable y también agua del subsuelo (poro de sedimentos). En estas pruebas con daphnia magna, neonatos menores de 24h de edad son expuestos a la muestra o compuesto que se desea analizar, por un periodo de 48h. Al finalizar, se cuantifica la cantidad de organismos muertos. Con estos se establece el porcentaje de mortandad ocasionada.

3.1.3. Biología de la Daphnia Magna *Strauss*

3.1.3.1. Fisiología y Metabolismo

Las *Daphnias Magna* son crustáceos planctónicos que pertenecen a *Phyllopoda* también llamados *Brachiopoda* pertenecientes a la familia de los Cladoceros. Tienen una pared doble, entre la cual fluye la hemolinfa y que es parte de la cavidad del cuerpo.

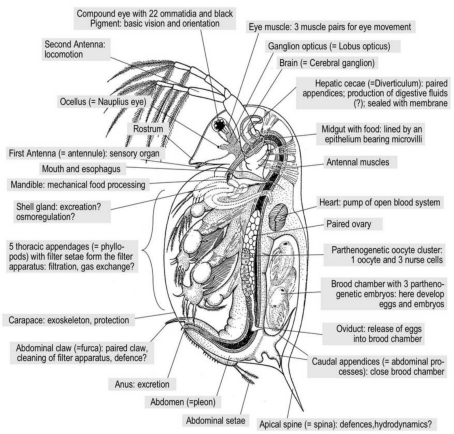


Figura 3.1: Fisiología Daphnia Magna,Fuente [4]

El caparazón está hecho principalmente de quitina, un polisacárido. Cladocera tiene hasta 10 pares de apéndices, que son (de adelante hacia atrás): antenas, antenas (las segundas antenas, utilizadas para nadar); maxilas; y mandíbulas; seguido por 5 (como en Daphnia) o 6 extremidades en el tronco. La longitud de cuerpo que va desde los $0.5mm$ a mas de $6mm$ (ver figura 3.1). Los machos se distinguen de las hembras por su tamaño mas pequeño, antenículas mas grandes, post-abdomen modificado y primeras patas, que están armados con un gancho utilizado en el agarre.

Daphnia hembra y Daphnia macho, Fuente [4]

3.1.4. Alimentación

Figura 3.2: Daphnia Magna hembra, Fuente [4]

La comida se recolecta con la ayuda de un aparato de filtración, que consiste en los filopodos, que son patas planas en forma de hojas que producen una corriente de agua. A medida que la corriente fluye de anterior a posterior, la Daphnia recoge las partículas que se transfieren al surco de la comida mediante setas especiales. Aunque el aparato de alimentación es tan eficiente que incluso se pueden recoger bacterias, la comida generalmente está compuesta de algas planctónicas. Las algas verdes se encuentran entre los mejores alimentos. Una ventaja de este alimento es el aumento en la tasa de crecimiento de la Daphnia Magna. Los experimentos de laboratorio se realizan con Chlorella Vulgaris como en [6] o Scenedesmus o Chlamydomonas, los cuales son fáciles de cultivar en los quimiostatos monoclonales. La Daphnia usualmente consume partículas de Chlorella de alrededor de $1\mu m$ hasta $50\mu m$, aunque se pueden encontrar partículas de hasta 70 μm de diámetro en el contenido intestinal de individuos grandes.

El color de Daphnia se adapta a la comida que predomina en su dieta. Si se alimentan de algas verdes serán transparentes con un tinte de color verde o amarillo, mientras que las que se alimentan de bacterias serán blancas o de color

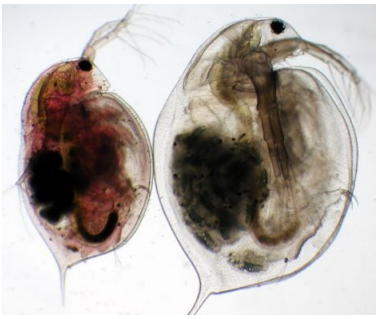


Figura 3.3: Daphnias Magna con distintos niveles de oxígeno, Fuente [4]

salmón rosado (ver figura 3.3).

Los animales bien alimentados son más fuertemente coloreados que los animales que mueren de hambre. Otra razón que hace cambiar el color de la daphnia es la falta de oxigeno, el cual, entre menos oxígeno reciban, la producción de hemoglobina aumentará para aumentar la absorción de oxigeno del agua, haciendo que desarrolle un color rojizo (figura 3.3).

3.1.5. Ciclo de Vida y Desarrollo

Figura 3.4: *Daphnia Magna* con huevos, Fuente [4]

El ciclo de vida de Daphnia durante la temporada de crecimiento se caracteriza por su modo asexual de reproducción (apomixis). Una hembra produce una nidada de huevos partenogenéticos (amícticos) después de cada muda adulta (si las condiciones de alimentación lo permiten). Los huevos se colocan en la cámara de incubación, que se ubica dorsalmente debajo del caparazón y que está cerrada por los procesos abdominales (Figura 3.4). Con una temperatura de 20ºC, los embriones nacen de los huevos después de aproximadamente 1 día, pero permanecen en la cámara de cría para su posterior desarrollo. Después de aproximadamente 3 días en la cámara de incubación, la joven *Daphnia Magna* es liberada por la madre a través de la flexión ventral del abdomen posterior. El recién nacido se parece más o menos a la *Daphnia Magna* adulta, excepto que la cámara de cría aún no está desarrollada . En la mayoría de las especies, una *Daphnia Magna* juvenil pasa a través de cuatro a seis estadíos juveniles antes de convertirse en primípara, es decir, produce huevos por primera vez. La edad a la que se depositan los primeros huevos en la cámara de cría es de alrededor de 5-10 días a 20 ° C, pero puede

llevar más tiempo en condiciones de alimentación deficientes.
Una hembra adulta puede producir un nido de huevos cada 3 o 4 días hasta su muerte. En el laboratorio y pueden vivir durante más de 2 meses, alcanzando una mayor edad en condiciones de alimentación deficientes.
Los tamaños de los nidos varían entre las especies, de 1 a 2 huevos en especies pequeñas como *Daphnia Cucullata* a más de 100 en especies grandes como *Daphnia Magna*.

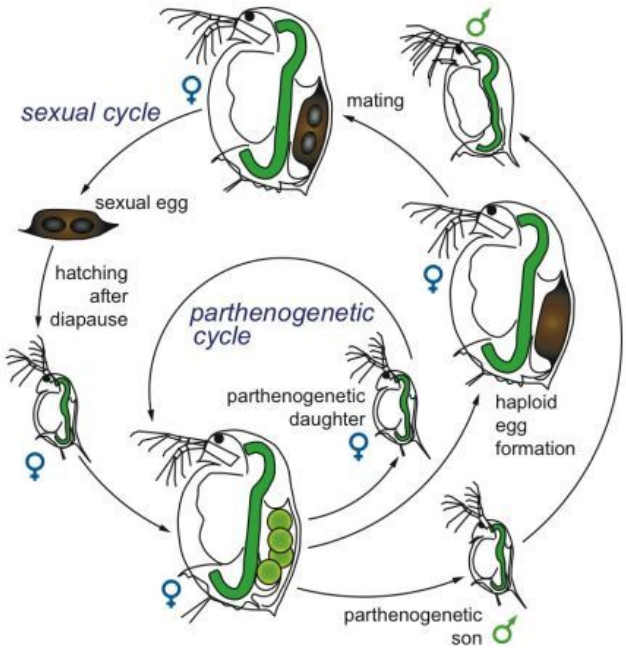


Figura 3.5: Ciclo de vida Daphnia magna, Fuente [4]

Como se ha mencionado en [4] el crecimiento depende del alimento, espacio y toxicidad del agua , induci la reproducción sexual de la *Daphnia Magna*, esto lleva a la producción huevos haploides (2N). Los huevos haploides se desarrollan directamente y sin una fase de descanso, se produce un tipo diferente de huevo para el descanso (Figura 3.6). Estos huevos en reposo están encapsulados en una estructura que los protege, y tiene forma de silla de montar. Esta capsula, recibe el nombre de ephippium (efiopio en español, Figura 3.7), generalmente es fuertemente melanizada y contiene 2 ovulos grandes, 1 en cada ovario. Sin embargo, no es raro encontrar ephippia con solo 1 huevo o ninguno, El ephippium se desecha en la próxima muda. En la mayoria de los casos estos huevos se reproducen sexualmente, pero en el ciclo partenogenético también se producen. En la Daphnia sexual más común (con partenogénesis cíclica), la producción de huevos en re-

poso sigue la producción asexual de machos diploides, que son necesarios para fertilizar los huevos haploides.

Figura 3.6: Daphnia con ephippium en desarrollo, Fuente [4]

Un clon sexual puede reproducir machos y hembras y es capaz de autofecundarse. Para la fertilización, los machos copulan con las hembras (a veces se pueden observar dos machos en la misma hembra). La fertilización es interna y ocurre entre la muda y la disposición de huevos en el efipio. La inducción de la sexualidad parece ser desencadenada por un complejo conjunto de estímulos, en [7] se menciona que requieren tres estímulos. Los más importantes posiblemente sean aquellos que van de la mano con una alta densidad de *Daphnia Magna*, por ejemplo, mayor competencia de recursos y menor disponibilidad de alimentos. Los factores abióticos como la disminución de la temperatura, también parecen jugar un papel en la densidad, pero sin afectar de forma tan importante como los otros ya mencionados. La *Daphnia Magna* en poblaciones intermitentes (como los estanques que probablemente se secan durante parte del año) tienen una tendencia mucho más alta a producir huevos (efipios) que las *Daphnias Magnas* en poblaciones permanentes, por ejemplo, en grandes lagos.

