

# Elaboración de un modelo predador-presa con retardo aplicado a la especie *Puma concolor*

Tesis entregada a la  
Universidad Tecnológica Metropolitana  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de

*Magíster en biomatemática*

Facultad de Ciencias Naturales, Matemática y del Medio Ambiente

Por  
Ingeniero Forestal Wilson Alexander Mejías Caballero

Diciembre, 2022

Director de Tesis Dr. Daniel Sepulveda Oehninger

**Facultad de Ciencias Naturales,  
Matemática y del Medio Ambiente  
Universidad Tecnológica Metropolitana**

**Informe de Aprobación  
Tesis de Magíster**

Se informa a la *Escuela de Postgrado* de la *Facultad de Ciencias Naturales, Matemática y del Medio Ambiente* que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

Wilson Alexander Mejías Caballero

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de *Magister en biomatemática*, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 18 del mes de enero.

Director de Tesis

Dr. Daniel Sepulveda Oehninger

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Rodrigo Gutiérrez Aguilar

Dr. Francisco Vielma Leal

*“Nuestra conexión con las personas es Musubi. El flujo del tiempo es Musubi. Así que los hilos trenzados son una manera de representar esto mismo. Convergen y toman forma. Se doblan, se enredan y a veces se desenredan; se rompen y se reconectan. Así es el tiempo..”*

– M. Shinkai, *Kimi no Na Wa*, 2016.

## Agradecimientos

Me faltaría tinta para poder agradecer, de manera correcta, a todas aquellas personas que me dieron ánimo durante todo este proceso. . .

En primer lugar, me gustaría agradecer al cuerpo académico del Magíster en Biomatemática de la UTEM, quienes fueron extremadamente generosos con su guía y conocimientos durante estos dos años de formación y desarrollo de la tesis.

A mi profesor guía, Daniel Sepúlveda, quien me acompañó durante todo el desarrollo de este trabajo, entregándome toda su sabiduría y consejos para cumplir con mi meta. A mi familia y amigos, quienes incondicionalmente me han apoyado a seguir adelante y dar lo mejor de mi en cada uno de los desafíos que he afrontado durante mi vida.

A una persona muy especial, que ya no esta entre nosotros, pero de la cual guardo el más dulce de los recuerdos. . . Abuelita Gina.

Y, por último, a la persona que más estuvo a mi lado, que me acompañó en el traspasnoche y más de alguna vez me ayudo a seguir adelante cuando sentía que no tenía fuerzas. . . Mi amada Andrea.

A todos y cada uno de ustedes, mis más sinceros agradecimientos.

Wilson Mejías Caballero



# Índice general

<b>1. Introducción</b>	<b>3</b>
1.1. Antecedentes . . . . .	3
1.1.1. El Puma . . . . .	3
1.1.2. Modelos matemáticos . . . . .	5
1.2. Planteamiento del Problema . . . . .	9
1.2.1. Objetivos . . . . .	10
<b>2. Marco teórico</b>	<b>11</b>
2.1. Existencia de soluciones de ecuaciones diferenciales con retardo . . . . .	11
2.2. Sistemas Lineales Autónomos . . . . .	15
2.3. La Ecuación Característica . . . . .	16
2.3.1. Funciones Analíticas . . . . .	17
2.3.2. Propiedades de la ecuación característica . . . . .	18
2.4. Principio de Estabilidad Linealizada . . . . .	19
2.5. Estabilidad absoluta . . . . .	20
2.6. Ecuaciones diferenciales con retardo en $\mathbb{R}$ . . . . .	21
<b>3. Metodología</b>	<b>23</b>
3.1. Características del modelo . . . . .	23
3.2. Existencia de soluciones no negativas . . . . .	24
3.3. Análisis de soluciones de estado estacionario . . . . .	25
3.4. Extensión del modelo a dos parches . . . . .	25
3.5. Simulación . . . . .	25
3.6. Escenarios potenciales . . . . .	26
<b>4. Resultados y Discusiones</b>	<b>27</b>
4.1. Estudio del modelo con un Parche . . . . .	27
4.1.1. Formulación del modelo . . . . .	27
4.1.2. Discusión acerca del modelo a priori . . . . .	28
4.1.3. Existencia y unicidad de soluciones no negativas . . . . .	29
4.1.4. Equilibrios del modelo . . . . .	31

4.1.5.	Análisis de estabilidad de los equilibrios . . . . .	33
4.1.6.	Simulaciones numéricas . . . . .	37
4.2.	Estudio del modelo con dos parches . . . . .	40
4.2.1.	Modelo con migración constante . . . . .	41
4.2.2.	Modelo con migración denso dependiente . . . . .	41
4.2.3.	Modelo con migración radio dependiente . . . . .	42
4.2.4.	Simulaciones numéricas con dos parches . . . . .	44
4.3.	Simulación de escenarios . . . . .	50
4.3.1.	Reducción de las presas . . . . .	50
4.3.2.	Reducción de los predadores . . . . .	50
4.3.3.	Limitación de la migración . . . . .	52
<b>5.</b>	<b>Conclusiones</b>	<b>53</b>

# Índice de figuras

1.1. Desplazamiento de pumas monitoreados . . . . .	4
1.2. Gráficas de las respuestas funcionales de Holling . . . . .	6
1.3. Modelo de crecimiento logístico . . . . .	7
3.1. Diagrama de la metodología del estudio . . . . .	24
4.1. Simulación de extinción de predadores . . . . .	38
4.2. Simulación de poblaciones en equilibrio positivo . . . . .	39
4.3. Simulación de densidades oscilatorias . . . . .	40
4.4. Esquema de migración de predadores . . . . .	40
4.5. Simulación de migración de predadores . . . . .	43
4.6. Simulación de modelos de dos parches, caso extinción de los predadores . . . . .	45
4.7. Simulación de modelos de dos parches, caso equilibrios positivos . . . . .	47
4.8. Simulación de modelos de dos parches, caso población oscilante . . . . .	49
4.9. Efecto de la remoción de presas y predadores . . . . .	51
4.10. Efecto de la limitación en la migración . . . . .	52



## Resumen

La especie nativa *Puma concolor* (Puma) es el mayor predador de los ecosistemas cordilleranos chilenos y actualmente satisface los criterios establecidos en la normativa chilena para ser catalogada como amenazada (MMA, 2020). La investigación de Rumiz (2010) indica que, al tratarse de un gran carnívoro, los pumas cumplen un rol fundamental en los ecosistemas, ya que al controlar del número de herbívoros permiten la regeneración de especies vegetales, es decir son reguladores de otras poblaciones. Así mismo, este autor ha concluido que estos carnívoros se distribuyen en su hábitat según la disponibilidad, abundancia y vulnerabilidad de sus presas. Muchos modelos predador-presa ignoran el tiempo para la conversión de la biomasa consumida en biomasa del predador, lo que puede ser subsanado agregando al modelo un factor de *retardo* que incorpore información de la población hace  $\tau$  periodos de tiempo, transformando la ecuación del predador en una Ecuación Diferencial con retardo. En el presente trabajo se definió un modelo matemático que, mediante el uso de ecuaciones diferenciales con retardo, describe la dinámica predador-presa para la especie *P. concolor*. Se asoció al predador una respuesta funcional Holling del tipo III (Holling, 1965) y un crecimiento determinado por la ecuación de Nicholson (Berezansky et al., 2010), mientras que las presas fueron modeladas con crecimiento logístico. Se planteó un sistema para una especie de predador en un parche, demostrando la existencia y unicidad de soluciones no negativas y acotadas para condiciones iniciales no negativas, además de determinar los respectivos equilibrios estacionarios del sistema. El análisis de estabilidad de los equilibrios se vio limitado ante la dificultad de analizar las expresiones obtenidas para las ecuaciones características. Aún así, se definió la inestabilidad de la solución trivial del sistema y bajo ciertas condiciones se mostró la estabilidad absoluta de la solución con extinción de los predadores. Luego el modelo planteado fue extendido a dos parches acoplados, entre los que se desplazan los predadores, generando tres sistemas diferentes que, dependiendo del mecanismo o supuesto que genera la migración, describen el movimiento de los pumas entre los parches. El último mecanismo propuesto, es una migración que depende de la razón entre las densidades de presas de ambos parches, la cual es una propuesta original de este trabajo. Los sistemas se resolvieron mediante métodos numéricos, utilizando los mismos valores iniciales pero con distintos valores para los parámetros, de manera de apreciar como estos afectan el comportamiento predador y presas. Se diferenciaron tres tipos distintos de soluciones, los cuales se denominaron como: extinción de los predadores, equilibrios positivos y soluciones oscilatorias. Por último, se evaluó el efecto de remoción sistemática de presas y predadores, además de la limitación de la migración entre parches, donde se apreció que estas modificaciones inciden en la dinámica normal del sistema. Las propuestas y avances de este trabajo pueden ser un insumo para el desarrollo de futuras investigaciones relacionadas con el Puma o sistemas predador-presa en general.

## Abstract

The native species *Puma concolor* (Puma) is the largest predator in Chilean Andean ecosystems and currently meets the criteria established in Chilean regulations to be classified as threatened (MMA, 2020). The investigation of Rumiz (2010) indicates that being a large carnivore, pumas play a fundamental role in ecosystems, since by controlling the number of herbivores they allow the regeneration of plant species, that is, they are regulators of other populations. Likewise, this author has concluded that these carnivores are distributed in their habitat according to the availability, abundance, and vulnerability of their prey. Many predator-prey ignore the time for conversion of consumed biomass in predator models, which can be remedied by adding to the model a *delay* factor that incorporates information from the population  $\tau$  periods ago of time, transforming the predator's equation into a delayed Differential Equation. In the present work, a mathematical model was defined that, through the use of delayed differential equations, describes the predator-prey dynamics for the species *P. concolor*. The predator was associated with a type III Holling functional response (Holling, 1965) and a growth determined by the Nicholson equation (Berezansky et al., 2010), while the prey was modeled with logistic growth. A system for a species of predator in a patch was proposed, demonstrating the existence and uniqueness of non-negative and bounded solutions for non-negative initial conditions, in addition to determining the respective stationary equilibria of the system. The equilibrium stability analysis was limited by the difficulty of analyzing the expressions obtained for the characteristics. Still, the instability of the trivial solution of the system was defined and under certain conditions, the absolute stability of the solution with the extinction of predators was shown. Then the proposed model was extended to two coupled patches, between which predators move, showing three different systems that, depending on the mechanism or assumption that generates migration, describe the movement of pumas between patches. The last proposed mechanism is a migration that depends on the ratio between the prey densities of both patches, which is an original proposal of this work. The systems were solved by means of numerical methods, using the same initial values but with different values for the parameters, in order to appreciate how these derive the predator and prey behavior. Three different types of solutions were differentiated, which were named: extinction of predators, positive equilibria, and oscillatory solutions. Finally, the effect of the systematic elimination of prey and predators was evaluated, in addition to the limitation of migration between patches, where it was observed that these modifications affect the normal dynamics of the system. The proposals and advances of this work can be an input for the development of future research related to Puma or predator-prey systems in general.

# Capítulo 1

## Introducción

La dinámica de poblaciones es una especialidad científica que se ocupa del estudio de las poblaciones modelando, mediante ecuaciones matemáticas, el comportamiento de estas para poder realizar predicciones de sus cambios, conductas y consecuencias biológicas (EDAN, 2019). Así mismo, la depredación se define generalmente como el consumo de todo o parte de un organismo viviente por otro, fenómeno que se modela a través de los sistemas predador-presa, los cuales representan esta interacción que se da entre dos especies donde una (predador) se aprovecha de la otra (presa) (Smith and Smith, 2007). El método más básico para proyectar los cambios en el tiempo de una población son las ecuaciones diferenciales, donde la idea central es que a partir de un valor inicial para la población podemos usar un modelo para predecir cuantos individuos habrá en el futuro, siendo una de sus aplicaciones el modelamiento de relaciones interespecíficas (Kitzes, 2022).

En el presente capítulo se entregan algunos antecedentes acerca de la especie de interés en este estudio. Además de un resumen de los principales fundamentos del modelamiento de sistemas predador-presa.

### 1.1. Antecedentes

#### 1.1.1. El Puma

La especie nativa *Puma concolor* (Puma) es el mayor predador de los ecosistemas cordilleros chilenos (Toledo and Surot, 2003). A nivel global esta especie se clasifica como “Cercana a la Amenaza” y entre los factores que la amena en la actualidad destacan la caza, la expansión inmobiliaria, el cambio de uso de suelo o el cambio climático (Ríos, 2009). Estudios previos han estimado la densidad de pumas en distintas zonas del país, estando estas en un rango de entre 0,75 y 2,5 individuos por 100 km<sup>2</sup> (Guarda et al., 2017). Estos números muestran el delicado estado de conservación del puma en nuestro país. De hecho la especie cumple los criterios de la normativa chilena para ser catalogada como amenazada (MMA, 2020).

Este carnívoro tiene dentro de sus presas más comunes alces, ciervos, venados, castores, ardillas, marmotas, lauchas, ratones, conejos, liebres y jabalíes, pero en Chile depreda particularmente lagomorfos (Conejos) y camélidos (Vicuñas y guanacos) (Toledo and Surot, 2003).

En cuanto a la ecología de la especie y su comportamiento social, Rumiz (2010) indica que, al tratarse de un gran carnívoro, las poblaciones de pumas cumplen un rol clave en los ecosistemas, controlando el número de herbívoros y de este modo permitiendo la regeneración de especies vegetales, es decir, son reguladores de otras poblaciones. Adicionalmente, se ha concluido que para los pumas importa más la disponibilidad, abundancia y vulnerabilidad de sus presas y no su comportamiento social para distribuirse en su hábitat (Rumiz, 2010). Este mismo comportamiento también ha sido evidenciado en otros estudios e indica que los pumas se desplazarían a otros territorios en respuesta a una baja de las presas disponibles (Rumiz, 2010).

En una investigación reciente llevada a cabo en el marco del Proyecto GEF Montaña (Proyecto-GEF, 2021), en la que se registró la actividad de dos pumas por 13 meses, se pudo detectar el movimiento de estos especímenes entre dos áreas distintas o “parches” de la zona central de Chile. Este desplazamiento se realizó a través de una red de corredores biológicos de montaña que conectan ecosistemas de la Región Metropolitana y la Región de Valparaíso (Ver Figura 1.1).

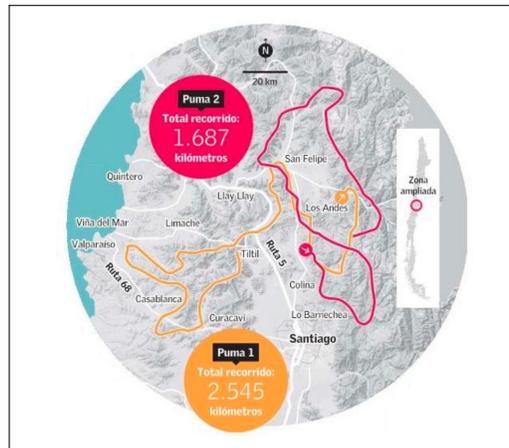


Figura 1.1: Desplazamiento de pumas monitoreados (Proyecto-GEF, 2021)

La madurez sexual de las hembras se alcanza alrededor de los dos años, mientras que en los machos esta se da al final de los tres años y el periodo de gestación de las crías es de entre 90 y 95 días, teniendo camadas de entre dos y tres individuos cada dos años (Toledo and Surot, 2003).

### 1.1.2. Modelos matemáticos

#### Fundamentos de los modelos predador-presa

Dentro de la literatura es posible encontrar distintos fundamentos para modelar la relación entre predadores y presas (Berryman et al., 1995). La ley de acción de masas (LAM) es un formalismo ampliamente utilizado para expresar las velocidades de reacción de un sistema (Picó et al., 2015). Con la LAM se describe el comportamiento promedio de un sistema que consta de muchos componentes que interactúan, tales como moléculas que reaccionan entre sí (Ruth and Hannon, 1997). Así, al aplicar este concepto a un sistema predador-presa, se establece que la tasa per cápita de crecimiento de la población de predadores es determinada enteramente por la densidad de la presa. En contraste a lo anterior, existen una serie de sistemas predador-presa que se basan en la Ley de los rendimientos decrecientes, en donde se establece que la tasa de crecimiento per cápita de los predadores está definida por la densidad de presas o de la razón predador/presa (Berryman et al., 1995). La tasa de consumo, denominada respuesta funcional, expresa la acción de los predadores en la tasa de crecimiento de la población de presas, y representa la cantidad de presas que puede consumir un predador en una unidad de tiempo (Garay-Gonzales, 2020). Dicho concepto se puede entender como la capacidad predatora de un predador en función del cambio de la densidad de la presa (Badii et al., 2013). El ecólogo C.S. Holling (1965) exploró este concepto y desarrolló una clasificación basada en tres tipos generales de respuesta funcional, denominados respuestas funcionales de Holling Tipo I, Tipo II y Tipo III (Ver Figura 1.2). A continuación una breve descripción de estos.