Figura 3.7: Daphnia con ephippium, Fuente [4]

El efipio de las hembras se expulsa con el caparazon del cobertizo durante la muda y se hunde hasta el fondo o puede flotar con la ayuda de pequeñas cámaras de gas. Dependiendo del hábitat, los efipios pueden soportar temporadas desfavorables (resfrios de invierno, sequías de veranos o periodos de baja productividad biológica) y la eclosión es inducida por estímulos externos que pueden ser: fotoperiodo apropiado, luz, temperaturas de agua en un estanque previamente seco. De estos huevos en reposo solo naces hembras, que generalmente producen huevos partenogenéticos, pero pueden producirlos en una etapa de vida temprana.

3.1.6. Habitat

Las poblaciones de *Daphnia* se pueden encontrar en una variedad de cuerpos de agua, desde grandes lagos hasta piscinas temporales muy pequeñas, como estanques de roca (imagen 3.8) y charcas vernales (depresiones inundadas estacionalmente).

Figura 3.8: Habitat de D. magna. Fuente: [4]

A menudo el genero *Daphnia* son el zooplancton dominante y forman, como tal, una parte esencial de la cadena alimenticia en lagos y estanques. En muchos lagos, las daphnia es el alimento predominante para peces planctívoros, al menos a veces. Como consecuencia, la distribución de especies Daphnia y el ciclo de vida están estrechamente relacionados con la aparición de su depredador. Especialmente, las especies de Daphnia que se encuentran en los lagos con peces planctívoros son más pequeñas y más transparentes que las especies que se encuentran en los cuerpos de agua sin peces. Las especies grandes como *Daphnia Magna* y *Daphnia Pulex* generalmente no pueden sobrevivir bajo la depredación intensiva de peces, mientras que especies pequeñas como *Daphnia Galeata*, *Daphnia Cucullata* y *Daphnia Hyalina* generalmente no se encuentran en cuerpos de agua sin peces.

La calidad del agua de los hábitats *Daphnia* puede variar ampliamente. Un pH entre 6.5 y 9.5 es aceptable para la mayoría de las especies, siendo el óptimo entre 7.2 y 8.5. La salinidad generalmente debe estar por debajo del 5 % de agua de mar (alrededor de 1.5 gramos de sal marina por litro), pero algunas especies pueden tolerar salinidades mucho más altas, como *Daphnia Magna*, que se puede encontrar en hasta 20 % de agua de mar.

Capítulo 4

Modelo Matemático de la dinámica poblacional de la Daphnia Magna

En este capítulo se da una explicación de la dinámica del ciclo de vida de la daphnia. Se presenta un modelo que trata el problema de la dinámica poblacional de la daphnia magna. Adicionalmente realizamos un estudio del modelo, buscando los puntos estacionarios del sistema, y analizando su estabilidad. Abordamos también diagramas de bifurcación con respecto a cuatro variables dinámicas del sistema.

4.1. Dinámica Poblacional de la Daphnia Magna

El proceso del crecimiento inicia cunado un neonato pasa a ser una daphnia, esto en promedio tarda 3 semanas. Cuando se encuentra en su etapa adulta se reproduce asexualmente, este proceso seguirá mientras se encuentre en condiciones favorables (suficiente comida, espacio y niveles casi bajos de toxicidad en el agua); mientras se reproduce asexualmente en condiciones favorables, solo nacerán neonatos hembras.

Si las condiciones dejan de ser favorables, disminuirá la producción de daphnias hembra y algunos de estos serán machos, o si no, se producirán huevos haploides que serán fertilizados por el macho, lo cual hace que el caparazón de la hembra se oscurezca y se haga mas grueso al rededor de la cámara de incubación, a este huevo se le llama " huevo de resistencia " ó " efipio " . Cuando la hembra tenga un efipio en su caparazón, el tiempo que tarde en expulsarlo dependerá del escasez de recursos como alimento, espacio o toxicidad del agua que perciba, siempre y cuando esto no le produzca la muerte. Cabe mencionar que mientras la daphnia tenga un efipio en su caparazón no podrá generar más neonatos (hasta que lo expulse).

Cuando el efipio es expulsado podrá formar más neonatos, o en dado caso tener un huevo haploide para fertilizarlo con la ayuda del macho, o bien, no producira nada. El efipio expulsado podrá estar en condiciones de escasez de agua hasta que se encuentre en condiciones favorables, nacerán neonatos hembra, y el proceso se repetirá. Además las hembras que nacen presentarán, genéticamente menos mutaciones que los clones de la daphnia madre, que las que nacen en condiciones favorables.

4.2. Planteamiento del modelo

$$\begin{aligned}
\frac{dD_H}{dt} &= \beta r\left(1-\frac{D_H}{C}\right)(1-p)D_H - \beta(1-r)D_H - dD_H + \gamma r E + \mu_H D_H^{(A)} \\
\frac{dD_H^{(A)}}{dt} &= \beta(1-r)D_H - \mu_H D_H^{(A)} - dD_H^{(A)} - \epsilon D_H^{(A)} D_M \qquad (4.1)\\
\frac{dD_M}{dt} &= \beta r\left(1-\frac{D_H}{C}\right)pD_H - dD_M \\
\frac{dE}{dt} &= \epsilon D_H^{(A)} D_M - \gamma r E - d_E E
\end{aligned}$$

Variable Dinámica	*Significado*
D_H	*Daphnias Magna* hembras
$D_H^{(A)}$	*Daphnias Magna* hembras con huevos haploides
D_M	*Daphnia Magna* macho
E	Efipios

Parámetro	*Significado*	*Valor*
$*\beta$	Taza de reproducción la *Daphnia Magna*	(15/72)*10
*d	Taza de mortandad de una *Daphnia Magna*	1/960
$*d_E$	Taza de mortandad de un Efipio	1/1095000
**r	Fracción de la población que percibe condiciones favorables	.5
**(1-r)	Fracción de la población que percibe condiciones no favorables	.5
**p	Cantidad de neonatos macho que nacen en condiciones no favorables	.5
**(1-p)	Cantidad de neonatos hembra que nacen en condiciones no favorables	.5
$**\mu_H$	Taza de contactos no efectivos entre macho y hembra	.5
$**\varepsilon$	Taza de aparamiento entre D_H y D_M	.5
$**\gamma$	Número de *Daphnias Magna* que nacen en por Efipio	2

* - parámetros tomados de la bibliografía ([3], [4], y [8]).
** - parámetros estimados.

4.2.1. Dinamica Poblacional de la Daphnia Magna con parámetros

El proceso del crecimiento inicia cuando un neonato nace, y será llamado neonato así durante las proximas 24 horas. Pasara a ser una*Daphnia Magna* juvenil durante las próximas 48 horas, luego una *Daphnia Magna* (Adulta). Esto en promedio tarda de 4 días a 1 semana. Cuando se encuentra en su etapa adulta D_H se reproduce asexualmente con una taza β, este proceso seguirá mientras se encuentre en condiciones favorables (suficiente comida, espacio y niveles casi bajos de toxicidad en el agua). A la fracción de *Daphnias Magna* que perciben condiciones favorables es representada por 'r'. De las *Daphnias Magna* generadas, una fracción p serán machos y una fracción $(1-p)$ serán hembras.

Si las condiciones dejan de ser favorables, una fracción $(1-r)$ de la población empezará la producción de huevos haploides $D_H^{(A)}$ con una taza β. Los huevos haploides podrán ser fertilizados por los machos con una tasa (contacto efectivo) $\varepsilon D_H^{(A)} D_M$. Lo cual hace que el caparazón de la hembra se oscurezca y se haga mas grueso al rededor de la cámara de incubación, a este huevo se le llama " huevo de resistencia " ó "efipio " representados por la letra E. Si el macho no fertiliza el huevo haploide, la daphnia lo desechará y no habrá ningún neonato, esto con una media "μ_H". Cabe mencionar que mientras la daphnia tenga un efipio en su caparazón no podra generar más neonatos (hasta que lo expulse).

Cuando el efipio es expulsado podrá formar mas neonatos, es decir pasa de $D_H^{(A)}$ a D_H , o en dado caso tener un huevo aploide para fertilizarlo con la ayuda del macho. El efipio expulsado puede estar en condiciones de secreción lo cual hace que la tasa con la que mueren los efipios d_E es menor que la de las daphnias y es por esto que puede sobrevivir la especie y hasta que se encuentre en condiciones favorables. Nacerán γ neonatos hembra (en promedio 2 efipios por unidad de tiempo), y el proceso se repetirá.

4.3. Puntos Estacionarios

Como ya vimos en el capítulo 1, los puntos estacionarios los encontramos resolviendo el sistema de ecuaciones que resulta de igualar el sistema de ecuaciones a cero.

$$\beta r\left(1-\frac{D_H}{C}\right)(1-p)D_H-\beta(1-r)D_H-dD_H+\gamma rE+\mu_H D_H^{(A)}=0 \quad (4.2a)$$

$$\beta(1-r)D_H-\mu_H D_H^{(A)}-dD_H^{(A)}-\epsilon D_H^{(A)}D_m=0 \quad (4.2b)$$

$$\beta r\left(1-\frac{D_H}{C}\right)pD_H-dD_m=0 \quad (4.2c)$$

$$\epsilon D_H^{(A)}D_m-\gamma rE-d_E E=0 \quad (4.2d)$$

Primero despejamos $'D'_M$ de (4.1c), luego, sustituimos en (4.1b) para despejar $D_H^{(A)}$ y finalmente sustituyendo en (4.1d), despejamos 'E' y escribimos por último a la ecuación (4.1a) en términos de $'D'_H$.
Sustituyendo en (4.14b):

$$\begin{aligned} 0 &= \beta(1-r)D_H-(\mu_H+d)D_H^{(A)}-\varepsilon D_H^{(A)}\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H \\ &= \beta(1-r)D_H+\left[-(\mu_H+d)-\varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H\right] \end{aligned}$$

$$\Longrightarrow D_H^{(A)}=\frac{\beta(1-r)D_H}{(\mu_H+d)+\varepsilon\frac{\beta}{C}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H} \quad (4.3)$$

Ahora, de (4.1d) obtenemos:

$$\begin{aligned} \varepsilon D_H^{(A)}D_M &= (\gamma r+d_E)E \\ E &= \frac{\varepsilon D_H^{(A)}D_M}{\gamma r+d_E} \end{aligned} \quad (4.4)$$

Sustituyendo en (4.1b)

$$E=\frac{\beta(1-r)D_H-(\mu_H+d)D_H^{(A)}}{\gamma r+d_E} \quad (4.5)$$

De (4.4) resulta:

$$E = \frac{\beta(1-r)D_H}{\gamma r + d_E} - \frac{\mu_H + d}{\gamma r + d_E}\frac{\beta(1-r)D_H}{(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H}$$

Ahora sustituyendo en (4.1a) :

$$\begin{aligned} 0 = &\left[\beta r(1-\frac{D_H}{C})(1-p) - \beta(1-r) - d\right] D_H + \\ &\left[\frac{\beta(1-r)}{\gamma r + d_E} - [\frac{(mu_H + d)\beta(1-r)}{(\gamma r + d_E)[(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H]}]\right] \\ &+ \frac{mu_H\beta(1-r)D_H}{(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H]} \end{aligned} \quad (4.6)$$

En los pasos siguientes, solo hacemos un poco de álgebra.

$$\begin{aligned} 0 &= \left[\beta r(1-\frac{D_H}{C})\right] - (\beta(1-r)+d)D_H + \frac{\gamma r\beta(1-r)D_H}{\gamma r + d_E} \\ &+ \left[\mu_H\beta(1-r)D_H - \frac{(\mu_H + d)\beta(1-r)\gamma r D_H}{\gamma r + d_E}\right] * \frac{1}{(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H} \\ &= (1-p)D_H - \frac{1-p}{C}D_H^2 - \left(\frac{(1-r)}{r} + \frac{d}{\beta r}\right)D_H + \frac{\gamma(1-r)}{\gamma r + d_E}D_H \\ &+ \left[\mu_H\frac{(1-r)}{r}D_H - \frac{(\mu_H + d)(1-r)\gamma D_H}{\gamma r + d_E}\right] * \frac{1}{(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H} \\ &= \left[\beta r(1-p) - (\beta(1-r)+d) + \frac{\gamma r\beta(1-r)}{\gamma r + d_E}\right]D_H - \frac{1-p}{C}\beta r D_H^2 \\ &+ \left[\mu_H\beta(1-r) - \frac{(\mu_H + d)(1-r)\gamma r}{\gamma r + d_E}\right]D_H * \frac{1}{(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{d}r(1-\frac{D_H}{C})pD_H} \\ &= \left[\frac{\beta r(1-p)(\gamma r + d_E) - (\beta(1-r)+d)(\gamma r + d_E) + \gamma r\beta(1-r)}{\gamma r + d_E}\right]D_H \\ &- \frac{(1-p)}{C}\beta r D_H^2 + [\frac{\mu_H\beta(1-r)(\gamma r + d_E) - (\mu_H + d)\beta(1-r)\gamma r}{\gamma r + d_E}]D_H * \frac{1}{\cdots} \\ &= [\beta r(1-p)(\gamma r + d_E) - (\beta(1-r)+d)d_E + d\gamma r]\,D_H \\ &+ [\mu_H\beta(1-r)d_E - d\beta(1-r)\gamma r]\,D_H * \frac{1}{\cdots} \end{aligned}$$

Para simplificar escritura sustituimos las siguientes expresiones:

$$A = [\beta r(1-p)(\gamma r + d_E) - (\beta(1-r)+d)d_E + d\gamma r]$$
$$B = -\frac{(1-p)}{C}\beta r(\gamma r + d_E)$$
$$G = [\mu_H \beta(1-r)d_E - d\beta(1-r)\gamma r]$$

Con esto escribimos la ecuación anterior como:

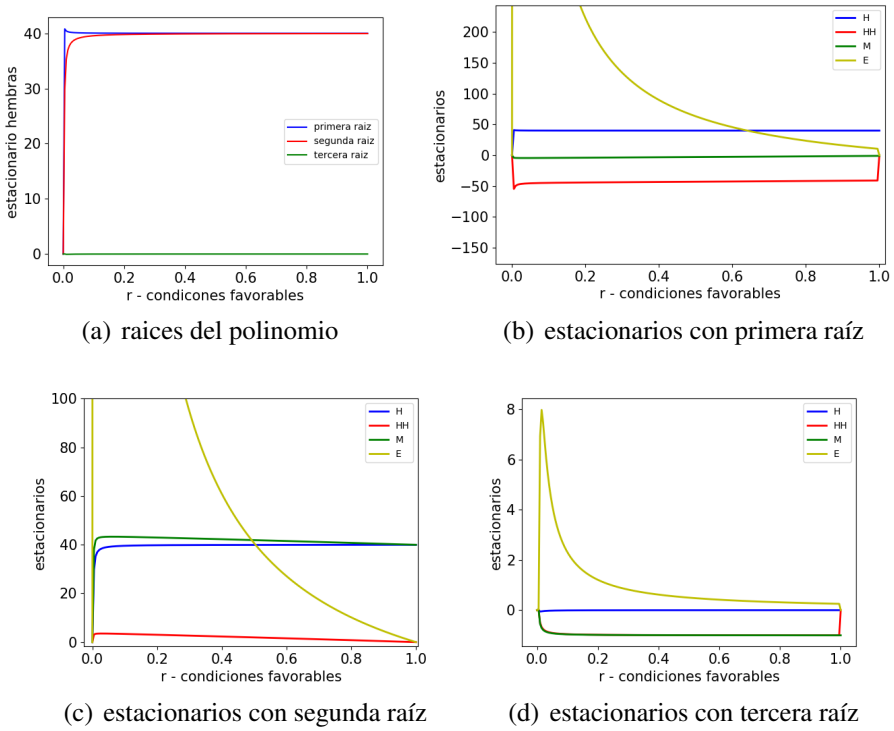
$$0 = AD_H\left[(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{C}r(1 - \frac{D_H)}{C}pD_H\right] + BD_H^2\left[(\mu_H + d) + \varepsilon\frac{\beta}{C}r(1 - \frac{D_H)}{C}pD_H\right] + RD_H$$
$$= [A(\mu_H + d) + G]D_H + \left[A\varepsilon\frac{\beta}{d}rp + B(\mu_H + d)\right]D_H^2 + \left[B\varepsilon\frac{\beta}{d}rp - A\varepsilon\frac{\beta}{d}r\frac{p}{C}\right]D_H^3$$
$$- B\varepsilon\frac{\beta}{C}r\frac{p}{C}D_H^4$$

De modo que las raíces del polinomio serán los puntos estacionarios para las daphnias hembras :

$$[A(\mu_H + d) + G]D_H + \left[A\varepsilon\frac{\beta}{d}rp + B(\mu_H + d)\right]D_H^2 + \left[B\varepsilon\frac{\beta}{d}rp - A\varepsilon\frac{\beta}{d}r\frac{p}{C}\right]D_H^3$$
$$- B\varepsilon\frac{\beta}{C}r\frac{p}{C}D_H^4$$

Es claro que una raíz de este polinomio es $D_H = 0$

Para la otra raíz utilizamos métodos numéricos con el lenguaje de progrmación Python versión 2.7, utilizando los valores de los parámetros de la bibliografía ([4], [3], y [8]), y con un valor de p=0.5 que representa la misma probabilidad de que las daphnias nacidas sean machos o hembras. Variamos el parámetro 'r' en en el intervalo $[0, 1]$ que representan las condiciones favorables en nuestro modelo. Nos interesan las raíces positivas, pues no tiene sentido biológico el tener una población negativa o imaginaria. Las raíces que dan estacionarios negativos en las otras variables dinámicas están representadas en la imagen 4.1 c) y d) respectivamente.



(a) raices del polinomio

(b) estacionarios con primera raíz

(c) estacionarios con segunda raíz

(d) estacionarios con tercera raíz

Figura 4.1: Raíces del polinomio en función de Dh

La única solución del polinomio que tiene un significado biológico es la segunda raíz como lo muestra la imagen 4.1[1] c)

[1]H: daphnias hembras, HH: daphnias hembras con huevos haploides, M: daphnias macho, E: efipios.