**Tipo I:** Esta respuesta funcional se basa en el supuesto que el cambio en la densidad de la población de predadores es proporcional a la densidad de la población de presas disponible. Con esto se puede entender que la tasa per cápita de consumo de los predadores es proporcional a la densidad de presas, existiendo una cantidad umbral  $c$ , a partir de la cual la tasa es constante. Este tipo de comportamiento es característico de especies marinas que se alimentan del fitoplancton y zooplancton, donde el predador se alimenta filtrando el agua hasta alcanzar el estado de saciedad (Badii et al., 2013). La ecuación que describe este tipo de respuesta es la siguiente expresión

$$h(x) = \begin{cases} \gamma x & \text{si } 0 \leq x < c, \\ \gamma c & \text{si } c > x, \end{cases} \quad (1.1)$$

donde  $x$  es la densidad de presas.

**Tipo II:** En este tipo de respuesta, el número de presas consumidas por el predador se incrementa con una tasa decreciente, respecto a la densidad de la presa (Badii et al., 2013). Esta respuesta funcional es llamada respuesta Monod de tipo hiperbólica, donde el parámetro  $\gamma$  es la tasa máxima de consumo per cápita y  $a$  es la tasa de saturación media, es decir, la

cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo (Garay-Gonzales, 2020). Esta respuesta funcional es descrita por

$$h(x) = \frac{\gamma x}{a + x}. \quad (1.2)$$

**Tipo III:** Los predadores con este tipo de respuesta tienen una dieta basada en distintas especies de presas y su consumo es proporcional a sus abundancias, cambiando a las especies más abundantes y por tanto, permiten que las especies con menor densidad poblacional tengan oportunidad de incrementar sus poblaciones de nuevo (Badii et al., 2013). Es una respuesta sigmoideal que incluye la característica de que los predadores son ineficientes cuando los niveles de presas son bajos, y descrita por

$$h(x) = \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2}. \quad (1.3)$$

Donde  $\gamma$  y  $a$  tienen el mismo sentido ecológico que en 1.2.

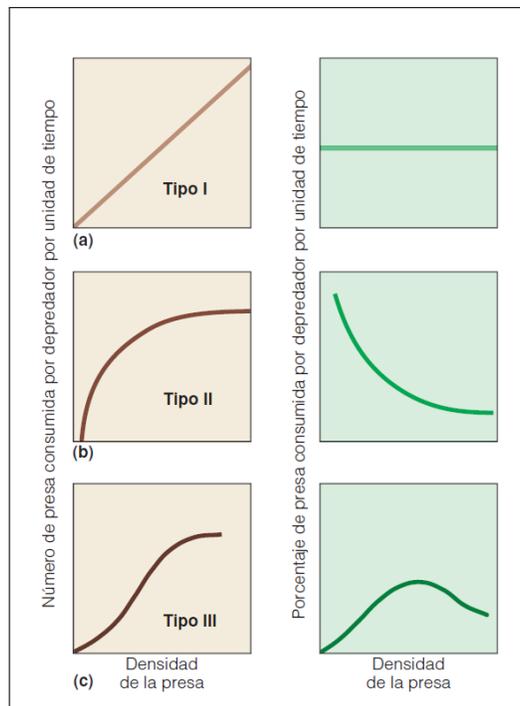


Figura 1.2: Gráficas de las respuestas funcionales de Holling (Smith and Smith, 2007)

Estos tres tipos de respuestas funcionales son funciones crecientes respecto a la población de presas (Garay-Gonzales, 2020). Un estudio con evidencia experimental determinó que el puma presenta una respuesta funcional del tipo III (Soria Díaz et al., 2014).

### Modelo de crecimiento logístico

Cuando las poblaciones crecen hasta un punto en donde su aumento se ve limitado por los recursos del medio ambiente (Capacidad de Carga  $K$ ) (Figura 1.3), se dice que esta población tiene un crecimiento que se denomina del tipo logístico (Beckerman, 1993). Este tipo de crecimiento se modela con la siguiente ecuación diferencial

$$\frac{dN}{dt} = r \left( \frac{K - N}{K} \right) N, \quad (1.4)$$

donde  $N$  es el número de individuos,  $dN/dt$  es la tasa de crecimiento de la población en el tiempo,  $t$  representa el tiempo,  $r$  es un parámetro positivo que representa la tasa máxima de crecimiento de la población y  $K$  es la capacidad de carga del ecosistema (tamaño poblacional máximo que puede mantenerse en un ambiente dado).

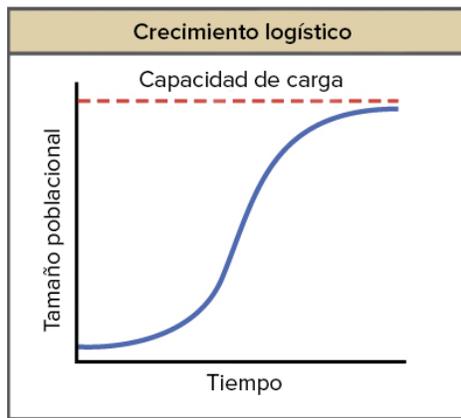


Figura 1.3: Modelo de crecimiento logístico (Beckerman, 1993)

### Modelo Lotka-Volterra

El modelo de predador-presa establecido por Lotka-Volterra (Matsuda et al., 1992) corresponde a un sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden no lineal utilizado para describir dinámicas en donde interactúan un predador y una presa. Como supuestos del modelo se establece que las presas poseen suministro de comida ilimitado por tiempo definido, y se reproducen con una tasa de crecimiento maltusiana (EDAN, 2019) que es minorada por efecto de la predación. En el caso de los predadores, el crecimiento está definido por el tamaño poblacional y su capacidad de consumir a las presas, menos el efecto debido a la tasa de mortalidad. Este modelo fue desarrollado en paralelo tanto por Alfred J. Lotka y Vito Volterra (Entre 1925-1926), y surgió como una aplicación de la Ley de acción de masas para describir la dinámica predatoria de dos especies (Berryman et al., 1995). El modelo en su forma

matemática está dado por

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy, \\ \frac{dy}{dt} = \delta xy - \gamma y, \end{cases} \quad (1.5)$$

donde  $y$  es el número de algún predador,  $x$  es el número de sus presas,  $dy/dt$  y  $dx/dt$  representan las tasas crecimiento de las dos poblaciones en el tiempo,  $t$  representa el tiempo y  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  y  $\delta$  son parámetros (positivos) que representan las interacciones de las dos especies.

### Ecuaciones diferenciales con retardo

Las ecuaciones diferenciales con retardo (EDR), corresponden a ecuaciones diferenciales funcionales que tienen la particularidad que su derivada se da en términos de los valores de la función en momentos anteriores, con lo que tienen varias aplicaciones para modelar y estudiar situaciones de carácter biológico (Smith, 2011). En literatura es posible encontrar aplicaciones de ecuaciones diferenciales con retardo para modelar interacciones entre predadores y presa (Martin and Ruan, 2001; Fan and Li, 2007; Kar and Batabyal, 2009; Krisnawan et al., 2019; Moussaoui et al., 2015; Garay-Gonzales, 2020).

**Modelos tipo Nicholson:** Este tipo de modelos tiene su origen en los estudios realizados por Robert May en la década de 1970, los cuales se basaron en los datos generados previamente por Nicholson (Nicholson, 1954). May colaboró con George Oster, quien junto con su ayudante, logró formalizar matemáticamente estas ideas en lo que comúnmente se conoce como la ecuación de Nicholson (Brillinger, 2012). Estudios como los de Gourley and Wu (2006), Berezansky et al. (2010) y Ossandón and Sepúlveda (2021) son algunos ejemplos de las aplicaciones de los modelos tipo Nicholson como lo son modelos de crecimiento de especies, modelos de áreas marinas de protección y modelos de interacción de predador-presa.

En este tipo de modelos, la reposición de individuos de una población (Gurney et al., 1980) está dada por

$$R(N) = PN e^{-\frac{N}{N_0}}, \quad (1.6)$$

donde  $N$  es la cantidad de individuos de la población,  $R(N)$  es la función de reposición de individuos (*recruitment rate function*),  $P$  es la tasa per cápita máxima de crías y  $N_0$  es el tamaño óptimo de reproducción para la población. De este modelo se puede derivar un modelo que describe la variación de la población en el tiempo:

$$\frac{dN(t)}{dt} = PN(t - T_D)e^{-\frac{N(t-T_D)}{N_0}} - \delta N(t), \quad (1.7)$$

donde  $N$  es la cantidad de individuos de la población,  $dN/dt$  representa la tasa crecimiento de la población,  $t$  representa el tiempo,  $N_0$  es el tamaño óptimo para la población y  $T_D$  es un

factor de retardo del modelo.

**Modelos predador-presa con retardo:** En muchos modelos predador-presa se ignora el tiempo de demora para la conversión de biomasa de presa consumida en biomasa del predador, ya sea en forma de crecimiento o reproducción del tamaño corporal (Amster, 2017). Esta situación puede ser subsanada agregando al modelo un factor de “retardo” que incorpore información de la población hace  $\tau$  periodos de tiempo, transformando la ecuación en una Ecuación Diferencial con retardo. A continuación se presenta un sistema de ecuaciones diferenciales para un sistema predador-presa desarrollado por Garay-Gonzales (2020):

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \gamma(x(t)) - h(x(t))y(t), \\ \frac{dy}{dt} = -\beta y(t) + h(x(t - \tau))y(t - \tau), \end{cases} \quad (1.8)$$

donde  $y$  es el número de algún predador,  $x$  es el número de sus presas,  $dy/dt$  y  $dx/dt$  representan las tasas de crecimiento de las dos poblaciones en el tiempo,  $t$  representa el tiempo,  $\gamma(x(t))$  corresponde a la función de crecimiento de la población de presas,  $h(x(t))$  corresponde a la respuesta funcional de los predadores a las presas,  $\beta$  corresponde a la tasa de mortalidad de los predadores y  $\tau$  corresponde al factor de retardo de los predadores.

En el presente trabajo se integraron una serie de elementos para definir un modelo matemático que, mediante el uso de ecuaciones diferenciales con retardo, describa la dinámica predador-presa para la especie *P. concolor*.

## 1.2. Planteamiento del Problema

Es posible encontrar una serie de publicaciones científicas y estudios recientes relacionados a la temática de modelos predador-presa, donde destacan temas como el análisis de los patrones temporales en función de distintas respuestas funcionales (Majumdar et al., 2022; Naik et al., 2022a; Jana and Kumar Roy, 2022; Barman and Ghosh, 2022) y los Efectos Alle y del miedo en las presas (Li et al., 2022; Naik et al., 2022b; Devi and Jana, 2022; Lan et al., 2022; Gökçe, 2022). Dentro de la literatura actual no existen modelos que integren las ecuaciones diferenciales con retardo, las respuestas funcionales y los modelos tipos Nicholson para la especie *P. concolor*. Dado que esta especie se encuentra con problemas de conservación, es importante contar con herramientas que ayuden a simular distintos escenarios y cuantificar el nivel de afectación y la respuesta de esta especie frente a distintas perturbaciones. Es en este contexto que surge la pregunta acerca de la posibilidad de crear un modelo, enfocando su funcionamiento según las características predatorias del Puma. Además de esto, los antecedentes recolectados del estudio de Rumiz (2010) y monitoreo llevado a cabo por el Proyecto-GEF (2021), dan un fundamento para poder extender este modelo a uno con movimiento del predador entre distintos parches.

### 1.2.1. Objetivos

#### Objetivo General

Proponer un modelo matemático ecológico que describa la relación existente entre predador (*Puma concolor*) y sus presas mediante el uso de los modelos tipo Nicholson y Logístico bajo distintos escenarios de parámetros poblacionales.

#### Objetivos Específicos

1. Definir un modelo matemático que integre la ecuación de Nicholson y el modelo Logístico para una dinámica predador-presa.
2. Analizar las propiedades cualitativas del modelo matemático planteado con uno y dos parches.
3. Evaluar mediante simulaciones matemáticas los potenciales escenarios para la interacción entre la población de *Puma concolor* y sus presas.

# Capítulo 2

## Marco teórico

En este capítulo se presentarán algunos resultados fundamentales de la teoría de Ecuaciones Diferenciales con Retardo (EDR). Los principales aspectos a tratar son la existencia de soluciones de EDR, los sistemas lineales de EDR, la ecuación característica, el principio de estabilidad linealizada, un resultado de estabilidad absoluta, para concluir con un apartado acerca de la resolución numérica de EDR en  $\mathbb{R}$ . El presente capítulo está inspirado en el texto de Smith (2011), por lo que las demostraciones son omitidas. Para el lector interesado en profundizar en la teoría de EDR se recomienda el libro de Hale and Lunel (1993).

### 2.1. Existencia de soluciones de ecuaciones diferenciales con retardo

Considere la ecuación diferencial con retardo no lineal

$$x'(t) = f(t, x(t), x(t - \tau)) \quad (2.1)$$

con retardo  $r > 0$ . Se asume que  $f(t, x, y)$  y  $f_x(t, x, y)$  son funciones continuas sobre  $\mathbb{R}^3$ . Sea  $s \in \mathbb{R}$  dada y  $\phi : [s - \tau, s] \mapsto \mathbb{R}$  una función continua. Es de interés encontrar una solución  $x(t)$  de la ecuación (2.1) con condición inicial

$$x(\theta) = \phi(\theta), \quad s - \tau \leq \theta \leq s. \quad (2.2)$$

Note que se debe interpretar  $x'(s)$  como la derivada por la derecha en  $s$ . A continuación se expone cómo resolver la ecuación (2.1) por el *método de los pasos*, que consiste en una estrategia muy intuitiva. Consideremos el intervalo  $s \leq t \leq s + \tau$ , sobre este intervalo  $x(t)$  debe satisfacer el problema de valor inicial:

$$y'(t) = f(t, y(t), \phi(t - \tau)), \quad y(\theta) = \phi(\theta), \quad s \leq \theta \leq s + \tau.$$

De esta manera se obtiene una *ecuación diferencial ordinaria (EDO)*, y puede ser estudiada la existencia de soluciones (locales) utilizando la teoría de EDOs. Si esta solución local  $y(t)$

existe para todo  $t$  tal que  $s \leq t \leq s + \tau$ , entonces la solución  $x(t) = y(t)$  puede ser definida sobre todo el intervalo  $[s - \tau, s + \tau]$  y es posible repetir el argumento anterior para extender esta solución aún más a la derecha. De hecho, para  $s + \tau \leq t \leq s + 2\tau$ , una solución  $x(t)$  de (2.1) y (2.2) debe satisfacer el PVI:

$$y'(t) = f(t, y(t), x(t - \tau)), \quad y(\theta) = \phi(\theta), s \leq \theta \leq s + \tau.$$

Una vez más, los resultados de existencia para este tipo de problemas garantizan la existencia de una única solución, que se denota por  $x(t)$ , definida sobre un subintervalo  $[s + \tau, \sigma) \subset [s + \tau, s + 2\tau]$ , posiblemente el intervalo entero. De esta manera,  $x(t)$ , ahora definida sobre  $[s - r, \sigma)$  con  $\sigma > s + r$ , es una solución de (2.1) y (2.2). Si la solución existe sobre todo el intervalo  $[s + \tau, s + 2\tau]$  entonces es posible repetir este proceso para extender la solución al intervalo  $[s + 2\tau, s + 3\tau]$ , o algún subintervalo de este.

**Teorema 2.1.** *[(Smith, 2011, pp. 26)] Sean  $f(t, x, y)$  y  $f_x(t, x, y)$  funciones continuas sobre  $\mathbb{R}^3$ ,  $s \in \mathbb{R}$ , y sea  $\varphi : [s - \tau, s] \rightarrow \mathbb{R}$  continua. Entonces existe  $\delta > s$  y una única solución del problema del valor inicial (2.3) sobre  $[s - \tau, \delta]$ :*

$$\begin{cases} x'(t) = f(t, x(t), x(t - \tau)) \\ x(\theta) = \phi(\theta), s - \tau \leq \theta \leq s. \end{cases} \quad (2.3)$$

**Teorema 2.2.** *[(Smith, 2011, pp. 27)] Suponga que la función  $f : \mathbb{R} \times \mathbb{R}_+^n \times \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}$  satisface las hipótesis del Teorema 2.1, y*

$$\forall i, t; \forall x, y \in \mathbb{R}_+^n \text{ se tiene que } x_i = 0 \Rightarrow f_i(t, x, y) \geq 0. \quad (2.4)$$

*Si el dato inicial en (2.3) satisface  $\phi \geq 0$ , entonces la correspondiente solución  $x(t)$  de (2.3) satisface  $x(t) \geq 0$  para todo  $t \geq s$  donde ella este definida.*

**Teorema 2.3.** *[(Smith, 2011, pp. 26)] Supongamos que  $f$  satisface las hipótesis del teorema 2.1 y sea  $x : [s - \tau, \delta) \rightarrow \mathbb{R}$  la solución no continuable del problema de valor inicial 2.3. Si  $\delta < \infty$  entonces:*

$$\lim_{t \rightarrow \delta^-} |x(t)| = +\infty.$$

Las ecuaciones diferenciales con retardo pertenecen a una clase de ecuaciones diferenciales más abstractas, denominado ecuaciones diferenciales *funcionales*. A continuación introduciremos algunas definiciones de este contexto, principalmente porque su notación resulta muy útil.