4.4. Análisis de estabilidad

Como ya vimos, es necesario obtener la matriz Jacobiana de nuestro sistema, la cual al rededor del punto estacionario es:

$$J_{D*} = \begin{pmatrix} \beta r(1-p)(1-\frac{2D_{H^*}}{C}) - (\beta(1-r)+d) & \mu_H & 0 & \gamma r \\ \beta(1-r) & -(\mu_H + d + \varepsilon D_{M^*}) & -\varepsilon D^A_{H^*} & 0 \\ \beta r p(1-\frac{2D_{H^*}}{C}) & 0 & -d & 0 \\ 0 & \varepsilon D_{M^*} & \varepsilon D^A_{H^*} & -(\gamma r + d_E) \end{pmatrix}.$$

Obtenemos el polinomio característico de esta matriz, es decir $|J_{D^*} - \lambda|$ que es:

$$\begin{vmatrix} \beta r(1-p)(1-\frac{2D_{H^*}}{C}) - (\beta(1-r)+d) - \lambda & \mu_H & 0 & \gamma r \\ \beta(1-r) & -(\mu_H + d + \varepsilon D_{M^*}) - \lambda & -\varepsilon D^{(A)}_{H^*} & 0 \\ \beta r p(1-\frac{2D_{H^*}}{C}) & 0 & -d-\lambda & 0 \\ 0 & \varepsilon D_{M^*} & \varepsilon D^A_{H^*} & -(\gamma r + d_E) - \lambda \end{vmatrix} = 0.$$

Desarrollando tenemos:

$$ap(\frac{C-2D_{H^*}}{C})\left[\mu_H(-\varepsilon D^{(A)}_{H^*})(-g-\lambda) + \left\{s(-n+\varepsilon D_{M^*}) - \lambda(\varepsilon D^{(A)}_{H^*}) - (-\varepsilon D^{(A)}_{H^*})(\varepsilon D_{M^*})\right\}\right]$$
$$+(-d-\lambda)\left[\varepsilon D_{M^*}(-sa) + (-g-\lambda)\left\{\left(k\left(\frac{C-2D_{H^*}}{C}\right) - f - \lambda\right)(-(n+\varepsilon D_{H^*}) - \lambda) - a\mu_H\right\}\right] = 0.$$

Donde $a = \beta(1-r), f = \beta(1-r)+d, g = \gamma * r + d_E, k = \beta r(1-p), n = \mu_H + d$, y $s = \gamma r$.

Ordenando el polinomio característico tenemos:

$$\begin{aligned}
&\lambda^4[C] + \lambda^3[k(C-2D_{H^*}) - Cf + (n+\varepsilon D_{H^*})C + gC - dC] \\
&\quad + \lambda^2[dgC + d(k(C-2D_{H^*}) - Cf) + d(n+\varepsilon D_{H^*})C + gd(k(C-2D_{H^*}) - Cf)] \\
&\quad + \lambda^2[g(n+\varepsilon D_{H^*})C + (k(C-2D_{H^*}) - Cf)(n+\varepsilon D_{H^*}) - v] \\
&\quad + \lambda[dg(k(C-2D_{H^*}) - Cf) + dg(n+\varepsilon D_{H^*}) + d(k(C-2D_{H^*}) - Cf)(n+\varepsilon D_{H^*})] \\
&\quad + \lambda[-dv + zD_{H^*} + g(k(C-2D_{H^*}) - Cf)(n+\varepsilon D_{H^*}) - gv] \\
&\quad + \lambda[-ap(C-2D_H)\left(\mu_H \varepsilon D^{(A)}_{H^*} - s\varepsilon D^{(A)}_{H^*}\right)] \\
&\quad + dzD_M + dg(k(C-2D_{H^*}) - Cf)(n+\varepsilon D_{H^*}) - dgv \\
&\quad - ap(C-2D_H)\left(\mu_H \varepsilon g D^{(A)}_{H^*} + \varepsilon^2 D^{(A)}_{H^*} D_{M^*} - s\varepsilon(n+\varepsilon D_{M^*})D^{(A)}_{H^*}\right)
\end{aligned}$$

Al igual que los puntos estacionarios resolvemos por métodos numéricos, también variando r. Para el primer estacionario que es el (0,0,0,0) analizamos los distintos eigenvalores que tiene. Si algún eigenvalor tiene parte real positiva entonces este estacionario es inestable. De la figura 4.2 observamos que el estado libre de población (0,0,0,0) es inestable, excepto para condiciones totalmente desfavorables.

Para el estacionario no trivial graficamos la parte real del máximo eigenvalor. De la figura 4.3 se observa que es negativo para r >0, y por lo tanto es estable en condiciones totalmente desfavorables

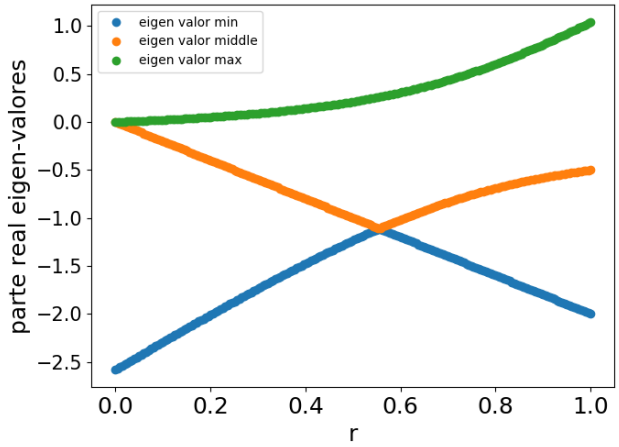


Figura 4.2: eigenvalores - estacionario cero

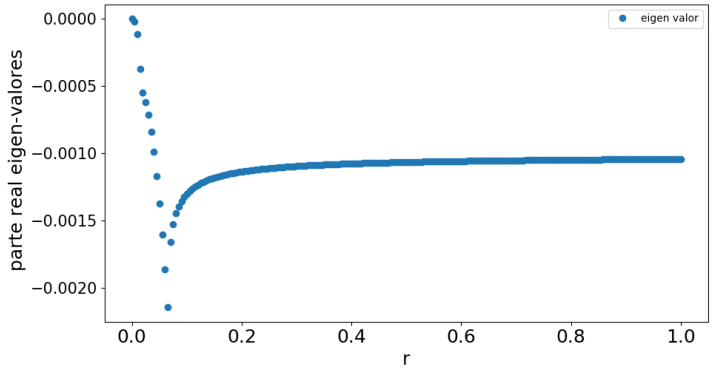
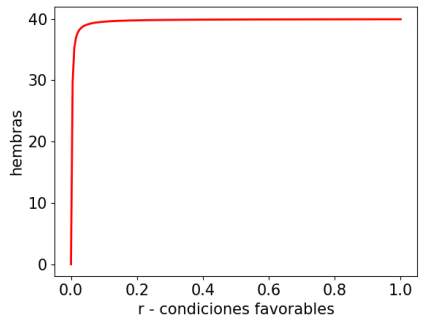


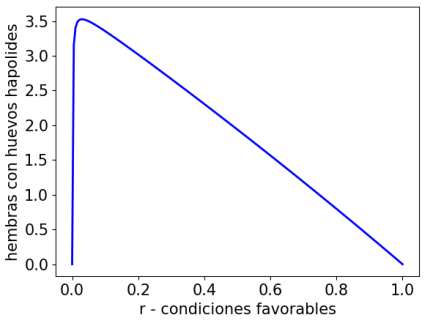
Figura 4.3: eigenvalores - estacionario no trivial

4.5. Diagramas de Bifurcación

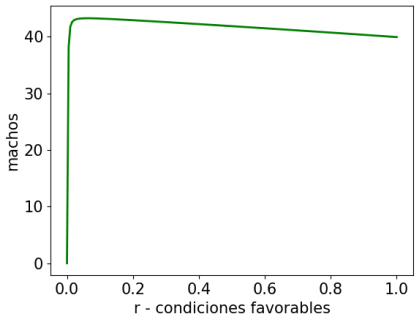
En esta sección mostramos un análisis cuantitativo de la población respecto a la variación de 'r'. Recordemos que 'r', representa la fracción de la población que percibe condiciones favorables.



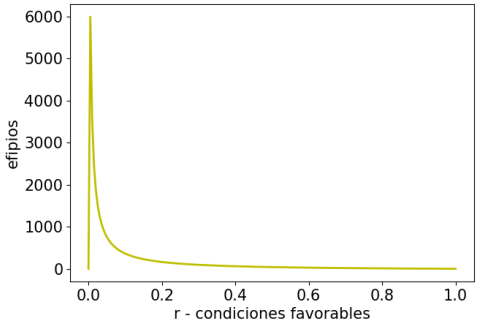
(a) Hembras



(b) Hembras con huevos haploides



(c) Machos



(d) Efipios

Figura 4.4: Estacionarios vs condiciones favorables

Como lo ilustra la imagen 4.4 a), mientras las daphnias perciban condiciones favorables mantendrán la población al nivel de la capacidad de carga. En cambio si estas condiciones disminuyen, tenderán a desaparecer, hasta llegar a un punto de cero daphnias hembras.

Para 4.4 b), cuando las daphnias empiezan a percibir las condiciones desfavorables, comenzara la producción de huevos haploides, pero esta no rebasa el 10 % de la capacidad de carga.