**Definición 2.1.** *Si  $x$  es una función definida, al menos, sobre  $[t - \tau, t] \rightarrow \mathbb{R}^n$ , entonces podemos definir una nueva función  $x_t : [-\tau, 0] \rightarrow \mathbb{R}^n$  por medio de la identidad*

$$x_t(\sigma) = x(t + \sigma) \text{ para } -\tau \leq \sigma \leq 0.$$

Note que  $x_t$  se obtiene al considerar  $x(s)$  para  $t - \tau \leq s \leq t$  y entonces trasladamos este segmento  $x$  al intervalo  $[-\tau, 0]$ . Si  $x$  es una función continua, entonces  $x_t$  es una función continua sobre  $[-\tau, 0]$ .

El conjunto  $C([-\tau, 0], \mathbb{R}^n)$  de todas las funciones continuas que van desde  $[-\tau, 0] \rightarrow \mathbb{R}^n$  será denotado por  $\mathcal{C}$ . Si  $A$  es un subconjunto de  $\mathbb{R}^n$ , entonces  $C([-\tau, 0], A)$  será denotado por  $\mathcal{C}_A$ . La notación  $x_t$  es conveniente, pues permite escribir las EDRs de una forma abreviada, por ejemplo podemos escribir la ecuación (2.1) en la forma

$$x'(t) = f(t, x(t), x_t).$$

Se enfatizará en el problema de valor inicial para el sistema no autónomo

$$\begin{aligned} x'(t) &= f(t, x_t), \quad t \geq \sigma, \\ x_\sigma &= \phi, \end{aligned} \tag{2.5}$$

donde  $\sigma \in \mathbb{R}$  es el tiempo inicial y  $\phi \in \mathcal{C}$  es el estado del sistema en el tiempo  $\sigma$ . Esto quiere decir que

$$x(\theta) = \phi(\theta), \quad -\tau \leq \theta \leq 0.$$

Se denota por  $\|x\|$  a la norma de un vector  $x$  mientras que la norma de una función (vectorial) en  $\mathcal{C}$  será definida por

$$\|\phi\| = \sup\{|\phi(\theta)| : -r \leq \theta \leq 0\}.$$

Aparte de la continuidad de  $f$ , se asume que dicha función satisface una condición de Lipschitz sobre cada subconjunto de  $\mathbb{R} \times \mathcal{C}$ , es decir, para todo  $a, b \in \mathbb{R}$  y  $M > 0$ , existe una constante  $K$  tal que:

$$|f(t, \phi) - f(t, \psi)| \leq K\|\phi - \psi\|, \quad a \leq t \leq b, \quad \|\phi\|, \|\psi\| \leq M. \tag{2.6}$$

Note que la constante  $K$  puede depender tanto de las constantes  $a, b$  como de  $M$ . A continuación se encontrará una solución de (2.5) sobre el intervalo  $[\sigma, \sigma + A]$  para algún  $A > 0$ . Integrando a ambos lados y aplicando el teorema fundamental del cálculo, se obtiene que  $x(t)$  debe ser una solución continua de la ecuación integral

$$x(t) = \phi(0) + \int_{\sigma}^t f(s, x_s) ds, \quad \sigma \leq t \leq \sigma + A, \tag{2.7}$$

y además  $x(\theta) = \phi(\theta), \sigma - r \leq \theta \leq \sigma$ . A continuación se enuncia un resultado de existencia general.

**Teorema 2.4.** *[(Smith, 2011, pp. 32)] Sea  $f$  una continua satisfaciendo la condición de Lipschitz 2.1,  $\sigma \in \mathbb{R}$ , y  $M > 0$ . Existe una constante  $A > 0$ , que depende solo de  $M$  tal que si  $\phi \in \mathcal{C}$  satisface  $\|\phi\| \leq M$ , entonces existe una única solución  $x(t) = x(t, \phi)$  de (2.5), definida*

sobre  $[\sigma - r, \sigma + A]$ . Además, si  $K$  es la constante de Lipschitz para  $f$  que le corresponde a  $[\sigma, \sigma + A]$  y  $M$ , entonces

$$\max_{\sigma-r \leq \eta \leq \sigma+A} |x(\eta, \phi) - x(\eta, \psi)| \leq \|\phi - \psi\| e^{KA}, \|\phi\|, \|\psi\| \leq M. \quad (2.8)$$

**Remark 2.1.** Si  $f$  satisface una condición de Lipschitz global, es decir, si  $K$  en puede ser elegida independiente de  $a, b$  y  $M$ , entonces no necesitamos hacer restricciones sobre  $A$  en el teorema 2.4. En otras palabras, su conclusión es válida para todo  $A > 0$ . En este caso, la solución existe para todo  $t \geq \sigma$ .

El concepto de estabilidad es fundamental para diversos fenómenos de evolución, y su concepto opuesto se conoce cómo *caos*. En este caso es de interés estudiar la estabilidad de las soluciones de EDRs y a continuación se introducirán algunas definiciones dadas en Hale and Lunel (1993). Considerare el sistema de EDR dado por

$$x'(t) = f(t, x_t).$$

Suponga que satisface  $f(t, 0) = 0$ ,  $t \in \mathbb{R}$  siempre que  $x(t) = 0$  es solución.

**Definición 2.2.** Se definen las siguientes clasificaciones para las soluciones  $x = 0$ :

- La solución  $x = 0$  es **estable** si para cada  $\sigma \in \mathbb{R}$  y  $\epsilon > 0$ , existe un  $\delta = \delta(\sigma, \epsilon) > 0$  tal que  $\phi \in \mathcal{C}$  y  $\|\phi\| < \delta$  implican que  $\|x_t(\sigma, \phi)\| < \epsilon$ , para  $t \geq \sigma$ .
- La solución  $x = 0$  es **asintóticamente estable** si es estable y además, existe  $b(\sigma) > 0$  tal que cada vez que  $\phi \in \mathcal{C}$  y  $\|\phi\| < b(\sigma)$ , entonces  $x(t, \sigma, \phi) \rightarrow 0$ ,  $t \rightarrow \infty$ .
- Finalmente, se establece que  $x = 0$  es **inestable** si ella no es estable.

La estabilidad de cualquier otra solución del sistema (2.5) puede ser definida, haciendo un cambio de variables de manera que la solución en cuestión corresponda ahora a la solución cero. Más precisamente, dada una solución  $y(t)$  de (2.5) definida sobre  $t \in \mathbb{R}$ , sus propiedades de estabilidad son las mismas que aquellas de la solución cero de la EDR

$$z'(t) = f(t, z_t + y_t) - f(t, y_t). \quad (2.9)$$

En efecto, si  $x(t)$  es otra solución de (2.5) considere  $z(t) = x(t) - y(t)$  entonces  $z_t = x_t - y_t$ , y  $z$  satisface (2.9). El caso especial en que  $y(t) \equiv e$ , un equilibrio, es de mayor interes. En este caso, sea  $\hat{e} \in \mathcal{C}$  la función constante idénticamente igual a  $e$ . Entonces la ecuación (2.9) para la perturbación  $z(t) = x(t) - e$  se convierte en

$$z'(t) = f(t, z_t + \hat{e}).$$

Note que este cambio de variables convierte el equilibrio  $y(t) = e$  en  $z(t) = 0$ .

## 2.2. Sistemas Lineales Autónomos

Incluso cuando se está interesado solo en soluciones que tomen valores en el conjunto de los números reales, es útil permitir a las soluciones que tomen valores complejos. Por tal motivo, se modifica el espacio  $\mathcal{C}$  por  $\mathcal{C} = C([-r, 0], \mathbb{C}^n)$ . Un operador  $L : \mathcal{C} \rightarrow \mathbb{C}^n$  es lineal si satisface:

$$L(a\phi + b\psi) = aL(\phi) + bL(\psi), \quad \phi, \psi \in \mathcal{C}, \quad a, b \in \mathbb{C}.$$

Se dice que  $L$  es *acotado* si existe  $K > 0$  tal que

$$|L(\phi)| \leq K\|\phi\|, \quad \phi \in \mathcal{C}.$$

El objetivo en este capítulo es considerar algunos aspectos de la EDR lineal

$$x'(t) = L(x_t). \tag{2.10}$$

Se asumirá a lo largo de este trabajo que  $L$  es un operador lineal y acotado. Un ejemplo importante es el caso con retardo discreto. Considere  $A$  y  $B$  matrices de tamaño  $n \times n$  y se define:

$$L(\phi) = A\phi(0) + B\phi(-\tau).$$

Entonces

$$|L(\phi)| \leq |A|\|\phi(0)\| + |B|\|\phi(-\tau)\| \leq (|A| + |B|)\|\phi\|,$$

así  $L$  es acotado. Luego la ecuación (2.10) toma la forma

$$x'(t) = Ax(t) + Bx(t - \tau). \tag{2.11}$$

La ecuación (2.10) corresponde a un sistema autónomo, por lo tanto se restringe a una condición inicial definiendo los valores de  $x$  sobre  $[-\tau, 0]$ , es decir:

$$x(t) = \phi(t), \quad -r \leq t \leq 0, \quad \phi \in \mathcal{C}. \tag{2.12}$$

Debido a que  $L$  es un operador lineal acotado, este satisface la siguiente condición de Lipschitz global

$$|L(\phi) - L(\psi)| = |L(\phi - \psi)| \leq L\|\phi - \psi\|,$$

para algún  $L > 0$ .

Consecuentemente, el teorema 2.4 aplica para el PVI (2.10) y (2.12). Luego, existe una única solución maximal  $x : [-r, \infty) \rightarrow \mathbb{C}^n$  definida para todo  $t \geq 0$ . Los sistemas lineales de la forma (2.10) cumplen el *principio de superposición*: una combinación lineal de soluciones es también una solución.

**Proposición 2.1.** *[(Smith, 2011, pp. 42)] Sea  $x(t, \phi)$  a la solución del PVI (2.10) y (2.12). Entonces la función que lleva  $\phi$  en  $x(t, \phi)$  es lineal:*

$$x(t, a\phi + b\psi) = ax(t, \phi) + bx(t, \psi), \quad t \geq 0, \quad \phi, \psi \in \mathcal{C}, \quad a, b \in \mathbb{C}.$$

## 2.3. La Ecuación Característica

Son de interés las soluciones de (2.10) que tengan la forma

$$x(t) = e^{\lambda t}v, \quad v \neq 0,$$

donde  $\lambda$  es un número complejo y  $v$  es un vector cuyas componentes son también números complejos.

Es útil introducir la notación  $\exp_\lambda$  para la función continua definida en  $[-\tau, 0]$  por medio de la identidad

$$\exp_\lambda(\theta) = e^{\lambda\theta}, \quad \theta \in [-\tau, 0].$$

Usando esta notación, se observa que el estado  $x_t \in C([-\tau, 0]; \mathbb{C}^n)$  correspondiente a  $x(t)$  es  $x_t = e^{\lambda t}(\exp_\lambda)v$ . En efecto,

$$x_t(\theta) = x(t + \theta) = e^{\lambda(t+\theta)}v = e^{\lambda t}e^{\lambda\theta}v = e^{\lambda t}\exp_\lambda(\theta)v, \quad \theta \in [-\tau, 0].$$

Para que  $x(t)$  sea una solución, se debe tener

$$x'(t) = \lambda e^{\lambda t}v = L(x_t) = e^{\lambda t}L(\exp_\lambda v)$$

o

$$\lambda v = L(\exp_\lambda v).$$

Escribiendo  $v = \sum_j v_j e_j$  donde  $\{e_j\}_j$  es la base canónica de  $\mathbb{C}^n$  y  $v_j \in \mathbb{C}$ , se obtiene que

$$L(\exp_\lambda v) = L(\exp_\lambda \sum_j v_j e_j) = \sum_j v_j L(\exp_\lambda e_j).$$

Por otra parte, se define una matriz  $L_\lambda \in \mathbb{C}^{n \times n}$  cuyas columnas vienen dadas por  $L(\exp_\lambda e_j) \in \mathbb{C}^n$ , en otras palabras

$$L_\lambda = \begin{bmatrix} L(\exp_\lambda e_1) & L(\exp_\lambda e_2) & \cdots & L(\exp_\lambda e_n) \end{bmatrix}.$$

Así  $L(\exp_\lambda v) = L_\lambda v$ . Luego

$$\lambda v = L(\exp_\lambda v) = L_\lambda v,$$

$$\lambda v - L_\lambda v = 0$$

$$(\lambda I - L_\lambda)v = 0$$

y se tiene que  $x(t) = e^{\lambda t}v$  es una solución distinta de cero de la EDR lineal (2.10) si  $\lambda$  es solución de la *ecuación característica*:

$$\det(\lambda I - L_\lambda) = 0. \tag{2.13}$$

En este caso,  $v \neq 0$  debe pertenecer al kernel del operador  $\lambda I - L_\lambda$ . Usualmente les llamamos *valor propio* a cada número complejo  $\lambda$  que satisfaga (2.13). Para el caso especial de la ecuación (2.11) se tiene que  $L(x_t) = Ax_t(0) + Bx_t(-r)$  y por lo tanto

$$\lambda v = L(\exp_\lambda v) = Av + Be^{-\lambda r} v.$$

Esto permite expresar su ecuación característica como:

$$\det(\lambda I - A - e^{-\lambda r} B) = 0. \quad (2.14)$$

### 2.3.1. Funciones Analíticas

El plano complejo  $\mathbb{C}$  es el conjunto de todos los números complejos  $z = x + iy$ , tal que  $x, y \in \mathbb{R}$ . Como es usual la parte real e imaginaria de  $z$  se definen, respectivamente, por  $\Re(z) = x$  y  $\Im(z) = y$ . La norma de  $z$  es definida como  $|z| = (x^2 + y^2)^{1/2}$ . El conjugado complejo de  $z$  es  $\bar{z} = x - iy$ .

Una función de variable compleja que toma valores complejos  $f : D \rightarrow \mathbb{C}$ , donde  $D \subset \mathbb{C}$ , puede representarse como:

$$w = f(z) = u(z) + iv(z) = u(x, y) + iv(x, y),$$

donde  $u$  y  $v$  son funciones que toman valores reales definidas sobre el dominio  $D$ , que ahora puede verse como un subconjunto del plano  $(x, y)$ .

**Definición 2.3.** *Se entiende que  $f$  es analítica sobre  $D$  si  $D$  es un conjunto abierto y  $f$  es diferenciable en cada punto de  $D$ , en el sentido que*

$$f'(z_0) = \lim_{z \rightarrow z_0} \frac{f(z) - f(z_0)}{z - z_0}$$

*existe en cada punto  $z_0 \in D$ . Si  $f$  es analítica sobre todo  $\mathbb{C}$  entonces se dice que  $f$  es una función entera.*

El teorema integral de Cauchy es un hecho destacable sobre funciones analíticas. A continuación se mencionan algunas de sus consecuencias:

1. Una función analítica es infinitamente diferenciable.
2. La expansión en serie de Taylor de una función analítica converge y representa dicha función.
3. Una función analítica que no es idénticamente cero en su dominio (conexo) tiene ceros aislados.

**Proposición 2.2.** *[(Smith, 2011, pp. 151)] Sea  $f$  analítica sobre un dominio conexo  $D$ , no idénticamente cero en  $D$ , y sea  $K$  un subconjunto cerrado y acotado de  $D$ . Entonces  $f$  tiene a lo más finitos ceros en  $K$ . Si  $f$  es una función entera, entonces ella tiene a lo más numerables ceros; y si ella tiene infinitos ceros y  $\{z_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  es una enumeración de ellos, entonces  $|z_n| \rightarrow \infty$  cuando  $n \rightarrow \infty$ .*

### 2.3.2. Propiedades de la ecuación característica

Esta sección comienza notando que  $h$ , definida por  $h(\lambda) = \det(\lambda I - L_\lambda)$ , es una función analítica definida para todo  $\lambda \in \mathbb{C}$ , esto es, una función entera, analítica en todo el plano complejo.

**Lema 2.1.** *[(Smith, 2011, pp. 46)]  $h(\lambda) = \det(\lambda I - L_\lambda)$  es una función entera.*

A continuación se mencionan las propiedades que tiene  $h(\lambda)$  debido a que se trata de una función entera no trivial:

1. Cada raíz característica tiene orden finito.
2. Existen a lo sumo numerables raíces características.
3. El conjunto de raíces características no tiene punto de acumulación finito.