En la imagen 4.4 c) tenemos un pequeño crecimiento en la cantidad de machos, con respecto al valor en condiciones muy favorables (r=1). Cuando las daphnias empiezan a percibir condiciones desfavorables, estas empiezan a producir machos, pues ayudan a la fertilización de los huevos y así nacerán efipios.

Por último, en la imagen 4.4 d) nos muestra que el nivel de huevos de resistencia comienza a crecer en cuanto hay condiciones desfavorables. Notemos que cuanto las condiciones favorables disminuyeron hasta un 80 % de la población, la producción de efipios ha aumentado de manera rápida con respecto a su propia población en condiciones totalmente desfavorables.

4.6. Fracción de machos óptimo

Ahora analizamos el comportamiento de la población a lo largo del tiempo para comprobar su comportamiento. Primero resolvemos el sistema númericamente tomando los parámetros conocidos de la bibliografía esto lo hacemos variando p para cada valor de r. Después en cada solución se toma el maximo valor de p. El valor óptimo no rebasa el 20 % de la fracción de machos mostrado en la figura 4.5 por lo que esta en el porcentaje de la producción de machos que menciona [7] que es a lo mas un 50 %.

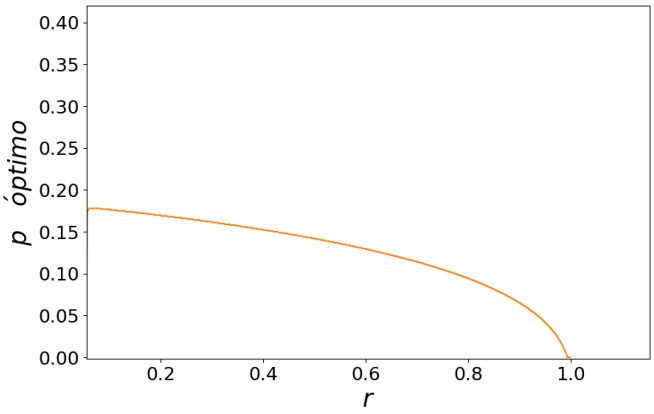


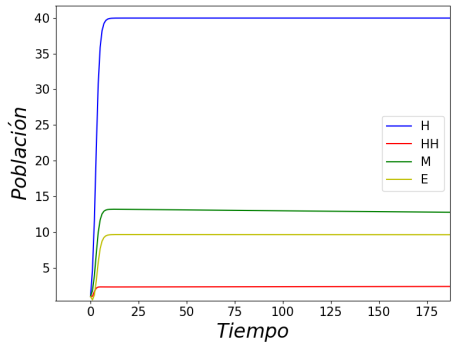
Figura 4.5: p óptimo respecto a r

4.7. Evolución del sistema

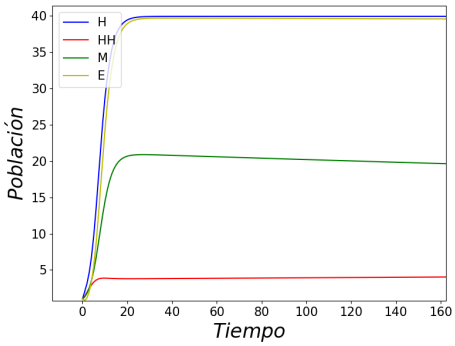
Por medio de simulaciones, nos damos cuenta que la población tiende a un estacionario distinto de cero, como lo muestra la imagen 4.1 c) donde la población de machos y de hembras tienden al capacidad de carga.

El valor de p encontrado en estas simulaciones lo utilizamos para mostrar la evolución del sistema con distintos valores de r: *0.05, 0.1, 0.2, 0.5, 0.8*. Los primeros tres valores representan que hay mas daphnias que perciben las condiciones desfavorables siendo 0.05 y 0.1 un porcentaje muy escaso en condiciones favorables. 0.5 representa el mismo porcentaje de daphnias que percibe condiciones favorables y desfavorables. Y 0.8 nos indica que las condiciones favorables son percibidas por la mayoría de la población.

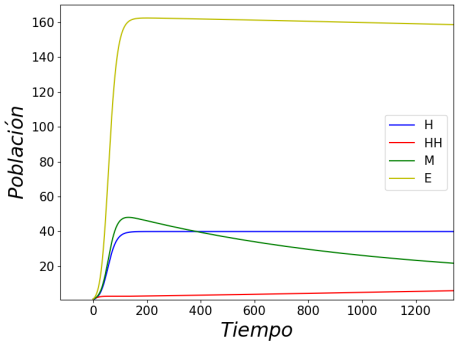
Como lo muestra la 4.6 a) la población con condiciones muy favorables, produce un crecimiento mayor en las hembras, ya que hay más *Daphnias Magna* con el ciclo partenogenético procreando clones de la madre. Para b) tenemos que hay un mismo numero de *Daphnias Magna* en condiciones favorables y desfavorables lo que da comienzo a la reproducción sexual y esto da comienzo a la fertilización de los huevos haploides creando así, efipios. En c), d) y e) muestra que el crecimiento de los efipios conforme al incremento de las condiciones desfavorables. Y la población de *Daphnias Magna*, *Daphnias Magna* hembras y *Daphnias Magna*machos se ve disminuida con el paso del tiempo.



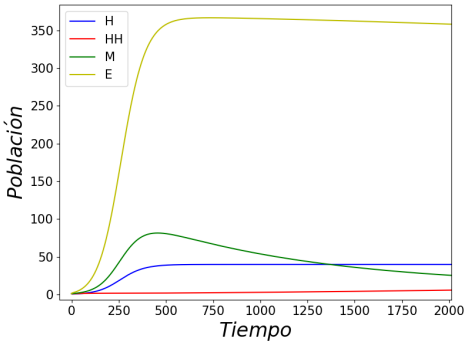
(a) condiciones favorables 80 %



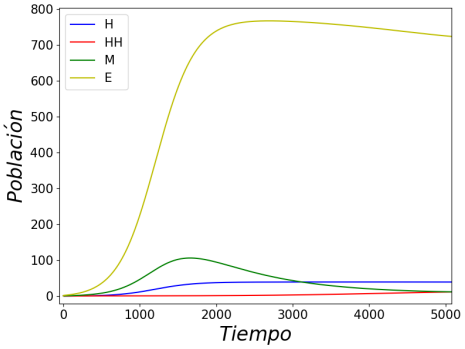
(b) condiciones favorables 50 %



(c) condiciones favorables 20 %



(d) condiciones favorables 10 %



(e) condiciones favorables 5 %

Figura 4.6: Evolución de la población con distintos niveles de 'r' (0.8, 0.5, 0.2, 0.1, 0.05).

Conclusiones

Los sistemas de ecuaciones diferenciales autónomos y la modelación matemática son de gran ayuda para la descripción de fenómenos naturales, como parte de ellos el crecimiento de poblaciones. En éste trabajo se ha usado dicha teoría para crear un modelo matemático que describe el crecimiento poblacional del fitoplancton Daphnia Magna, un crustáceo utilizado en ensayos de toxicidad para efluentes tóxicos.

Por otra parte se calcularon analítica y numéricamente los puntos estacionarios del modelo, dando como resultado dos puntos de equilibrio en la población, un punto silla y el otro, un nodo estable.

El planteamiento del modelo muestra la relación que existe entre en los individuos de la población con las condiciones del ambiente y la fracción de neonatos machos que se procrean.

Nuestro modelo refleja el ciclo de vida de la Daphnia Magna con los dos tipos de reproducción que desarrolla.

Con base a las simulaciones realizadas, podemos afirmar que la producción de machos tiene un máximo durante todos los niveles de condiciones que se perciben en la población.

Notamos también que al graficar p respecto a r, la producción de machos no rebasa el 20 % en la producción de neonatos y se encuentra dentro del la proporción que menciona [7].

Se realizó la solución numérica de nuestro modelo con distintos valores de r y observamos que la población de daphnias hembras y los efipios tienen un mayor crecimiento. Además al disminuir las condiciones favorables la población de machos aumenta considerablemente como sucede en el ciclo de vida de la daphnia.

Este modelo aportaría a los bioensayos los dos tipos de reproducción en la daphnia magna, dando como un indicador de la toxicidad del agua la fracción de la población de machos **p** esta en función de las condiciones desfavorables.

A1.Código-Python

Los acentos en las líneas de código se omiten ya que en el lenguaje de programación de python no están permitidos.