Un hecho destacable es que hay un número finito de raíces características con parte real positiva.

**Lema 2.2.** *[(Smith, 2011, pp. 46)] Dada una constante  $\sigma \in \mathbb{R}$ , existen a lo sumo un número finito de raíces características que cumplen  $\Re(\lambda) > \sigma$ . Si existen infinitas raíces características distintas  $\{\lambda_n\}_n$ , entonces*

$$\Re(\lambda_n) \rightarrow -\infty, \quad n \rightarrow \infty.$$

Una consecuencia importante del lema 2.2 es que existe  $\sigma \in \mathbb{R}$  y un conjunto finito de raíces características dominantes que tienen parte real igual a  $\sigma$  mientras que todas las otras raíces tienen parte real estrictamente menor que  $\sigma$ . En las aplicaciones, las raíces características complejas vienen en pares conjugados.

**Proposición 2.3.** *(Smith, 2011, pp. 47) Suponga que  $L$  mapea funciones reales en vectores reales:  $L(C([-\tau, 0], \mathbb{R}^n)) \subset \mathbb{R}^n$ . Entonces  $\lambda$  es una raíz característica si y solo si  $\bar{\lambda}$  es una raíz característica.*

El resultado principal de esta sección tiene relación con la estabilidad de la solución  $x = 0$  del sistema (2.10).

**Teorema 2.5.** *[(Smith, 2011, pp. 47)] Suponga que  $\Re(\lambda) < \mu$  para toda raíz característica  $\lambda$ . Entonces existe  $K > 0$  tal que para todo  $\phi \in \mathcal{C}$*

$$|x(t, \phi)| \leq K e^{\mu t} \|\phi\|, \quad t \geq 0, \tag{2.15}$$

donde  $x(t, \phi)$  es la solución de (2.10) con condición inicial  $x_0 = \phi$ . En particular,  $x = 0$  es una solución de (2.10) asintóticamente estable si  $\Re(\lambda) < 0$  para toda raíz característica; mientras que es inestable si existe al menos una raíz que cumpla  $\Re(\lambda) > 0$ .

A modo de conclusión, para determinar la estabilidad o inestabilidad de los equilibrios de un sistema de ecuaciones diferenciales lineales es fundamental conocer las raíces características, sin embargo en el caso de los sistemas de ecuaciones diferenciales lineales con retardo esto se vuelve más difícil aún que en el caso ordinario. En la monografía de Michiels and Niculescu (2007) se describen métodos computacionales para determinar las raíces características críticas, aquellas que tienen la mayor parte real.

## 2.4. Principio de Estabilidad Linealizada

Considere la ecuación diferencial funcional no lineal

$$x'(t) = f(x_t). \quad (2.16)$$

Entonces  $x(t) = x_0 \in \mathbb{R}^n$  es una *solución de estado estacionario* de (2.16) si y solo si

$$f(\hat{x}_0) = 0,$$

donde  $\hat{x}_0 \in \mathcal{C}$  es la función constantemente igual al vector  $x_0$ . Si  $x(t)$  es una solución de (2.16) y considere

$$x(t) = x_0 + y(t)$$

entonces  $y(t)$  satisface

$$y'(t) = f(\hat{x}_0 + y_t). \quad (2.17)$$

Se quiere comprender el comportamiento de las soluciones de (2.16) con condiciones iniciales cercanas a  $\hat{x}_0$  y para esto, es suficiente comprender el comportamiento de las soluciones de (2.17) con condiciones iniciales cercanas a  $y = 0$ . Asumiendo que

$$f(\hat{x}_0 + \phi) = L(\phi) + g(\phi), \quad \phi \in \mathcal{C}, \quad (2.18)$$

donde  $L : \mathcal{C} \rightarrow \mathbb{R}^n$  es una función lineal y acotada y  $g : \mathcal{C} \rightarrow \mathbb{R}^n$  es de *orden superior* en el sentido que

$$\lim_{\phi \rightarrow 0} \frac{|g(\phi)|}{\|\phi\|} = 0. \quad (2.19)$$

Observe que 2.19 es equivalente, a que para cada  $\epsilon > 0$ , existe  $\delta > 0$  tal que

$$\|\phi\| < \delta \Rightarrow |g(\phi)| < \epsilon \|\phi\|.$$

El sistema lineal asociado a (2.17)

$$z'(t) = L(z_t), \quad (2.20)$$

se denomina la ecuación linealizada o la ecuación variacional alrededor del equilibrio  $\hat{x}_0$ . Debemos estudiarla sobre el espacio complejo  $C([- \tau, 0], \mathbb{C}^n)$ .

El siguiente es el resultado principal de esta sección. Su demostración puede encontrarse en el libro de Hale and Lunel (1993).

**Teorema 2.6.** *[(Smith, 2011, pp. 55)] Denotemos  $\Delta(\lambda) = 0$  la ecuación característica de (2.20) y suponga que*

$$-\sigma := \max_{\Delta(\lambda)=0} \Re(\lambda) < 0.$$

*Entonces  $\hat{x}_0$  es una solución de estacionaria asintóticamente estable de (2.16). Es decir, existe  $b > 0$  tal que*

$$\|\phi - \hat{x}_0\| < b \Rightarrow \|x_t(\phi) - \hat{x}_0\| \leq K \|\phi - \hat{x}_0\| e^{-\frac{\sigma t}{2}}, \quad t \geq 0.$$

*Si  $\Re(\lambda) > 0$  para alguna raíz característica, entonces  $\hat{x}_0$  es inestable.*

Consideremos el siguiente caso especial de (2.16)

$$x'(t) = F(x(t), x(t-r)), \quad (2.21)$$

donde  $F : D \times D \rightarrow \mathbb{R}^n$  es continuamente diferenciable y  $D \subset \mathbb{R}^n$  es abierto. Si  $F(x_0, x_0) = 0$  para algún  $x_0 \in D$ , entonces  $x(t) = x_0$ ,  $t \in \mathbb{R}$  es una solución. Así  $f(\phi) = F(\phi(0), \phi(-\tau))$  y (2.18) se convierta en estacionaria de 2.21

$$f(\hat{x}_0 + \phi) = A\phi(0) + B\phi(-\tau) + G(\phi(0), \phi(-\tau)),$$

donde  $A = F_x(x_0, x_0)$  y  $B = F_y(x_0, x_0)$ . Por lo tanto, el sistema linealizado alrededor de  $x = x_0$  para (2.21) es

$$z'(t) = Az(t) + Bz(t-\tau). \quad (2.22)$$

## 2.5. Estabilidad absoluta

Con frecuencia, al estudiar ecuaciones diferenciales con retardo lineales, la ecuación característica asociada toma la forma

$$p(\lambda) + q(\lambda)e^{-\tau\lambda} = 0, \quad (2.23)$$

donde  $p$  y  $q$  son polinomios con coeficientes reales y  $r > 0$  es el retardo. Por ejemplo, la ecuación característica para un sistema planar (o bidimensional) tiene esta propiedad cuando  $\det(B) = 0$ . Este es un caso típico pues con frecuencia una ecuación tiene solo un argumento retardado. En general,  $p$  tiene un grado más alto que  $q$ . Brauer (1987) probó el siguiente resultado:

**Proposición 2.4.** *[Brauer (1987)] Sean  $p, q$  polinomios con coeficientes complejos. Suponga que:*

1.  $p(\lambda) \neq 0$ ,  $\Re(\lambda) \geq 0$ .
2.  $\overline{p(-iy)} = p(iy)$ ,  $\overline{q(-iy)} = q(iy)$  para  $0 \leq y < \infty$ .
3.  $|q(iy)| < |p(iy)|$ ,  $0 \leq y < \infty$ .

$$4. \lim_{|\lambda| \rightarrow \infty, \Re(\lambda) \geq 0} |q(\lambda)/p(\lambda)| = 0.$$

Entonces  $\Re(\lambda) < 0$ , para toda raíz  $\lambda$  y todo  $r \geq 0$ .

La conclusión de la proposición 4.1.5 se denomina *estabilidad absoluta*, puesto que la estabilidad es válida para cualquier valor del retardo.

## 2.6. Ecuaciones diferenciales con retardo en R

La librería *deSolve* de R resuelve las Ecuaciones Diferenciales con Retardo (EDRs) aplicando el mismo procedimiento que utiliza en las Ecuaciones Diferenciales Ordinarias (EDOs), con la excepción de que en las EDRs presentan un término de “memoria” que trabaja con valores pasados de la variable dependiente o de sus derivadas (Soetaert et al., 2012). En *deSolve*, está implementada la función *dede*, que puede integrar numericamente una EDR y a la vez tener a disposición los valores pasados de los estados y sus derivadas pasadas a través de las funciones *lagvalue* y *lagderiv*s respectivamente. Una sintaxis simplificada de estas funciones es:

```
dede (y, times, func, parms, method, ...)
lagvalue (t, nr)
lagderiv (t, nr)
```

El argumento  $t$ , de las funciones *lagvalue* y *lagderiv*, corresponde el tiempo para el que se desea el valor rezagado; este no debe ser mayor que el tiempo de simulación actual ni menor que el tiempo de simulación inicial. Mientras,  $nr$  es el número del valor rezagado. Si no se especifica un valor para  $nr$ , se devuelven todas las variables de estado o derivadas. Dentro del funcionamiento de *dede* se pueden utilizar diferentes solvers que usan una serie de métodos de integración, donde los más destacables son: Método de Adams, Método BDF y Método de Runge-Kutta. El solver a utilizar se ingresa como el argumento *method* de la función *dede*. Cuando no se especifica un solver en particular, *dede* utiliza por defecto *lsoda*, que trabaja cambiando automáticamente entre métodos de solución de PVI rígidos y no rígidos. Esto significa que el usuario no tiene que determinar si el problema es rígido o no, y el solver elegirá automáticamente el método apropiado.

Cabe mencionar que esta función no incluye métodos para lidiar con retrasos que son más pequeños que el tamaño del paso con el que implementa. Por esta razón, solo puede resolver ecuaciones diferenciales de retardos simples.

Como ejemplo, se presenta la siguiente EDR con retardo discreto

$$\begin{aligned} y' &= -y(t-1) \\ y(t) &= 1, \quad t \in [-1, 0], \end{aligned} \tag{2.24}$$

en donde la derivada de la solución en  $t$  depende del valor de la solución en  $t-1$ . La implementación de la solución de la ecuación (2.24) en R, utilizando *dede*, corresponde a

```

library(deSolve)
DDE1 <- function(t, y, parms) {
  tlag <- t - 1
  if (tlag <= 0)
    ylag <- 1
  else
    ylag <- lagvalue(tlag)
  list(dy = - ylag, ylag = ylag)
}
yinit <- 1
times <- seq(from = 0, to = 10, by = 0.1)
yout <- dede(y = yinit, times = times, func = DDE1, parms = NULL).

```

En este ejemplo, la variable *yout*, almacena la serie de tiempo de los valores que toma  $y(t)$  en el intervalo de  $[0; 10]$ , en pasos de 0.1 unidades de tiempo.

Para mayores detalles acerca de la resolución de EDRs en R, se recomienda visitar el Capítulo 7 de Soetaert et al. (2012).

## Capítulo 3

# Metodología

El desarrollo de esta investigación involucró una serie de pasos secuenciales que permitieron alcanzar el objetivo de proponer un modelo matemático ecológico que describa la relación existente entre el Puma y sus presas, mediante el uso de los modelos tipo Nicholson y Logístico bajo distintos escenarios de parámetros poblacionales. Primero se realizó una búsqueda de los antecedentes bibliográficos que hicieron posible desarrollar el modelo planteado. Luego se integraron los distintos elementos en un modelo y se describieron sus componentes y características principales, demostrando algunas propiedades fundamentales de este. Una vez validado este modelo se realizaron simulaciones con diferentes combinaciones de parámetros, lo que permitió caracterizar diferentes comportamientos a largo plazo de las soluciones. Posteriormente se extendió el modelo predador-presa para un escenario en donde existen dos parches interconectados por corredores biológicos, los cuales permiten la migración de pumas entre estos. Para este modelo extendido se realizaron simulaciones y se clasificaron los resultados obtenidos. Luego de obtener una caracterización del comportamiento de las soluciones del modelo, se procedió a plantear escenarios específicos en donde se realizaron perturbaciones en el sistema, contrastando los resultados con la respuesta del sistema sin esta modificación. El diagrama de la Figura 3.1, esquematiza la metodología utilizada.

### 3.1. Características del modelo

Se formuló un modelo predador-presa en base a los antecedentes recopilados durante la revisión bibliográfica. Este modelo se ajusta a las características ecológicas de *P. concolor* considerando sus hábitos predatorios, crecimiento y dinámica de las presas. Las características del modelo resultante fueron discutidas según los atributos claves de credibilidad de los modelos identificados por (Berryman et al., 1995):

**Atributo 1:** La tasa de incremento per cápita de las presas disminuye con la densidad de predadores, es decir, hay un efecto negativo de los predadores sobre la presa.

**Atributo 2:** La tasa de aumento per cápita del predador debería aumentar con la densidad

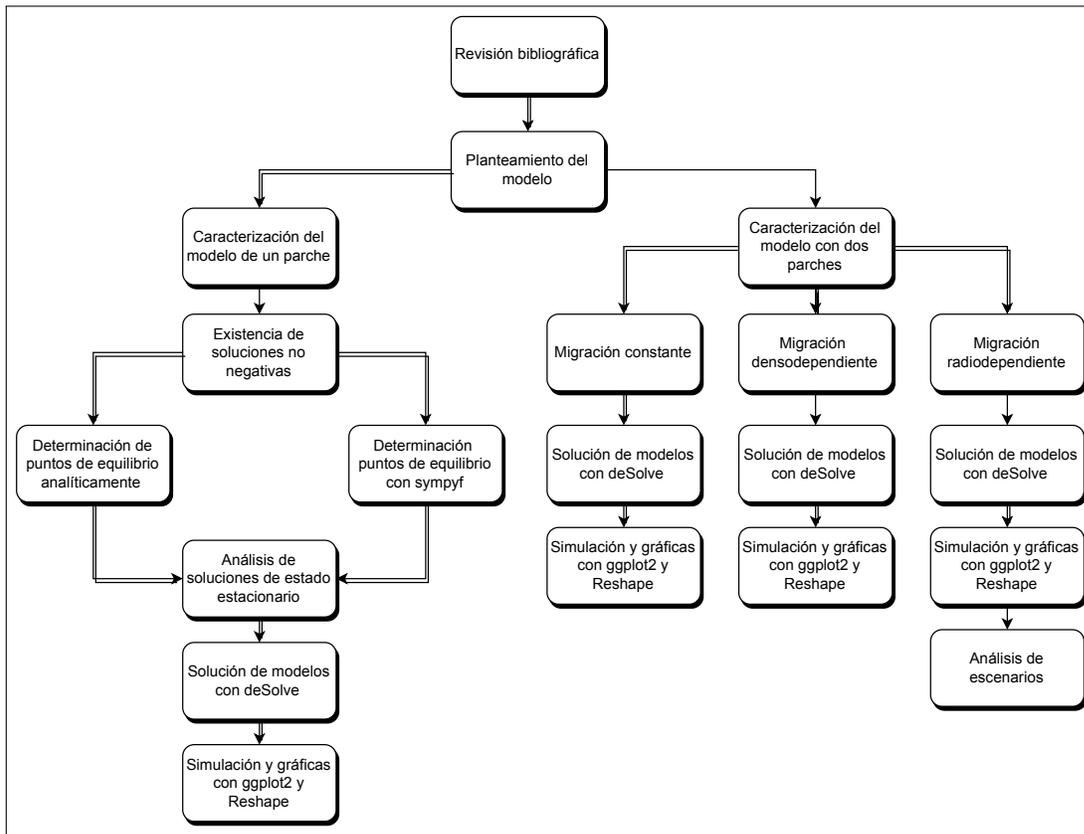


Figura 3.1: Diagrama de la metodología del estudio

de presas: es decir hay un efecto positivo de las presas sobre los predadores.

**Atributo 3:** Los predadores deben tener apetitos finitos y en consecuencia tasas máximas de reproducción.

**Atributo 4:** Cuando la comida u otros recursos son escasos, relativos a la densidad de población, la tasa per cápita de incremento de predadores deberían disminuir con el incremento de la densidad de predadores.

Estas características ayudan a validar que el modelo tenga un comportamiento razonable desde un punto de vista biológico y ecológico.

### 3.2. Existencia de soluciones no negativas

Siguiendo la metodología planteada por Smith (2011), se demostró la existencia de soluciones del modelo. En particular un problema de valor inicial con dato inicial no negativo genera una solución no negativa.

### 3.3. Análisis de soluciones de estado estacionario

Se determinaron las soluciones estacionarias, las cuales fueron estudiadas cualitativamente mediante la linealización del modelo y posterior análisis de la ecuación característica asociada (Brauer, 1987). La aplicación de esta teoría se vio limitada en los casos en que las ecuaciones características del sistema de ecuaciones diferenciales eran dadas por expresiones algebraicas con muchos términos, puesto que su resolución por las vías tradicionales hubiese implicado tiempos que sobrepasarían los plazos definidos para el desarrollo de esta investigación. Aún así, fue posible plantear condiciones de estabilidad absoluta para uno de los equilibrios del sistema. Las ecuaciones matemáticas de los puntos de equilibrio de mayor dificultad se resolvieron computacionalmente utilizando la librería *sympy* de *Python* Meurer et al. (2017). Una limitación de este trabajo que podría abordarse en futuros estudios, es realizar un análisis de bifurcaciones de Hopf que complementaría el análisis de estabilidad.

### 3.4. Extensión del modelo a dos parches

Se extendió el problema a dos parches, ampliando el sistema a uno de cuatro ecuaciones diferenciales. Para lograr esto se asoció una ecuación para la variación temporal de presas y otra para la variación temporal del predador para cada uno de los parches. Se incorporaron tres funciones distintas para modelar el flujo migratorio entre los parches. La primera función considera una migración constante entre los parches, similar a lo que se plantea en el modelo de Levins (1969). La segunda esta basada en una función denso dependiente, desarrollado por Huang and Diekmann (2001). La última función es una propuesta original de este trabajo, una migración regulada por una relación radio dependiente entre las poblaciones de presas de los parches.

### 3.5. Simulación

Las simulaciones matemáticas para los modelos con un parche y con dos parches, se realizaron para analizar el comportamiento del predador y la presa bajo distintos valores de los parámetros. Estas simulaciones se ilustraron mediante el uso de las librerías *ggplot2* (Wickham et al., 2016) y *reshape* (Wickham and Wickham, 2015) del programa *R*. Las ecuaciones diferenciales con retardo fueron resueltas mediante las funciones disponibles en la librería *deSolve* de *R* (Soetaert et al., 2015). Se propuso un valor para el retardo  $\tau$  del modelo de 27 meses, que considera el tiempo de gestación y periodo de desarrollo de la especie, mientras que se consideró un valor inicial de un individuo de predador en 100 km<sup>2</sup> y 200 presas en 100 km<sup>2</sup>. Para las simulaciones del modelo extendido, se incorporó un segundo parche con una densidad inicial de predadores de dos pumas por km<sup>2</sup>, mientras que para las presas se asignó una población de 300 presas por cada 100 km<sup>2</sup>. Debido a la diferencia de magnitudes de las densidades de predador y presas, estas últimas fueron representadas en escala logarítmica.

### 3.6. Escenarios potenciales

Para complementar los análisis realizados se incluyó la evaluación de tres escenarios potenciales asociados a alteraciones y amenazas reales a las que se encuentran sometidos los ecosistemas en donde habita el Puma. Los escenarios propuestos fueron:

- a) Reducción de la población de presas: Se realiza una remoción sistemática de un porcentaje de las presas cuando estas sobrepasan un cierto umbral.
- b) Reducción de la población de predadores: Se realiza una remoción sistemática de un porcentaje de los pumas cuando estos sobrepasan un cierto umbral.
- c) Limitación de la migración: En base al modelo de dos parches con migración radiodependiente, se aplica un factor al componente migratorio del sistema que reduce su valor a un 30%.

Para realizar los análisis de los dos primeros escenarios se siguió el procedimiento numérico que se plantea en el subcapítulo 7.6 del libro de Soetaert et al. (2012).

## Capítulo 4

# Resultados y Discusiones

En este capítulo se muestran los principales resultados de este estudio, en donde se propone un modelo matemático ecológico que describe la relación existente entre el Puma y sus presas, mediante el uso de los modelos tipo Nicholson y Logístico junto con distintos escenarios de parámetros poblacionales. Comienza con el estudio del modelo propuesto para un parche, sus propiedades cualitativas y las principales simulaciones numéricas realizadas. Luego se analiza el modelo expandido a dos parches con las variantes de mecanismos migratorios, comparando las distintas simulaciones que se hicieron para cada uno ellos. Por último, se expone el análisis de los distintos escenarios potenciales aplicado a uno de los modelos de dos parches.

### 4.1. Estudio del modelo con un Parche

Se determinó y se estudiaron las características de un modelo de ecuaciones diferenciales con retardo, en donde se asoció al predador una respuesta funcional Holling del tipo III y un crecimiento determinado por la ecuación de Nicholson. Este tipo de ecuación, al incorporar una función de reclutamiento tipo Ricker, le incorpora al modelo el efecto de la competencia intraespecífica que se genera en los predadores, y de manera intrínseca, la capacidad de carga del ecosistema. El crecimiento poblacional de las presas se modeló con una ecuación de crecimiento del tipo logístico.

#### 4.1.1. Formulación del modelo

Partiendo del modelo de Garay-Gonzales (2020) representado en la ecuación (1.8) e incorporando los elementos mencionados con anterioridad, se llegó a la deducción del siguiente modelo predador-presa:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left( \frac{K - x(t)}{K} \right) x(t) - \frac{\gamma x(t)^2}{a^2 + x(t)^2} y(t), \\ \frac{dy}{dt} = -\beta y(t) + \frac{\gamma x(t - \tau)^2}{a^2 + x(t - \tau)^2} y(t - \tau) e^{-\frac{y(t - \tau)}{N}}, \end{cases} \quad t \geq 0 \quad (4.1)$$

donde  $\tau$  es un retardo discreto,  $x(t)$  representa la población de presas en el instante  $t$  e  $y(t)$  la población de predadores adultos en el instante  $t$ ,  $dx/dt$  y  $dy/dt$  representan las tasas crecimiento de las dos poblaciones en el tiempo,  $n(x) = r \left( \frac{K - x}{K} \right)$  corresponde a la función de crecimiento de la población de presas,  $h(x) = \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2}$  corresponde a la respuesta funcional de los predadores a las presas y  $\beta$  representa a la tasa de mortalidad de los predadores. Los parámetros presentes en el modelo son los siguientes:

Cuadro 4.1: Parámetros de simulación en el modelo y su definición ecológica 4.1

Parámetros	Descripción
$r$	Tasa de reproducción de las presas
$K$	Capacidad de carga
$a$	Tasa de saturación media predador
$\gamma$	Tasa máxima de consumo per cápita predador
$\beta$	Tasa de mortalidad predador
$N$	Tamaño óptimo de reproducción para la población del predador

Para simplificar la notación del sistema denotaremos, como es usual en la literatura de ecuaciones diferenciales con retardo,  $x(t) = x$ ,  $y(t) = y$ ,  $x(t - \tau) = x_t$  y  $y(t - \tau) = y_t$ , expresando el sistema como:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left( \frac{K - x}{K} \right) x - \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2} y, \\ \frac{dy}{dt} = -\beta y + \frac{\gamma x_t^2}{a^2 + x_t^2} y_t e^{-\frac{y_t}{N}}. \end{cases} \quad t \geq 0 \quad (4.2)$$

#### 4.1.2. Discusión acerca del modelo a priori

Según los criterios de credibilidad de los modelos identificados por Berryman et al. (1995), se puede decir que los predadores si tienen un efecto negativo sobre las presas, ya que en términos generales, al aumentar su número disminuye el de las presas. Así mismo, al aumentar la densidad de las presas se tiene un incremento en la tasa de aumento per cápita de los

predadores. Los predadores presentan una tasa de reproducción acotada, que alcanza un máximo para un tamaño óptimo de la población, y para valores mayores de la población esta tasa va disminuyendo a medida que se densifica su población.

### 4.1.3. Existencia y unicidad de soluciones no negativas

**Proposición 4.1.** *El sistema (4.1) admite una única solución maximal para cada condición inicial  $(\phi, \psi) \in C([-r, 0], \mathbb{R}^2)$ .*

*Demostración.* Se definen los vectores  $W$  y  $Z$  en  $\mathbb{R}^2$  dados por:

$$W = \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \end{pmatrix}, \quad Z = \begin{pmatrix} z_1 \\ z_2 \end{pmatrix}.$$

Luego, el lado derecho de (4.2) puede escribirse como:

$$f(W, Z) = \begin{pmatrix} f_1(W, Z) \\ f_2(W, Z) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r\left(\frac{K - w_1}{K}\right)w_1 - \frac{\gamma w_1^2}{a^2 + w_1^2}w_2 \\ -\beta w_2 + \frac{\gamma z_1^2}{a^2 + z_1^2}z_2 e^{-\frac{z_2}{N}} \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

Al inspeccionar la función (4.3), esta es continua sobre  $\mathbb{R}^4$  ya que su primer término es del tipo polinomial y el segundo y tercero son racionales pero divididos por expresiones que siempre serán distintas de 0, por lo que no presentan discontinuidad. La matriz jacobiana  $f_W(W, Z)$  corresponde a la siguiente expresión:

$$f_W(W, Z) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial w_1} & \frac{\partial f_1}{\partial w_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial w_1} & \frac{\partial f_2}{\partial w_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{r}{K}(K - 2w_1) - \frac{2\gamma a^2 w_1 w_2}{(a^2 + w_1^2)^2} & \frac{\gamma w_1^2}{a^2 + w_1^2} \\ 0 & -\beta \end{pmatrix}. \quad (4.4)$$

Notemos que la matriz (4.4) solo depende de  $w_1$  y  $w_2$ . Además esta es continua sobre  $\mathbb{R}^2$ , por lo que al aplicar el Teorema 2.1 y se puede asegurar la existencia de soluciones locales del problema de valor inicial de la forma del sistema (2.3) en un intervalos sobre  $[s - r, \delta]$ .  $\square$

**Proposición 4.2.** *Dada una condición inicial  $(\phi, \psi) \in C([-r, 0], \mathbb{R}^2)$  no negativa, entonces la solución maximal del sistema (4.1) asociada  $(\phi, \psi)$  es también no negativa.*

*Demostración.* Sea  $x(\theta) = \phi(\theta) \geq 0$  la condición inicial para el sistema de (4.1). A continuación se verifica que  $f(W, Z)$  satisface la condición (2.4) del teorema 2.2, para mayor claridad esta se reescribe como:

$$\forall i, t; \forall W, Z \in \mathbb{R}_+^2 \text{ se tiene que } w_i = 0 \Rightarrow f_i(W, Z) \geq 0.$$

En efecto, si  $i = 1$ , y  $W, Z \in \mathbb{R}_+^2$  y  $w_1 = 0$ , entonces

$$f_1(W, Z) = \left[ r \left( \frac{K - w_1}{K} \right) w_1 - \frac{\gamma x_1^2}{a^2 + w_1^2} \right] \Big|_{w_1=0} = 0.$$

Por otra parte, si  $i = 2$ , y  $W, Z \in \mathbb{R}_+^2$  y  $w_2 = 0$ , entonces

$$f_2(W, Z) = \left[ -\beta w_2 + \frac{\gamma z_1^2}{a^2 + z_1^2} z_2 e^{-\frac{z_2}{N}} \right] \Big|_{w_2=0} = \frac{\gamma z_1^2}{a^2 + z_1^2} z_2 e^{-\frac{z_2}{N}} \geq 0,$$

pues la expresión racional asegura ser no negativa ya que su numerador es la multiplicación de un término  $\gamma$  mayor que cero y un término cuadrático, mientras que su denominador es siempre positivo ya que es el resultado de la suma de dos términos cuadráticos no negativos. Así mismo, el término exponencial también es un término no negativo, con lo que se puede asegurar que  $f$  cumple las condiciones del Teorema 2.2, lo que garantiza que a partir de un valor inicial  $x(\theta) = \phi(\theta) \geq 0$  se obtendrán soluciones no negativas.  $\square$

**Proposición 4.3.** *Las soluciones del sistema (4.1) que se obtienen a partir de una condición inicial  $(\phi, \psi) \in C([-r, 0], \mathbb{R}^2)$  no negativa, están bien definidas para todo  $t \geq 0$ .*

*Demostración.* La demostración se realizará por reducción al absurdo. La única solución del sistema (4.1) con condición inicial  $(\phi, \psi) \in C([-r, 0], \mathbb{R}_+^2)$  está definida sobre el intervalo maximal  $[-r, \delta)$ . Suponga que  $0 < \delta < +\infty$ . Como  $\delta < \infty$  entonces sigue del Teorema 2.3 que

$$\lim_{t \rightarrow \delta^-} |(x(t), y(t))| = \infty. \quad (4.5)$$

Por otro lado, de la ecuación 4.1 se conoce que:

$$\frac{dx}{dt} = r \left( \frac{K - x}{K} \right) x - \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2} y.$$

Ahora, gracias a la Proposición 4.2, podemos acotar el valor para  $\frac{dx}{dt}$  eliminando los términos negativos de la expresión anterior. Así,

$$\frac{dx}{dt} \leq rx.$$

Integrando obtenemos la siguiente desigualdad:

$$\ln \left| \frac{x}{x_0} \right| \leq rt,$$

la cual es equivalente a

$$x(t) \leq x_0 e^{rt}.$$

Verificando la condición del límite del teorema 2.3:

$$\lim_{t \rightarrow \delta^-} x(t) \leq \lim_{t \rightarrow \delta^-} x_0 e^{rt} = x_0 e^{r\delta} < +\infty. \quad (4.6)$$

Se puede verificar que mientras  $\delta$  este acotado, el límite anterior siempre será finito.

De manera similar, de la ecuación 4.1 se tiene que:

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + \frac{\gamma x_t^2}{a^2 + x_t^2} y_t e^{\frac{-y_t}{N}}.$$

como antes, gracias a la proposición 4.2, es posible generar una cota  $\frac{dy}{dt}$  eliminando los elementos negativos de la ecuación anterior y acotando  $e^{\frac{-y_t}{N}}$  por 1, se obtiene que:

$$\frac{dy}{dt} \leq \frac{\gamma x_t^2 y_t}{a^2 + x_t^2}.$$

Esta expresión se puede acotar aún más en base a la cota definida para  $x$  y a la saturación de la función de respuesta funcional, quedando la siguiente expresión:

$$\frac{dy}{dt} \leq \gamma y(t - \tau)$$

Integrando y utilizando el método de los pasos, se obtiene la siguiente desigualdad:

$$y(t) \leq \gamma \|\psi\| \frac{(t - \tau)^n}{n!}, \quad t \in [n\tau, (n + 1)\tau].$$

Verificando la condición del límite del teorema 2.3:

$$\lim_{t \rightarrow \delta^-} y(t) \leq \lim_{t \rightarrow \delta^-} \|\psi\| \frac{(t - \tau)^n}{n!} < +\infty, \quad (4.7)$$

Por lo tanto, mientras  $\delta$  este acotado, los límites en 4.6 y 4.7 siempre serán finitos.

Al verificar que ni para  $x(t)$  ni  $y(t)$  se cumple la proposición del teorema 2.3, caemos en una contradicción, en consecuencia  $\delta = +\infty$ .  $\square$

#### 4.1.4. Equilibrios del modelo

Para determinar los puntos de equilibrio del sistema 4.2 igualaremos a cero las ecuaciones diferenciales que lo conforman, asumiendo que en el equilibrio los valores de la población con y sin retardos son idénticos, por lo que  $x = x_t$  e  $y = y_t$ . Obteniendo así el siguiente sistema

de ecuaciones:

$$\begin{aligned} 0 &= r \left( \frac{K-x}{K} \right) x - \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2} y \\ 0 &= -\beta y + \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2} y e^{-\frac{y}{N}} \end{aligned} \quad (4.8)$$

Se resolvió el sistema (4.8) mediante métodos tradicionales y apoyándose en la librería *sympy* de *Python*, la cual entregó los siguiente valores de equilibrio para  $x$  e  $y$ :

$$(x, y) \in \{(0, 0), (K, 0), (x^*, y^*)\},$$

donde  $(x^*, y^*)$  corresponden a:

$$x^* = \frac{a\beta \left( a\sqrt{-\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}} - \beta^2 K e^{\frac{2\gamma}{N}} + 2\beta \gamma K e^{\frac{\gamma}{N}} - \gamma^2 K} \right) e^{\frac{\gamma}{N}}}{\left( \beta e^{\frac{\gamma}{N}} - \gamma \right) \left( a\beta^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} - a\beta \gamma e^{\frac{\gamma}{N}} + K\sqrt{-\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}}} \right)} \quad (4.9)$$

y

$$y^* = \frac{ar \left( a\beta^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} - a\beta \gamma e^{\frac{\gamma}{N}} + K\sqrt{-\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}}} \right) e^{-\frac{\gamma}{N}}}{\beta K \left( \beta e^{\frac{\gamma}{N}} - \gamma \right)^2}.$$

Se pudo determinar un cuarto punto de equilibrio estacionario el cual tiene signos opuestos al anteriormente definido:

$$x^* = -\frac{a\beta \left( a\sqrt{-\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}} - \beta^2 K e^{\frac{2\gamma}{N}} + 2\beta \gamma K e^{\frac{\gamma}{N}} - \gamma^2 K} \right) e^{\frac{\gamma}{N}}}{\left( \beta e^{\frac{\gamma}{N}} - \gamma \right) \left( a\beta^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} - a\beta \gamma e^{\frac{\gamma}{N}} + K\sqrt{-\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}}} \right)} \quad (4.10)$$

y

$$y^* = -\frac{ar \left( a\beta^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} - a\beta \gamma e^{\frac{\gamma}{N}} + K\sqrt{-\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}}} \right) e^{-\frac{\gamma}{N}}}{\beta K \left( \beta e^{\frac{\gamma}{N}} - \gamma \right)^2}.$$

La solución 4.10 es negativa por lo que carece de sentido biológico. Dentro de las raíces de la expresiones  $x^*$  e  $y^*$  se tiene un polinomio que se denota por:

$$P(\beta, \gamma) = -\beta^4 e^{\frac{4\gamma}{N}} + 3\beta^3 \gamma e^{\frac{3\gamma}{N}} - 3\beta^2 \gamma^2 e^{\frac{2\gamma}{N}} + \beta \gamma^3 e^{\frac{\gamma}{N}}.$$

Para asegurar que esta solución sea real se debe cumplir que  $P(\beta, \gamma) \geq 0$ .