A1.1 Código para la Figura 2.1, ecuación solución del modelo logístico con capacidad de carga K.

```
from scipy.integrate import odeint
import numpy as np
from pylab import *  # for plotting commands
import matplotlib.pyplot as plt

######Parametros iniciales###########
Po=1 #Poblacion inicial
r=3.5 #Tasa de reproduccion
K=50 #Capacidad de carga

t = np.linspace(0, 100, 1000) # el tiempo
y = r*Po/((r*Po/K) + r*(1- Po/K)*exp(-r*t)) #evolucion de la poblacion

plt.figure()
plt.plot(t,y)
plt.show
```

A1.2 Código para la figura 4.1, 4.2, 4.3, 4.4. Raíces del polinomio estacionario, puntos estacionarios de hembras, hembras machos y h. con huevos haploides, eigen-valores de los dos estacionarios y diagramas de bifurcación.

```
import numpy as np
from pylab import *  # for plotting commands
import matplotlib.pyplot as plt
from numpy import linalg as LA
from mpl_toolkits.mplot3d import Axes3D
####PARAMETROS INICIALES#####
#Parametros:
betta = (15./72.0)*10.
```

```
p= .5
ce = .5 # representa epsilon en el modelo
muh = .5 #representa mu sub h en el modelo
gamma = 2.
d = 1./960.0 #.025 + 0.01*(M+H+HH)
de = 1./1095000.0 # 0.001
C=40.0
b=1.
##### POLINOMIO DE PUNTO ESTACIONARIO #####
###### EN las siguiente 18 lineas se define el polinomio
#estacionario, todo en funcion de las daphnias hembras del
#cual se obtienen tres raíces.
######### first root's state polynomial ##########
def stateUh(r):
    Uh = []
    r_list = []
    delta = d
    A=betta*r*(1.0-p)*(gamma*r + de) - (betta*(1.0 - r ) \
    + delta)*de - delta*gamma*r
    D=-(1.0-p)*betta*r*(gamma*r + de)/C
    E=muh*betta*(1.0 - r)*de - delta*betta*(1.0-r)*gamma*r

    A1 = -D*ce*betta*r*p/(delta*C)
    A2= (D*ce*betta*r*p/delta - A*ce*betta*r*p/(delta*C))
    A3= (A*ce*betta*r*p/delta + D*(muh + delta))
    A4= (A*(muh+delta) + E)
    coeff = np.array([A1,A2,A3,A4]).T #defino los coeficientes
    #en orden descendente
    index = 0
    for row in coeff:

        Uh_tmp=np.roots(row) #busca la raiz del polinomio
        #con los coeficientes dados
        Uh_1=Uh_2=Uh_3=0
        if ((len(Uh_tmp) > 0) and np.isreal(Uh_tmp[0])):
            Uh_1 = Uh_tmp[0]
        if ((len(Uh_tmp) > 1) and np.isreal(Uh_tmp[1])):
            Uh_2 = Uh_tmp[1]
        if ((len(Uh_tmp) > 2) and np.isreal(Uh_tmp[2])):
            Uh_3 = Uh_tmp[2]
```

```
        Uh.append([Uh_1,Uh_2,Uh_3])
        r_list.append(r[index])
        index+=1
    return np.array(r_list), np.array(Uh)
############### NO REESCALING DAPHNIA PREGNANT ##########
####Se define el estacionaio de las daphnias hembras
#con huevos haploides en funcion de las d. hembras.
def StateDha(r,Uh):
    Dha=(betta*(np.ones_like(r_1)-r)*Uh)/((muh + d) \
    + ce*(betta/d)*r*(np.ones_like(r_1)-(Uh/C))*p*Uh)
    return Dha
########## NO REESCALING MALE DAPHNIA ###############
####Se define el estacionaio de los machos
#en funcion de las d. hembras
def StateDm(r,Uh):
    Dm=((betta/d)*r*(1-(Uh/C))*p*Uh)
    return Dm
########### NO REESCALING EFIPHIUM ###############
####Se define el estacionaio de los efipios
#en funcion de las d. hembras
def StateE(r,Uh):
    E=((betta*(1-r)*Uh)/(gamma*r + de)) - \
    ((muh + d)/(gamma*r + de))*((betta*(1-r)*Uh)/((muh + d) \
    + ce*(betta/d)*r*(1-(Uh/C))*p*Uh))
    return E
#############################################
####Se define la matriz jacobiana
#al rededor del punto estacionario y se obtienen sus eigen-valores.
def eigenvalues(r,Dh,Dha,Dm):
    eigen=[]
    a11=betta*r*(np.ones_like(r)-p)*(np.ones_like(r)-(2*Dh/C)) \
    - (betta*(np.ones_like(r) - r) + d)
    a12=muh
    a13=0
    a14=gamma*r
    a21=betta*(np.ones_like(r)-r)
    a22=-(muh + d + ce*Dm)
    a23=-ce*Dha
    a24=0
    a31=betta*r*p*(np.ones_like(r)-(2*Dh/C))
    a32=0
```

```
    a33=-d
    a34=0
    a41=0
    a42=ce*Dm
    a43=ce*Dha
    a44=-(gamma*r + de)

    A=np.array([[a11,a12,a13,a14],[a21,a22,a23,a24],\
    [a31,a32,a33,a34],[a41,a42,a43,a44]])

    valores=LA.eigvals(A)
    eigenvalores_tmp=np.array(valores).T
    return max(np.real(eigenvalores_tmp))
############################
############Eigen-values state 0##########
############################
def eigenvalues0(r):
    eigen0=[]
    a11=betta*r*(np.ones_like(r)-p)*(np.ones_like(r)) \
    - (betta*(np.ones_like(r) - r) + d)
    a12=muh
    a13=0
    a14=gamma*r
    a21=betta*(np.ones_like(r)-r)
    a22=-(muh + d)
    a23=0
    a24=0
    a31=betta*r*p*(np.ones_like(r))
    a32=0
    a33=-d
    a34=0
    a41=0
    a42=0
    a43=0
    a44=-(gamma*r + de)

    A=np.array([[a11,a12,a13,a14],[a21,a22,a23,a24],
    \ [a31,a32,a33,a34],[a41,a42,a43,a44]])

    valores=LA.eigvals(A)
    eigenvalores_tmp=np.array(valores).T
```

```
    return min(np.real(eigenvalores_tmp))
############################
def eigenvalues0m(r):
    eigen0=[]
    a11=betta*r*(np.ones_like(r)-p)*(np.ones_like(r)) \
    - (betta*(np.ones_like(r) - r) + d)
    a12=muh
    a13=0
    a14=gamma*r
    a21=betta*(np.ones_like(r)-r)
    a22=-(muh + d)
    a23=0
    a24=0
    a31=betta*r*p*(np.ones_like(r))
    a32=0
    a33=-d
    a34=0
    a41=0
    a42=0
    a43=0
    a44=-(gamma*r + de)

    A=np.array([[a11,a12,a13,a14],[a21,a22,a23,a24],\
    [a31,a32,a33,a34],[a41,a42,a43,a44]])

    valores=LA.eigvals(A)
    eigenvalores_tmp=np.array(valores).T
    return max(np.real(eigenvalores_tmp))
############################
######################
def eigenvalues0middle(r):
    eigen0=[]
    a11=betta*r*(np.ones_like(r)-p)*(np.ones_like(r)) \
    - (betta*(np.ones_like(r) - r) + d)
    a12=muh
    a13=0
    a14=gamma*r
    a21=betta*(np.ones_like(r)-r)
    a22=-(muh + d)
    a23=0
    a24=0
```

```
    a31=betta*r*p*(np.ones_like(r))
    a32=0
    a33=-d
    a34=0
    a41=0
    a42=0
    a43=0
    a44=-(gamma*r + de)

    A=np.array([[a11,a12,a13,a14],[a21,a22,a23,a24],\
    [a31,a32,a33,a34],[a41,a42,a43,a44]])

    valores=LA.eigvals(A)
    eigenvalores_tmp=np.array(valores).T
    sorted_eigenvalues = np.sort(np.real(eigenvalores_tmp))
    middle_eigen = sorted_eigenvalues[1]
    return middle_eigen

################ states ###################
###Se define las condiciones iniciales en un intervalo de [0,1]
#con 200 partes, y se obtienen los estacionarios con una
#respectiva r. Se toma la segunda raíz del polinomio.
r=np.linspace(0.0,1.0,200)
r_1, H = stateUh(r)
Dha1=StateDha(r_1,H.T[1])
Dm1=StateDm(r_1,H.T[1])
e1=StateE(r_1,H.T[1])
#############################################
###Aqui se obtienen los eigen valores y se pasan a una lista
values =[]
print
for i in np.array([r_1, H.T[1], Dha1, Dm1]).T:
    values.append(eigenvalues(*i))
#################################
##Aqui se obtienen los eigen valores del estacionario cero
##tomando el minimo, medio y maximo valor
##del iegen valor para cada r
#################################
values0 =[]
values0m = []
values0middle=[]
```

```
for i in np.array([r_1]).T:
    values0.append(eigenvalues0(*i))
    values0m.append(eigenvalues0m(*i))
    values0middle.append(eigenvalues0middle(*i))
##################################

##############################################
###En esta parte graficamos las raíces del polinomio
plt.figure(1)
plt.xlabel('r - condicones favorables')
plt.ylabel('estacionario hembras')
plt.plot(r_1,H.T[0],'b', label='primera raiz')
plt.plot(r_1,H.T[1],'r', label='segunda raiz')
plt.plot(r_1,H.T[2],'g', label='tercera raiz')
plt.legend()
###Aquí graficamos los estacionarios
#tomando la segunda raíz del polinomio
plt.figure(2)
plt.xlabel('r - condiciones favorables')
plt.ylabel('estacionarios')
plt.plot(r_1,H.T[1],'b',linewidth=2, label='H')
plt.plot(r_1,Dha1,'r', linewidth=2, label='HH')
plt.plot(r_1,Dm1,'g', linewidth=2, label='M')
plt.plot(r_1,e1,'y', linewidth=2, label='E')
plt.legend()
##Aqui graficamos los diagramas de bifurcacion
##de las cuatro variables dinamicas
##variando el parametro r
##que representa condifionces favorables
plt.figure(3)
plt.xlabel('r - condiciones favorables')
plt.ylabel('hembras')
plt.plot(r_1,H.T[1],'r',linewidth=2)
plt.legend()

plt.figure(4)
plt.xlabel(r - condiciones favorables')
plt.ylabel('hembras con huevos hapolides')
plt.plot(r_1,Dha1,'b',linewidth=2)
plt.legend()
```

```
plt.figure(5)
plt.xlabel('r - condiciones favorables')
plt.ylabel('machos')
plt.plot(r_1,Dm1,'g',linewidth=2)
plt.legend()

plt.figure(6)
plt.xlabel('r - condiciones favorables')
plt.ylabel('efipios')
plt.plot(r_1,e1,'y',linewidth=2)
plt.legend()

###Aqui graficamos el maximo eigen-valor
###del estacionario distinto de cero
#para cada valor de r.
plt.figure(7)
plt.xlabel('r')
plt.ylabel('eigen-valores')
plt.plot(r_1,values,'o',linewidth=2, label='eigen valor')
plt.legend()
###Aqui graficamos el maximo eigen-valor
###del estacionario cero
plt.figure(8)
plt.xlabel('r')
plt.ylabel('eigen-valores')
plt.plot(r_1,values0,'o',linewidth=2, label='eigen valor min')
plt.plot(r_1,values0middle,'o',linewidth=2, label='eigen valor mid
plt.plot(r_1,values0m,'o',linewidth=2, label='eigen valor max')
plt.legend()
plt.show()
```