#### 4.1.5. Análisis de estabilidad de los equilibrios

Para analizar la estabilidad de las soluciones estacionarias se determinó la ecuación característica del sistema. Definimos las funciones  $f_i : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ , con  $i = 1, 2$  por:

$$f_1(x, y) = r \left( \frac{K - x}{K} \right) x - \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2} y$$

y

$$f_2(x, y) = -\beta y + \frac{\gamma x_t^2}{a^2 + x_t^2} y_t e^{-\frac{y_t}{N}}$$

Luego definimos las matrices  $A$  y  $B$  como:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix}; \quad B = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_t} & \frac{\partial f_1}{\partial y_t} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_t} & \frac{\partial f_2}{\partial y_t} \end{pmatrix}.$$

En equilibrio estacionario  $x = x_t$  mientras que  $y = y_t$ , estas matrices corresponden respectivamente a:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{r}{K}(K - 2x) - \frac{2\gamma xy a^2}{(a^2 + x^2)^2} & \frac{\gamma x^2}{a^2 + x^2} \\ 0 & -\beta \end{pmatrix}$$

y

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \frac{2\gamma xy a^2}{(a^2 + x^2)^2} & \frac{\gamma x^2 e^{-\frac{y}{N}}}{a^2 + x^2} \left( 1 - \frac{y}{N} \right) \end{pmatrix}.$$

Se define la ecuación característica como:

$$\det(\lambda I - A - e^{-\lambda\tau} B) \Big|_{(x,y)=(x^*,y^*)} = 0.$$

##### a) Análisis para el equilibrio $(0, 0)$

Para este punto la ecuación característica queda definida como:

$$\det \begin{pmatrix} \lambda - r & 0 \\ 0 & \lambda + \beta \end{pmatrix} = 0,$$

lo cual es equivalente a la expresión:

$$(\lambda - r)(\lambda + \beta) = 0$$

Por lo tanto, tenemos que los valores de  $\lambda$  corresponden a  $\lambda_1 = r$  y  $\lambda_2 = -\beta$ . Como  $\beta$  y  $r$  son positivos, entonces uno de los valores de  $\lambda$ , es positivo. Así, el punto  $(x, y) = (0, 0)$  es inestable. Esto significa que las soluciones del sistema que partan cerca de este punto tenderán a alejarse de él con el tiempo. Este es un resultado plausible y se ha encontrado en estudios como los de Kar (2005), Liu (2010) o Sun and Mai (2018).

### b) Análisis para el equilibrio $(K, 0)$

En este punto la ecuación característica está determinada por:

$$\det \begin{pmatrix} \lambda + r & -\frac{\gamma K^2}{a^2 + K^2} \\ 0 & \lambda + \beta - \frac{\gamma e^{-\lambda\tau} K^2}{a^2 + K^2} \end{pmatrix} = 0$$

o equivalentemente

$$\lambda^2 + (r + \beta)\lambda + r\beta - e^{-\lambda\tau} (\lambda + r) \left( \frac{\gamma K^2}{a^2 + K^2} \right) = 0.$$

Para estudiar condiciones de estabilidad absoluta se denota  $\lambda = z$  y se aplican los siguientes cambios de variables:

$$u = \beta + r \quad ; \quad v = r\beta \quad y \quad c = -\frac{\gamma K^2}{a^2 + K^2}. \quad (4.11)$$

Así, la ecuación característica toma la siguiente forma:

$$(z^2 + uz + v) + e^{-z\tau} c(z + r) = 0.$$

Lo cual corresponde a una estructura:

$$p(z) + e^{-z\tau} q(z) = 0, \quad (4.12)$$

con  $p(z) = z^2 + uz + v$  y  $q(z) = c(z + r)$ .

Se analizó la estabilidad absoluta de (4.12) utilizando las condiciones establecidas que se listan en la Proposición 2.4. Note que 4.11 implica que  $u > 0$  y  $v > 0$ . Además, el grado de  $P(z)$  es mayor que el grado de  $q(z)$ , de donde inferimos que se cumple con la cuarta condición de la Proposición . Recordemos que la norma de  $z = a + bi$  se define por  $|z| = \sqrt{a^2 + b^2}$ , luego

$$\begin{aligned} p(yi) &= -y^2 + uyi + v, & \overline{p(-yi)} &= \overline{-y^2 - uyi + v}, & |p(yi)|^2 &= (y^2 + v)^2 + (u^2 y^2), \\ q(yi) &= c(yi + r), & \overline{q(-yi)} &= \overline{c(-yi + r)}, & |q(iy)|^2 &= c^2 y^2 + c^2 r^2. \end{aligned}$$

Por lo tanto, se cumple la segunda condición de la Proposición para asegurar estabilidad absoluta de este equilibrio estacionario  $(K, 0)$ . Finalmente, bastaría verificar la tercera condición de la Proposición . Para esto planteamos la siguiente desigualdad equivalente:

$$\begin{aligned} |q(iy)|^2 &< |p(iy)|^2 \\ 0 &< |p(iy)|^2 - |q(iy)|^2 \\ 0 &< ((y^2 + v)^2 + (u^2 y^2)) - (c^2 y^2 + c^2 r^2) \\ 0 &< y^4 + y^2(2v + u^2 - c^2) + v^2 + c^2 r^2. \end{aligned}$$

A continuación se introduce un Lema que será útil para determinar la tercera condición de la Proposición 2.4.

**Lema 4.1.** [Brauer (1987)] La función  $g : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  definida por

$$g(y) = y^4 + By^2 + C,$$

toma valores positivos para  $0 \leq y < \infty$  si y sólo si:

$$C > 0 \quad y \quad B^2 - 4C < 0$$

ó

$$C > 0 \quad , \quad B > 0 \quad y \quad B^2 - 4C \geq 0.$$

Ahora para asegurar la estabilidad absoluta de (4.12), aplicaremos el Lema 4.1 considerando  $B = 2v + u^2 - c^2$  y  $C = v^2 + c^2 r^2 > 0$ , por lo que es suficiente que se cumpla :

$$(2v + u^2 - c^2)^2 - 4(v^2 + c^2 r^2) < 0, \tag{4.13}$$

ó

$$2v + u^2 - c^2 > 0 \quad y \quad (2v + u^2 - c^2)^2 - 4(v^2 + c^2 r^2) \geq 0. \tag{4.14}$$

Notemos que  $v^2(1 + c^2) > 0$  implica que podemos definir  $\Gamma = \sqrt{v^2 + c^2 r^2}$ , las condiciones anteriores pueden ser reescritas como:

$$(2v + u^2 - c^2 + 2\Gamma)(2v + u^2 - c^2 - 2\Gamma) < 0 \tag{4.15}$$

$$2v + u^2 - c^2 > 0 \quad y \quad (2v + u^2 - c^2 + 2\Gamma)(2v + u^2 - c^2 - 2\Gamma) \geq 0 \tag{4.16}$$

Puesto que  $\Gamma > 0$  entonces  $(2v + u^2 - c^2 - 2\Gamma) < (2v + u^2 - c^2 + 2\Gamma)$ , y (4.15) se satisface si y sólo si  $2v + u^2 - c^2 + 2\Gamma > 0$  y  $2v + u^2 - c^2 - 2\Gamma < 0$ , o bien

$$-2\Gamma < 2v + u^2 - c^2 < 2\Gamma.$$

Por otro lado 4.16, se satisface si y sólo si  $(2v + u^2 - c^2 - 2\Gamma) \geq 0$ , puesto que se verifican las siguientes desigualdades:

$$(2v + u^2 - c^2 - 2\Gamma) < 2v + u^2 - c^2 < (2v + u^2 - c^2 + 2\Gamma)$$

Resumiendo, la ecuación (4.12) es absolutamente estable si se verifican las siguientes desigualdades  $u > 0$ ,  $v > 0$  y también  $-2\Gamma < 2v + u^2 - c^2 < 2\Gamma$  ó  $2v + u^2 - c^2 \geq 2\Gamma$ . Aplicando el cambio de variables 4.11 estas condiciones se redefinen como:

$$\beta + r > 0 \tag{4.17}$$

$$r\beta > 0 \tag{4.18}$$

$$2r\beta + (\beta + r)^2 - \left(\frac{\gamma K^2}{a^2 + K^2}\right)^2 \geq -2r\sqrt{\beta^2 + \left(\frac{\gamma K^2}{a^2 + K^2}\right)^2} \tag{4.19}$$

Las condiciones 4.17 y 4.18 se cumplen siempre, ya que los parámetros del modelo son siempre positivos. En consecuencia, podemos afirmar que  $(K, 0)$  es absolutamente estable si se cumple la condición 4.19. Esto implica que las soluciones del modelo que partan cerca de  $(K, 0)$  se acercarán a este punto con el tiempo, es decir que dadas ciertas condiciones es posible que se extingan los predadores. Como esto corresponde a una estabilidad absoluta, esta condición no depende del retardo  $\tau$  del modelo. En otros modelos de predador-presa con retardo ha sido posible plantear condiciones para la estabilidad de soluciones donde hay extinción de los predadores y persistencia de las presas (Sun and Mai, 2018).

### c) Análisis para el equilibrio $(x^*, y^*)$

Para este punto de equilibrio la ecuación característica queda definida como:

$$\det \begin{pmatrix} \lambda - a_{11}^* & -a_{12}^* \\ -e^{-\lambda\tau} b_{21}^* & \lambda - a_{22}^* - e^{-\lambda\tau} b_{22}^* \end{pmatrix} = 0$$

$$(\lambda - a_{11}^*) (\lambda - a_{22}^* - e^{-\lambda\tau} b_{22}^*) - e^{-\lambda\tau} a_{12}^* b_{21}^* = 0$$

o bien

$$\begin{aligned} (\lambda - a_{11}^*) (\lambda - a_{22}^*) - e^{-\lambda\tau} b_{22}^* (\lambda - a_{11}^*) - e^{-\lambda\tau} a_{12}^* b_{21}^* &= 0 \\ \lambda^2 - (a_{11}^* + a_{22}^*)\lambda + a_{11}^* a_{22}^* - e^{-\lambda\tau} (b_{22}^* (\lambda - a_{11}^*) + a_{12}^* b_{21}^*) &= 0, \end{aligned}$$

donde

$$a_{11}^* = \frac{r}{K}(K - 2x^*) - \frac{2\gamma x^* y^* a^2}{(a^2 + (x^*)^2)^2}, \quad a_{12}^* = \frac{\gamma (x^*)^2}{a^2 + (x^*)^2}, \quad a_{22}^* = -\beta,$$

y

$$b_{21}^* = \frac{2\gamma x^* y^* a^2}{(a^2 + (x^*)^2)^2}, \quad b_{22}^* = \frac{\gamma (x^*)^2 e^{-\frac{y^*}{N}}}{a^2 + (x^*)^2} \left(1 - \frac{y^*}{N}\right).$$

Es posible aplicar el análisis de estabilidad absoluta para el punto de equilibrio  $(x^*, y^*)$ , pero esto implicaría un gran desarrollo algebraico que superaría los tiempos definidos para esta investigación.

#### 4.1.6. Simulaciones numéricas

Para la simulación numérica del modelo (4.2) se consideraron los valores para los parámetros que se presentan en el Cuadro 4.1. Con estas combinaciones de parámetros se realizaron un total de 216 simulaciones para el modelo (4.2), estos resultados fueron agrupados según el comportamiento que presentaron las poblaciones del predador y las presas. La categorías en las que clasificaron los resultados fueron: Poblaciones en equilibrio positivo (72.2%), extinción de predadores (26.6%) y poblaciones oscilantes (1,4%). Como se explicó en la metodología, las gráficas de las densidades de presas se realizaron en escala logarítmica, dado que sus valores presentan varios ordenes de diferencia con la de los predadores, lo que impedía su correcta visualización.

Cuadro 4.2: Parámetros simulación modelo

Parámetros	Descripción	Valores simulados
$r$	Tasa de reproducción de las presas	0.05, 0.1, 0.2
$K$	Capacidad de carga	200, 500
$a$	Tasa de saturación media predador	0.1, 0.5, 0.8
$\gamma$	Tasa máxima de consumo per cápita predador	0.1, 0.5, 0.8
$\beta$	Tasa de mortalidad predador	0.05, 0.1
$N$	Tamaño óptimo de reproducción para la población predador	1, 2

#### Extinción de los predadores

Esta situación se produce cuando los predadores tienen una alta tasa de mortalidad ( $\beta$ ) y una alta tasa media de saturación ( $a$ ) (Figura 4.1). En este caso el predador no tiene un gran impacto en las presas, ya que su parámetro  $\gamma$  de consumo per cápita es bajo. Lo anterior conlleva a que las presas sigan creciendo exponencialmente a su tasa de reproducción ( $r$ ) hasta alcanzar la capacidad de carga ( $K$ ), mientras que la densidad de los predadores se va acercando a cero. Variar el parámetro del tamaño óptimo para la reproducción del predador ( $N$ ) no cambiaría la tendencia registrada. Es importante destacar que, como señala Rumiz (2010), el rol de carnívoro es poder controlar a las poblaciones de ciertas especies, y como muestra la simulación, el aumento de la mortalidad del Puma implica un rápido crecimiento de las presas. En la literatura se menciona que la pérdida de este control biológico puede

implicar ciclos de plagas que podrían provocar extinciones locales de distintas especies de plantas y animales (Ríos, 2009).

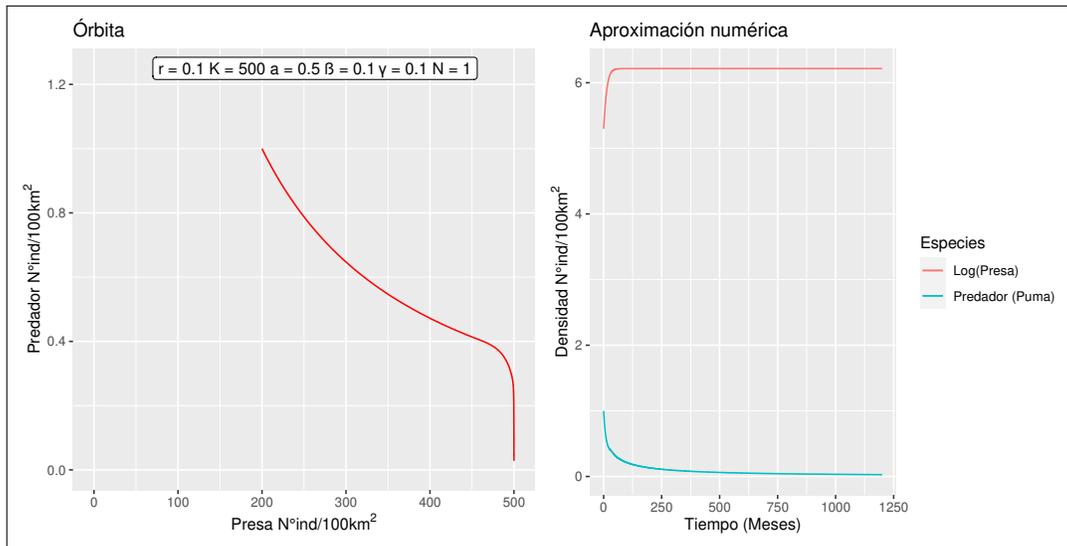


Figura 4.1: Simulación de extinción de predadores

### Las poblaciones tienden al equilibrio positivo

Para este caso el valor de la tasa de saturación ( $a$ ) supera a la tasa máxima de consumo per cápita predador ( $\gamma$ ), por lo que la población del predador se va regulando a medida que consume a las presas, convergiendo hacia un valor fijo, mientras que si bien las presas presentan oscilaciones en su densidad, su alta tasa de reproducción ( $r$ ) permite que se mantengan cercanas a la capacidad de carga ( $K$ ) (Figura 4.2). Por otro lado, la baja tasa de mortalidad de los predadores ( $\beta$ ) les permite poder mantener una densidad superior a la definida por el parámetro ( $N$ ).