A1.3 Código para la imagen 4.5, p optimo, p máximo en la evolución dela población.

```
from scipy.integrate import odeint
import numpy as np
from pylab import *  # for plotting commands
import matplotlib.pyplot as plt
import matplotlib
matplotlib.rc('xtick', labelsize=18)
matplotlib.rc('ytick', labelsize=18)
matplotlib.rc('axes', labelsize=18)

###Condiciones iniciales
Ho= 5
HHo= 1
Mo= 1
Eo= 1
def daphniawroth(y,r,p):

    ####Variables dinamicas
    H = y[0] # DAPHNIAS HEMBRA
    HH = y[1] # DAPHNIAS HEMBRAS CON HUEVOS HAPLOIDES
    M = y[2] # DAPHNIAS MACHOS
    E = y[3] # EFIPIOS

####Parametros del modelo
    betta =(15/72.0)*10 #tasa de reproduccion
    ce = .5 #tasa de apareamiento
    muh = .5 #tasa de abortos de huevos haploides
    gamma = 2.0 #6.93 #numero de daphnias que nacen por efipio
    d = 1./960. #tasa de mortandad de daphnias
    de = 1./1095000.0 #tasa de mortandad efipios
    C=40   #capacidad de carga

    dH = betta*r*(1-H/C)*(1-p)*H - betta*(1-r)*H - \
    d*H + gamma*r*E + muh*HH
    dHH = betta*(1-r)*H - muh*HH - d*HH - ce*HH*M
    dM = betta*r*(1-H/C)*p*H - d*M
    dE = ce*HH*M - gamma*r*E - de*E

    return np.array( [ dH, dHH, dM, dE])
```

```
T_final = 9010.0
DT = 100
time = np.linspace(0.0,T_final,T_final/DT) #crea un vector de 1000
delta = 0.01
DH = []
r = []
Total = []
for i in range(100):
    def modelo(y,t):
        r_aux = 0.2
        p_aux=delta*i
        return daphniawroth(y,r_aux,p_aux)
    r.append(delta*i)
    solution = odeint(modelo,[Ho, HHo, Mo, Eo],time,\
    mxstep=5000000)
    Tot_aux = solution[int(T_final/DT-1),0] +\
    solution[int(T_final/DT-1),1] + solution[int(T_final/DT-1),2]
    DH.append(solution[int(T_final/DT-1),0])
    Total.append(Tot_aux)

plt.plot(r,DH)
plt.show()
plt.plot(r,Total)
plt.show()
####Es esta parte del codigo se resuelve el modelo
####y se obtienen el los valores de p y de r
####para cada valor de r se obtiene un maximo del valor de p
###############
p_optimo = []
r=[]
delta = 0.001
delta2=0.001
for j in range(int(1./delta2)):
    DH = []
    p = []
    Total = []
    for i in range(int(1./delta)):
        def modelo(y,t):
            r_aux = delta2*j
            p_aux=delta*i
```

```
            return daphniawroth(y,r_aux,p_aux)
        p.append(delta*i)
        solution = odeint(modelo,[Ho, HHo, Mo, Eo],time,mxstep=500000)
        Tot_aux = solution[int(T_final/DT-1),0] + \
        solution[int(T_final/DT-1),1] + \
        solution[int(T_final/DT-1),2]
        DH.append(solution[int(T_final/DT-1),0])
        Total.append(Tot_aux)
    DH_max = max(DH)
    p_index_optimo_aux = DH.index(DH_max)
    p_optimo.append(p[p_index_optimo_aux])
    r.append(delta2*j)
####Se obtiene el maximo de p
####y el indice de ese valor
####se buscan en la lista en la que se guardan
####y se grafican
maxp=max(p_optimo)
valr=p_optimo.index(max(p_optimo))
plt.figure(1)
plt.xlabel('$r$', fontsize = 24)
plt.ylabel(r"$p\quad\'optimo$", fontsize = 24)
plt.text(x = valr, y = maxp, s = u'p optimo', fontsize = 12)
plt.plot([r[valr],r[valr]],[0,maxp])
plt.plot(r,p_optimo, label='p optimpo')
plt.show()
```

A1.4 Adimensionalización propuesta para el sistema (4.1) A continuación proponemos una adimensionalización del modelo que nos permitirá distinguir el número de parámetros independientes.

Pamatero	*unidades*
β	$\frac{1}{[t]}$
C	$[D_H]$
d	$\frac{1}{[t]}$
γ	$\frac{[D_H]}{[t][E]}$
μ_H	$\frac{1}{[t]}$
ε	$\frac{1}{[t][D_M]}$
$\mu_H^{'}$	$\frac{[D_H]}{[D_H^A]}$

tomando $\tau = \beta t$ y $U_H = \frac{D_H}{C} y U_H = \frac{D_H}{C}$ tenemos:

$\frac{dU_H}{d\tau} = r(1-U_H)(1-p)U_H - \frac{d}{\beta}U_H + \frac{\gamma r}{\beta}\frac{\varepsilon b}{\beta C^2}U_E + \frac{b\mu_H b}{\beta C}U_H^A$

para la segunda ecuación, tomamos $U_H^A = \frac{c}{b}D_H^A$ y obtenemos la ecuación:

$\frac{dU_H^A}{d\tau} = r(1-r)U_H - \frac{\mu_H + d}{\beta}U_H^A + \frac{\varepsilon}{\beta C}U_H^A U_M$

ahora, haciendo $U_H^{(A)} = CD_M$ resulta la ecuación:

$\frac{dU_M}{d\tau} = r(1-U_H)pU_H - dU_M$

finalmente haciendo $U_E = \frac{\beta}{\varepsilon}\frac{b}{C^2}D_E$ tenemos:

$\frac{dU_E}{d\tau} = U_H^A U_M - \gamma r U_E - d_E U_E$

de modo que nuestro sistema de ecuaciones con la adimenzionalización es el siguiente:

$$\begin{aligned}
\frac{dU_H}{d\tau} &= r(1-U_H)(1-p)U_H - (1-r)U_H - w_1 U_H + w_2 U_E + w_3 U_H^{(A)} \\
\frac{dU_H^{(A)}}{d\tau} &= (1-r)U_H - w_4 U_H^A + w_5 U_H^{(A)} U_M \\
\frac{dU_M}{d\tau} &= r(1-U_H)pU_H - dU_M \\
\frac{dU_E}{d\tau} &= w_5 U_H^{(A)} U_M - w_6 U_E
\end{aligned}$$

donde $w_1 = \frac{d}{\beta}, w_2 = \frac{\gamma r}{\beta}\frac{\varepsilon b}{\beta C^2}, w_3 = \frac{b\mu_H b}{\beta C}, w_4 = \frac{\mu_H + d}{\beta}, w_5 = \frac{\varepsilon}{\beta C}$ y $w_6 = \gamma r - d_E$.