### Población oscilante

Para este caso, cada curva presenta unos máximos periódicos desplazados temporalmente para el predador y la presa (Retroalimentación) (Figura 4.3). Una vez que el puma alcanza su densidad máxima, la población de presas desciende a tal punto que el alimento empieza a escasear, lo que en consecuencia produce una disminución de la población de la especie predatora, casi hasta el punto de extinción. Luego de esto el número de presas se regula y comienza a elevarse, iniciando un nuevo ciclo. En todas las simulaciones que dieron este tipo de resultado la tasa de reproducción de presas ( $r$ ) es baja y la capacidad de carga fue de 200 presas por cada 100 km<sup>2</sup>, mientras que la tasa de mortalidad de los predadores ( $\beta$ ), la tasa

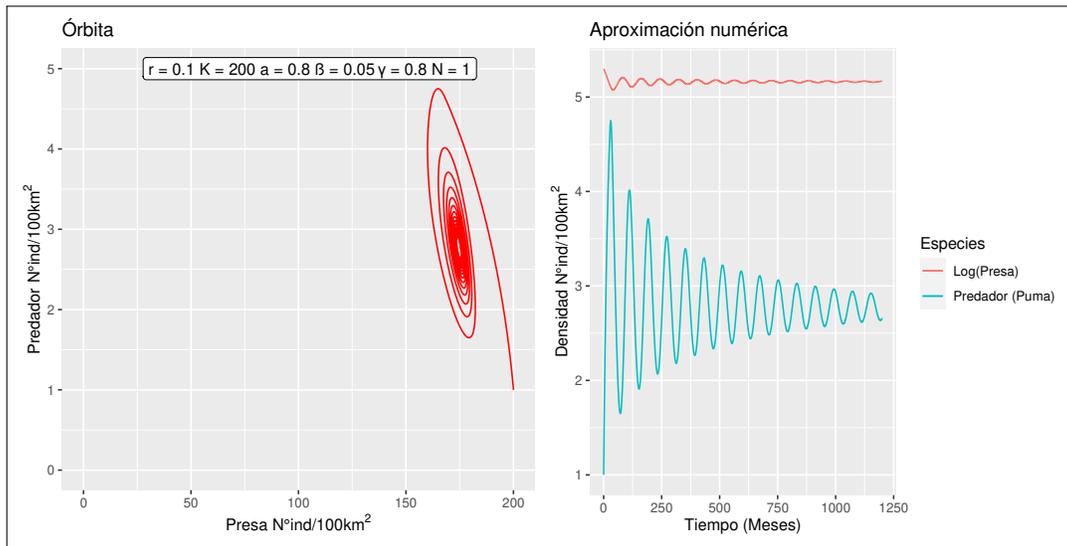


Figura 4.2: Simulación de poblaciones en equilibrio positivo

máxima de consumo per cápita predador ( $\gamma$ ) y el tamaño óptimo para la reproducción ( $N$ ), tuvieron los valores máximos evaluados. La tasa de saturación media de los predadores fue diferente en todos los casos, por lo que no sería influyente en este tipo de resultado. Como hay una alta mortalidad de predadores y una baja natalidad y capacidad de carga de presas, ninguno de los dos alcanza a estabilizarse en el tiempo, lo cual sumado a la alta eficiencia en la caza por parte de los predadores, genera este comportamiento oscilatorio entre las densidades de predador y presas. Cabe destacar que la densidad de los predadores se comporta con el patrón típico asociado a un modelo tipo Nicholson (Gurney et al., 1980).

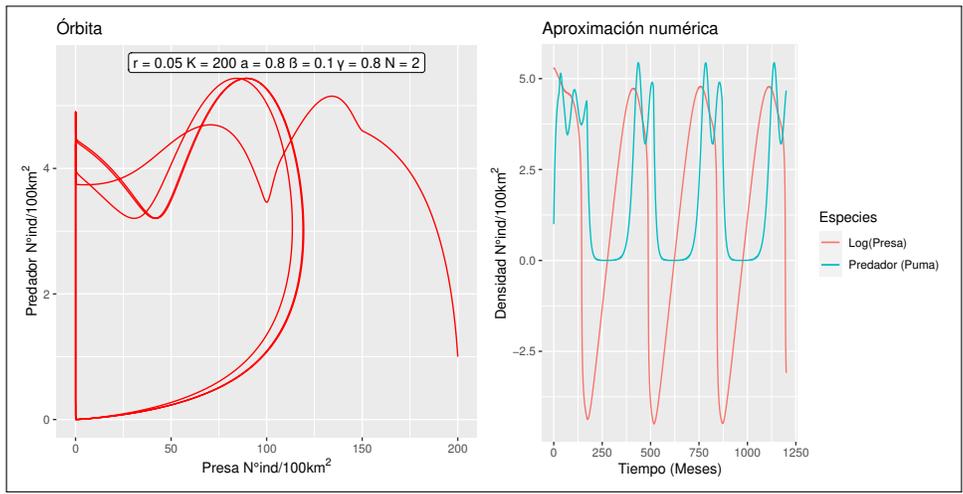


Figura 4.3: Simulación de densidades oscilatorias

### 4.2. Estudio del modelo con dos parches

Al extender el modelo a dos parches se estableció que existe un movimiento de los predadores desde un parche hacia el otro. Podemos aplicar este tipo de modelo para el Puma ya que existe evidencia que indica que estos se desplazarían a otros territorios en respuesta a la falta de las presas disponibles (Rumiz, 2010). Así mismo, el registro llevado a cabo por el Proyecto-GEF (2021), es una clara evidencia de que esta especie puede desplazarse entre distintos parches en busca de su alimento. En el siguiente esquema (Figura 4.4) se diagrama el proceso migratorio del puma entre dos parches:

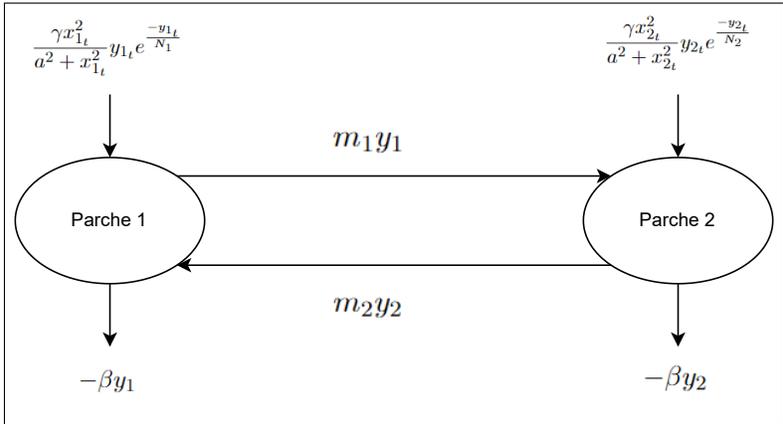


Figura 4.4: Esquema de migración de predadores

Donde  $m_1$  es la tasa de migración de predadores desde el parche 1 hasta el parche 2,  $m_2$  es la tasa de migración de predadores desde el parche 2 hasta el parche 1,  $x_1$  es la densidad de presas del parche 1,  $x_2$  es la densidad de presas del parche 2,  $y_1$  es la densidad de predadores del parche 1,  $y_2$  es la densidad de predadores del parche 2,  $N_1$  es el tamaño óptimo para la reproducción de los predadores del parche 1 y  $N_2$  es el tamaño óptimo de reproducción de los predadores del parche 2. El resto de los parámetros son los mismos que se utilizaron en el modelo para un parche, salvo que se incluye la capacidad de carga de las presas de cada parche: parámetros  $K_1$  y  $K_2$ .

#### 4.2.1. Modelo con migración constante

El modelo con migración constante considera que una porción constante de los predadores del parche 1 se mueven al parche 2 (Sistema 4.20).

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = r \left( \frac{K_1 - x_1}{K_1} \right) x_1 - \frac{\gamma x_1^2}{a^2 + x_1^2} y_1 \\ \frac{dy_1}{dt} = -\beta y_1 + \frac{\gamma x_{1t}^2}{a^2 + x_{1t}^2} y_{1t} e^{\frac{-y_{1t}}{N_1}} + m_2 y_2 - m_1 y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = r \left( \frac{K_2 - x_2}{K_2} \right) x_2 - \frac{\gamma x_2^2}{a^2 + x_2^2} y_2 \\ \frac{dy_2}{dt} = -\beta y_2 + \frac{\gamma x_{2t}^2}{a^2 + x_{2t}^2} y_{2t} e^{\frac{-y_{2t}}{N_2}} + m_1 y_1 - m_2 y_2 \end{array} \right. \quad (4.20)$$

#### 4.2.2. Modelo con migración denso dependiente

En este modelo la migración se establece como un flujo denso dependiente de la cantidad de presas que existe en un parche  $i$ , con  $i = 1, 2$ , en el instante  $t$ . Si la población en un parche disminuye los predadores procederán a trasladarse hacia un parche  $j$ . El modelo general se representa en el Sistema 4.21.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = r \left( \frac{K_1 - x_1}{K_1} \right) x_1 - \frac{\gamma x_1^2}{a^2 + x_1^2} y_1 \\ \frac{dy_1}{dt} = -\beta y_1 + \frac{\gamma x_{1t}^2}{a^2 + x_{1t}^2} y_{1t} e^{\frac{-y_{1t}}{N_1}} + \frac{1}{1 + x_2} y_2 - \frac{1}{1 + x_1} y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = r \left( \frac{K_2 - x_2}{K_2} \right) x_2 - \frac{\gamma x_2^2}{a^2 + x_2^2} y_2 \\ \frac{dy_2}{dt} = -\beta y_2 + \frac{\gamma x_{2t}^2}{a^2 + x_{2t}^2} y_{2t} e^{\frac{-y_{2t}}{N_2}} + \frac{1}{1 + x_1} y_1 - \frac{1}{1 + x_2} y_2 \end{array} \right. \quad (4.21)$$

### 4.2.3. Modelo con migración radio dependiente

Para este modelo se establece una migración de los predadores que depende de las densidades de las presas en los parches de entrada y de salida. En este caso el predador irá del parche  $i$  que tiene un menor número de presas, hacia el parche  $j$  que tiene un mayor número de estas. Para poder aplicar este mecanismo se incluyeron las siguientes funciones de migración al modelo:

$$m_1 = \frac{x_2}{100x_1 + x_2} \qquad m_2 = \frac{x_1}{100x_2 + x_1} \qquad (4.22)$$

Estas funciones no se indeterminan si es que la población de alguno de los parches tiende a cero ni tampoco permiten la migración con tasas superiores a uno, ya que esto implicaría movimientos de un tamaño de predadores mayores a la densidad del instante  $t$ . Integrando las funciones de 4.22 al modelo 4.20 proponemos el siguiente modelo:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_1}{dt} = r \left( \frac{K_1 - x_1}{K_1} \right) x_1 - \frac{\gamma x_1^2}{a^2 + x_1^2} y_1 \\ \frac{dy_1}{dt} = -\beta y_1 + \frac{\gamma x_{1t}^2}{a^2 + x_{1t}^2} y_{1t} e^{\frac{-y_{1t}}{N_1}} + \left( \frac{x_1}{100x_2 + x_1} \right) y_2 - \left( \frac{x_2}{100x_1 + x_2} \right) y_1 \\ \frac{dx_2}{dt} = r \left( \frac{K_2 - x_2}{K_2} \right) x_2 - \frac{\gamma x_2^2}{a^2 + x_2^2} y_2 \\ \frac{dy_2}{dt} = -\beta y_2 + \frac{\gamma x_{2t}^2}{a^2 + x_{2t}^2} y_{2t} e^{\frac{-y_{2t}}{N_2}} + \left( \frac{x_2}{100x_1 + x_2} \right) y_1 - \left( \frac{x_1}{100x_2 + x_1} \right) y_2 \end{array} \right. \qquad (4.23)$$

Se realizó una simulación de los valores de migración de predadores entre dos parches, variando en el tiempo su densidad de presas tal como se presenta en el cuadro 4.3. De estos resultados se infiere que las funciones planteadas en 4.22 asignan una migración del 100% cuando en un parche no hay presas. Así mismo, el movimiento de predadores se mantiene en niveles cercanos a cero cuando las poblaciones de presas de ambos parches son similares, comportamiento que se puede apreciar en la figura 4.5 .

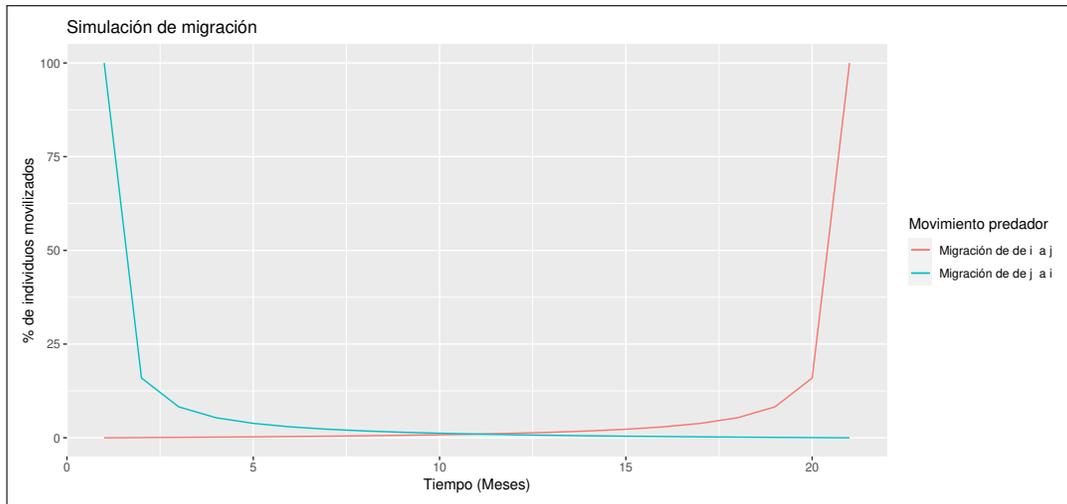


Figura 4.5: Simulación de migración de predadores

Cuadro 4.3: Simulación de migración

Tiempo (meses)	Densidad presas parche $i$	Densidad presas parche $j$	Migración predadores de $i$ a $j$	Migración predadores de $j$ a $i$
1	300	0	0,00 %	100,00 %
2	285	15	0,05 %	15,97 %
3	270	30	0,11 %	8,26 %
4	255	45	0,18 %	5,36 %
5	240	60	0,25 %	3,85 %
6	225	75	0,33 %	2,91 %
7	210	90	0,43 %	2,28 %
8	195	105	0,54 %	1,82 %
9	180	120	0,66 %	1,48 %
10	165	135	0,81 %	1,21 %
11	150	150	0,99 %	0,99 %
12	135	165	1,21 %	0,81 %
13	120	180	1,48 %	0,66 %
14	105	195	1,82 %	0,54 %
15	90	210	2,28 %	0,43 %
16	75	225	2,91 %	0,33 %
17	60	240	3,85 %	0,25 %
18	45	255	5,36 %	0,18 %
19	30	270	8,26 %	0,11 %
20	15	285	15,97 %	0,05 %
21	0	300	100,00 %	0,00 %

#### 4.2.4. Simulaciones numéricas con dos parches

Para realizar las simulaciones numéricas con los dos parches, se utilizaron los mismos valores de los parámetros descritos en la tabla 4.1. Los resultados se agruparon según similitud y se compararon las simulaciones entregadas por los tres tipos de modelos de dos parches definidos en este estudio (Ecuaciones (4.20), (4.21) y (4.23)). Al segundo parche incluido en las simulaciones se le asignó una mayor capacidad de carga de presas, realizando simulaciones con valores de  $K_2$  igual a 300 y 600 presas por 100 km<sup>2</sup>. Así mismo, los valores iniciales asociados a este parche fueron de 200 presas en 100 km<sup>2</sup> y dos predadores en 100 km<sup>2</sup>. Para el modelo con migración constante se definió una tasa de migración desde el parche 2 al parche 1 de 20 % ( $m_1$ ) y una tasa de migración desde el parche 1 al parche 2 de 10 % ( $m_2$ ).

##### a) Caso extinción de predadores

En estos casos se observa que la densidad de las presas de ambos parches se encuentra cercana a las capacidades de carga ( $K_1$  y  $K_2$ ), mientras que la de los predadores paulatinamente disminuye y tiende a cero. En la Figura 4.6 se aprecia que este comportamiento es generalizado para los tres tipos de migración utilizados. En cuanto a los parámetros de la simulación, la tasa de mortalidad de los predadores  $\beta$  es alta, la tasa máxima de consumo per cápita de los predadores ( $\gamma$ ) es baja y los tamaños óptimos para la reproducción de predadores ( $N_1$  y  $N_2$ ) también son bajos, lo que explicaría la extinción de los pumas y que las presas se mantengan en capacidad de carga a pesar de tener una baja tasa de reproducción ( $r$ ).