Puntos estacionarios

Ahora, igualando las ecuaciones a cero, obtenemos los puntos estacionarios, del nuevo sistema, para esto, podemos poner tres variables dinámicas, en función de una sola (U_H).

$$r(1-U_H)(1-p)U_H - (1-r)U_H - w_1 U_H + w_2 U_E + w_3 U_H^{(A)} = 0 \quad (4.7)$$
$$(1-r)U_H - w_4 U_H^A + w_5 U_H^{(A)} U_M = 0 \quad (4.8)$$
$$r(1-U_H)pU_H - dU_M = 0 \quad (4.9)$$
$$U_H^{(A)} U_M - w_6 U_E = 0 \quad (4.10)$$

Ahora despejando de (3) y de (4) tenemos

$$U_E = \frac{U_H^{(A)} U_M}{w_6} \quad (4.11)$$
$$U_M = \frac{(1-r)(1-U_H)pU_H}{d} \quad (4.12)$$

despejando $U_H^{(A)}$ de (2):

$$U_H^{(A)} = \frac{(1-r)U_H}{w_4 - w_5 U_M} \quad (4.13)$$

sustituyendo (6) en (7) tenemos:

$$U_H^{(A)} = \frac{dr(1-r)U_H}{dw_4 - w_5 r(1-U_H)pU_H} \quad (4.14)$$

así que, sustituyendo (6) y (8) en (5):

$$U_E = \frac{r^2(1-r)p(1-U_H)U_H^2}{w_6[dw_4 - w_5 r(1-U_H)pU_H]} \quad (4.15)$$

finalmente nos queda la ecuación:

$$r(1-U_H)(1-p)U_H - w_1 U_H + \frac{r^2(1-r)p(1-U_H)U_H^2}{w_6[dw_4 - w_5 r(1-U_H)pU_H]} + \frac{w_3 dr(1-r)U_H}{dw_4 - w_5 r(1-U_H)pU_H} = 0$$

teniendo como raíces:

$$U_H = 0$$

$$r(1-U_H)(1-p)U_H - w_1U_H + \frac{r^2(1-r)p(1-U_H)U_H^2}{w_6[dw_4 - w_5r(1-U_H)pU_H]} + \frac{w_3dr(1-r)U_H}{dw_4 - w_5r(1-U_H)pU_H} = 0$$

ahora, para expresar la segunda igualdad de la forma $ax^3 + bx^2 + cx + d$ multiplicamos, primero por $w_6[dw_4 - w_5r(1-U_H)pU_H]$

$$\begin{aligned}
0 &= w_6[dw_4 - w_5r(1-U_H)pU_H][r(1-U_H)(1-p) - w_1] + w_2r^2(1-r)p(1-U_H)U_H \\
&\quad + w_6w_3dr(1-r) \\
&= dw_6w_4r(1-p)(1-U_H) - w_6w_4w_1d - w_6w_5r^2p(1-p)(U_H - U_H^2)(1-U_H) \\
&\quad + w_6w_5w_1rp(U_H - U_H^2) + w_2r^2(1-r)p(U_H - U_H^2) + w_6w_3r(1-r)d \\
&= w_6w_4r(1-p)d - w_6w_4r(1-p)dU_H - w_6w_4w_1d - w_6w_5r^2p(1-p)(U_H - 2U_H^2 + U_H^3) \\
&\quad + w_6w_5w_1rp(U_H - U_H^2) + w_2r^2(1-r)p(U_H - U_H^2) + w_6w_3r(1-r)d \\
&= -w_6w_5r^2p(1-p)U_H^3 + \left[2w_6w_5r^2p(1-p) - w_6w_5w_1rp - w_2r^2(1-r)p\right]U_H^2 \\
&\quad + \left[w_2r^2(1-r)p + w_6w_5w_1rp - w_6w_4r(1-p)d - w_6w_5r^2p(1-p)\right]U_H \\
&\quad + [w_6w_4r(1-p)d + w_6w_3r(1-r)d - w_6w_4w_1d] \\
&= [w_6w_5r^2p(1-p)]U_H^3 + \left[w_6w_5w_1rp + w_2r^2(1-r)p - 2w_6w_5r^2p(1-p)\right]U_H^2 \\
&\quad + \left[w_6w_4r(1-p)d + w_6w_5r^2p(1-p) - w_2r^2(1-r)p - w_6w_5w_1rp\right]U_H \\
&\quad + [w_6w_4w_1d - w_6w_4r(1-p)d - w_6w_3r(1-r)d] \\
&= U_H^3 + \left[\frac{w_6w_5w_1rp + w_2r^2(1-r)p - 2w_6w_5r^2p(1-p)}{w_6w_5r^2p(1-p)}\right]U_H^2 \\
&\quad + \left[\frac{w_6w_4r(1-p)d + w_6w_5r^2p(1-p) - w_2r^2(1-r)p - w_6w_5w_1rp}{w_6w_5r^2p(1-p)}\right]U_H \\
&\quad + \left[\frac{w_6w_4r(1-p)d + w_6w_3r(1-r)d - w_6w_4w_1d}{w_6w_5r^2p(1-p)}\right]
\end{aligned}$$

finalmente hemos encontrado el polinomio de tercer grado para el segundo punto estacionario, el primero lo obtenemos sustituyendo $U_H = 0$ en (4.12), (4.14) y (4.15) que es el punto estacionario $(0, 0, 0, 0)$.

Análisis de Estabilidad

Como ya vimos primero obtendremos la matriz Jacobiana de nuestro sistema la cual nos queda como:

$$A = \begin{pmatrix} (1-p)r(1-2U_H) - w_1 & w_3 & 0 & w_2 \\ r(1-r) & -w_4 + w_5 - U_M & w_5 U_H^{(A)} & 0 \\ rp(1-2U_H) & 0 & -d & 0 \\ 0 & U_M & U_H^{(A)} & -w_6 \end{pmatrix}$$

Obtengamos los valores propios de manera general

$$|A - \lambda I| = 0$$

tenemos ahora:

$$|A-\lambda I| = \begin{vmatrix} (1-p)r(1-2U_H) - w_1 - \lambda & w_3 & 0 & w_2 \\ r(1-r) & -w_4 + w_5 - U_M - \lambda & w_5 U_H^{(A)} & 0 \\ rp(1-2U_H) & 0 & -d - \lambda & 0 \\ 0 & U_M & U_H^{(A)} & -w_6 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

desarrollando la determinante tenemos la expresión siguiente

$$\begin{aligned} &= rp(1-2U_H)\{w_3[w_5 U_H^{(A)}(-w_6 - \lambda)] + w_2[(-w_4 + w_5 - \lambda)U_H^{(A)} - U_M w_5 U_H^{(A)}]\} \\ &+ (-d-\lambda)\{-U_M(-r(1-r)w_2) \\ &+ (-w_6 - \lambda)[\{(1-p)r(1-2U_H) - w_1 - \lambda\}\{-w_4 + w_5 - \lambda\} - r(1-r)w_3]\} \end{aligned}$$

desarrollando los productos, distribuyendo y factorizando llegamos al siguiente polinomio característico:

$$\begin{aligned} \lambda^4 &+ [w_6 + w_1 - (-w_4 + w_5) - (1-p)r]\lambda^3 \\ &+ [w_6\{d - 2w_1 - 2(-w_4 + w_5) - (1-p)r\} + d\{1 + w_1 - (-w_4 + w_5) - (1-p)r\} + \\ &\quad r\{(1-p)(-w_4 + w_5) - (1-r)w_3\} - w_1(-w_4 + w_5)]\,\lambda^2 \\ &\quad + [d\{w_6[w_1 - (-w_4 + w_5) - (1-p)r]\} + (-w_4 + w_5)[(1-p)r - w_1] - r(1-r)w_3]\} \\ &\quad + w_6\{(-w_4 + w_5)[(1-p)r - w_1] - r(1-r)w_3\}]\,\lambda \\ &\quad + d w_6\{r[(1-p)(-w_4 + w_5) - (1-r)w_3] - w_1(-w_4 + w_5)\} = 0 \end{aligned}$$

Bibliografía

[1] BOYCE, W. E., DIPRIMA C, RICHARD, AND VILLAGÓMEZ VELÁZQUEZ, H. *Ecuaciones diferenciales y problemas con valores en la frontera*. Limusa, México, 2009. OCLC: 893569562.

[2] CASTILLO, G. *Ensayos toxicológicos y métodos de evaluación de calidad de aguas.* Instituto Méxicano de Tecnología del Agua, México D.F. (México), 2004. OCLC: 881016180.

[3] DE CIENCIAS NATURALES (SPAIN), M. N., Ed. *Fauna ibérica*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1990.

[4] EBERT, D. *Ecology, epidemiology, and evolution of parasitism in Daphnia*. National Center for Biotechnology Information, Bethesda, MD, 2005. OCLC: 705948796.

[5] EDWARDS, C. H., AND PENNEY, D. E. *Elementary differential equations*, 6th ed ed. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J, 2008. OCLC: ocn192026500.

[6] GERMAN, C.-C. I., DEL CARMEN, M.-D. M., AND DANIEL, B.-C. Laboratory production of Daphnia magna (Straus 1820) fed with microalgae and active dry yeast.

[7] KLEIVEN, O. T., LARSSON, P., HOBÆK, A., AND HOBAEK, A. Sexual Reproduction in Daphnia magna Requires Three Stimuli. *Oikos 65*, 2 (Nov. 1992), 197.

[8] MARTÍNEZ-JERÓNIMO, F., VILLASEÑOR, R., RIOS, G., AND ESPINOSA, F. Effect of food type and concentration on the survival, longevity, and reproduction of Daphnia magna. *Hydrobiologia 287*, 2 (July 1994), 207–214.

[9] PAGGI, J. C. Importancia de la fauna de "cladóceros"(Crustácea, Branchiopoda) del litoral fluvial argentino. *INSUGEO Miscelanea 12* (2004), 239–246.

[10] PERKO, L. *Differential equations and dynamical systems*, 3rd ed ed. No. 7 in Texts in applied mathematics. Springer, New York, 2001.

[11] PLAAT, O. *Ecuaciones diferenciales ordinarias*. Reverté, Barcelona, 1974. OCLC: 802635525.

[12] SIMMONS, G. F. *Differential equations, with applications and historical notes*, 2nd ed ed. International series in pure and applied mathematics. McGraw-Hill, New York, 1991.

[13] SMITH, F. E. Population Dynamics in Daphnia magna and a New Model for Population Growth. *Ecology 44*, 4 (Oct. 1963), 651–663.

[14] ZILL, D. G., AND CULLEN, M. R. *Differential equations with boundary-value problems*, 7th ed ed. Brooks/Cole, Cengage Learning, Belmont, CA, 2009.