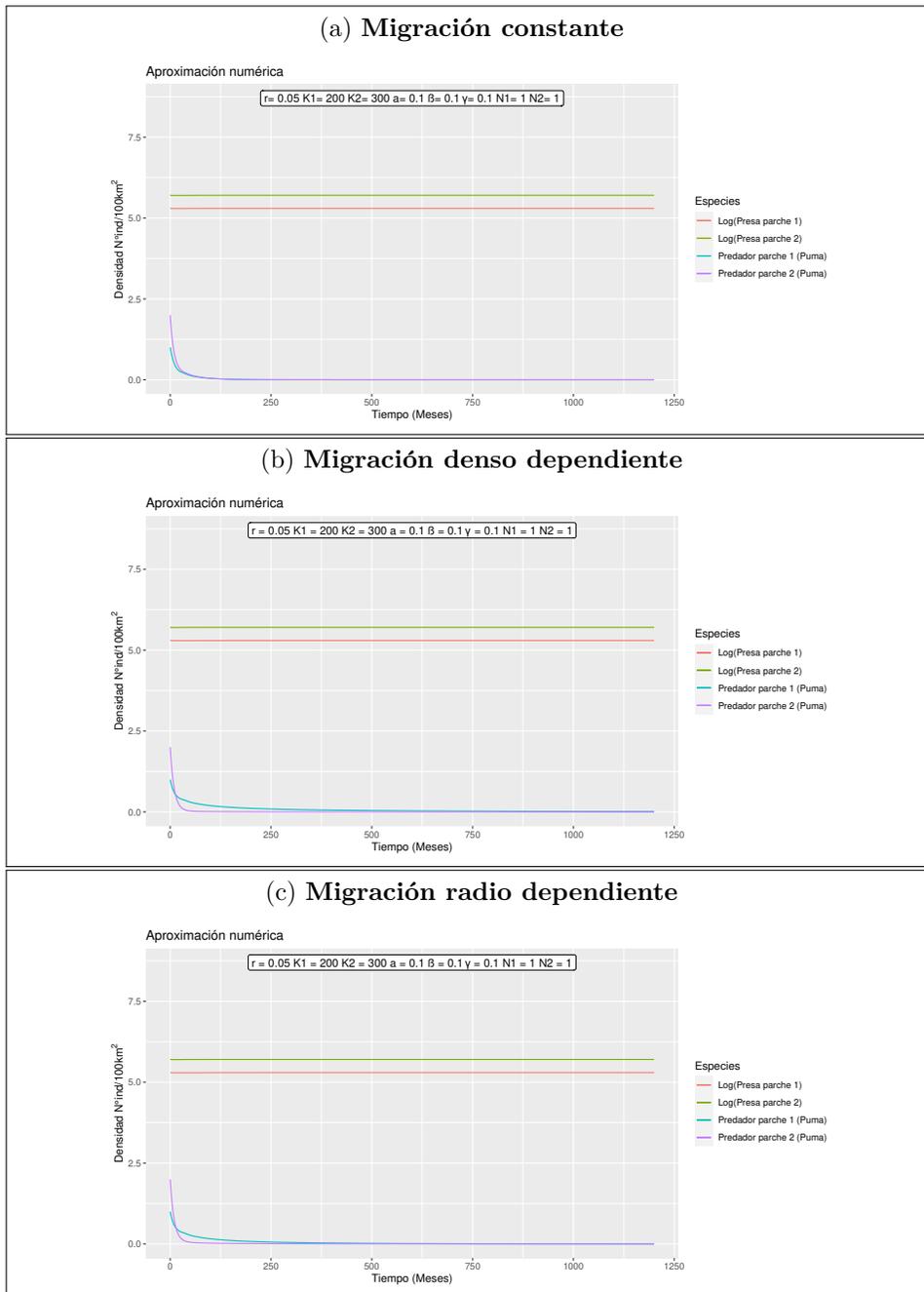


Figura 4.6: Simulación de modelos de dos parches, caso extinción de los predadores

## b) Caso equilibrio positivo

Este grupo se caracterizó por tener densidades de presa que tienden a la capacidad de carga, mientras la densidad de los predadores va oscilando hasta alcanzar valores constantes que dependen de los valores del resto de los parámetros (Ver Figura 4.7). El comportamiento fue similar entre los tres tipos de migración, pero las oscilaciones presentes en la simulación con migración constante fueron mucho más reducidas que en el resto de las simulaciones. Así mismo, en todas las simulaciones se aprecian retroalimentaciones entre las poblaciones de predadores y presas de los distintos parches, pero en los casos de la migración denso y radio dependiente la población de predadores del parche 2 tiende a cero, siendo superada por la densidad de presas del parche 1. En cuanto a los parámetros, la mayor densidad de presas en el parche 1 se debe a su mayor capacidad de carga ( $K_1$ ), lo que favorece el desplazamiento de los predadores hacia ésta área. Por otro lado, a pesar de tener un alto valor para la tasa consumo per cápita de los predadores ( $\gamma$ ) y una baja tasa de reproducción de presas ( $r$ ), estas últimas no disminuyen su densidad debido a que la tasa de saturación media de los predadores ( $a$ ) también es alta y sus tamaños óptimos ( $N_1$  y  $N_2$ ) son bajos, limitando el consumo de los pumas.

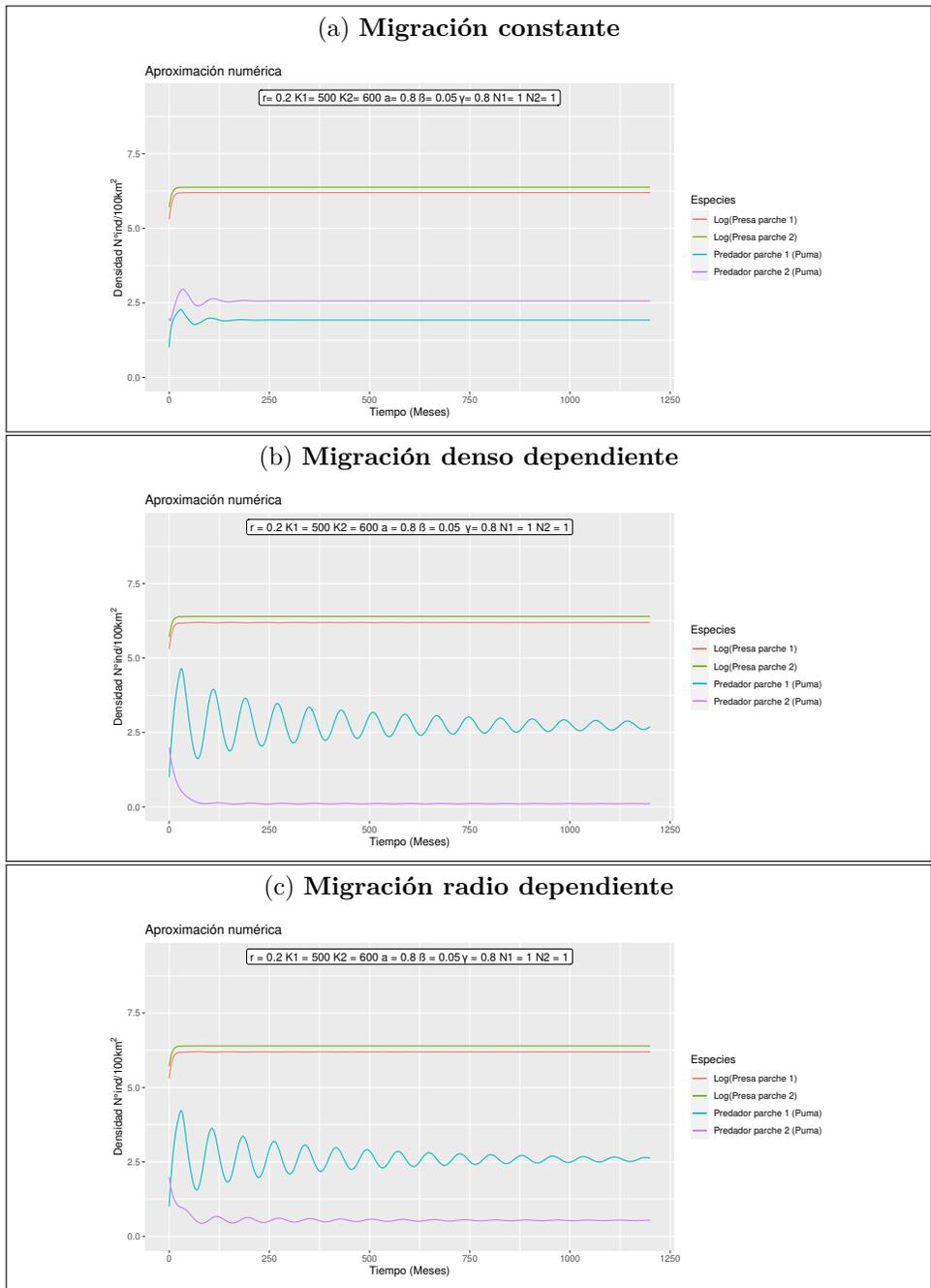


Figura 4.7: Simulación de modelos de dos parches, caso equilibrios positivos

### c) Caso población oscilante

Esta clase de simulación se caracterizó por presentar oscilaciones de las densidades de predadores y presas. Los valores de la densidad de presas se mueven entre las capacidades de carga ( $K_1$  y  $K_2$ ) y cero (Ver Figura 4.8). La densidad de presas del parche 2 presenta mayores fluctuaciones en comparación con las presas del parche 1, mientras que la densidad de los predadores de ambos parches oscilan entre cero y su valor máximo. Al comparar los distintos tipos de migración, es posible apreciar diferencias sustanciales entre estos, ya que la simulación con migración constante presenta mayores cambios en el tiempo que el resto. En las sub figuras 4.8-b y 4.8-c, se observa que las densidades de los predadores se comportan con el patrón típico asociado a un modelo tipo Nicholson, caracterizado por una doble cresta (Gurney et al., 1980). Entre el modelo con migración denso dependiente y radio dependiente, se observa que este último tiene más oscilaciones en las densidades de predadores y presas, pero en ambos casos la densidad de predadores alcanza valores mayores que en el caso de migración constante. Este tipo de soluciones se caracterizan por una baja tasa de reproducción de las presas ( $r$ ), una baja mortalidad de los predadores ( $\beta$ ) y una alta tasa de máxima de consumo per cápita de los predadores ( $\gamma$ ). Todo esto influye disminuyendo la densidad de las presas, en especial del parche 1, donde el tamaño óptimo para la reproducción ( $N_1$ ) es mayor.

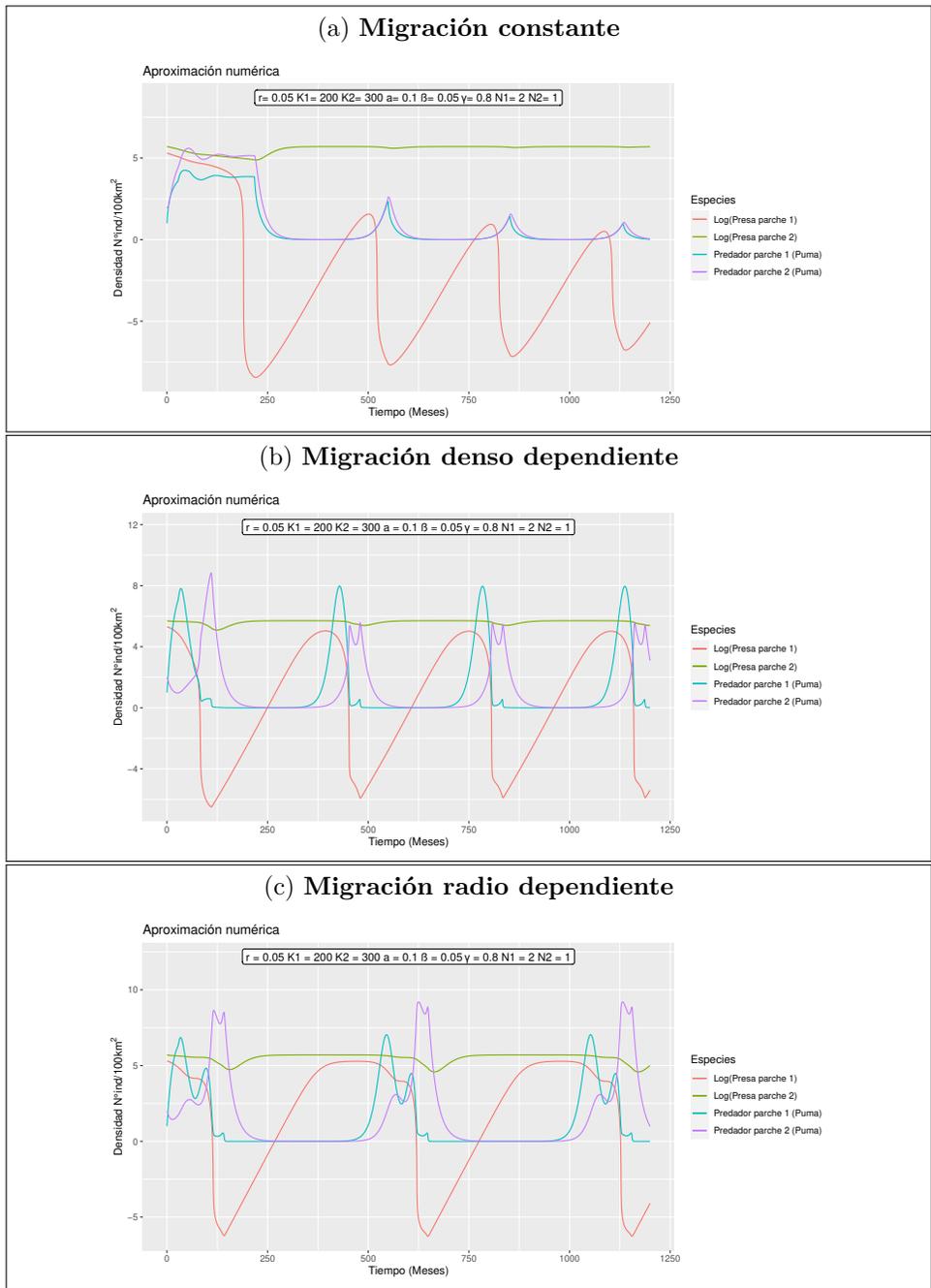


Figura 4.8: Simulación de modelos de dos parches, caso población oscilante

### 4.3. Simulación de escenarios

Se plantearon tres escenarios hipotéticos que intentan ilustrar distintas perturbaciones que puede sufrir el sistema predador-presa considerado en este estudio. El primer escenario corresponde a la remoción sistemática del 50 % de las presas cuando estas alcanzan una densidad cercana a la capacidad de carga del ecosistema. En el segundo escenario se realiza una remoción del 50 % de los predadores cuando estos alcanzan los cuatro individuos por cada 100 Km<sup>2</sup>. Estos dos escenarios se plantearon sobre la base del caso de poblaciones oscilantes simuladas para el modelo con un parche. El tercer escenario se plantea para el sistema con dos parches, en donde se limita el movimiento de predadores a un 30 % y se simuló bajo la base del modelo con migración radio dependiente con población oscilante. Para estas simulaciones se utilizaron los parámetros del caso presentado en la Figura 4.8, ya que es el que presenta un equilibrio más delicado y es posible apreciar de mejor manera el efecto de las perturbaciones en el sistema.

#### 4.3.1. Reducción de las presas

La remoción de presas que se aprecia en la figura 4.9, cambia la dinámica de los predadores, ya que se presenta la pérdida del comportamiento característico de una población representada con un modelo tipo Nicholson. Aún así, la tendencia general de las densidades de predadores y presas sigue el mismo patrón del sistema que no ha sufrido la alteración, donde la población de pumas alcanza el mismo valor máximo pero luego tienen un rápido descenso. Es posible identificar que se mantienen las retroalimentaciones entre las densidades de predador y presas, pero la remoción sistemática de una fracción de las presas disminuye la duración de los periodos de mayor abundancia del puma.

#### 4.3.2. Reducción de los predadores

La disminución de la densidad de pumas genera una alteración en el comportamiento del sistema (Ver Figura 4.9-c). Se pierden totalmente las retroalimentaciones entre predador y presas. Estas últimas disminuyen su población hasta alcanzar un número constante en el tiempo, mientras que para el Puma se tiene una oscilación constante entre el número máximo determinado para la densidad (cuatro individuos por 100 Km<sup>2</sup>) y el 50 % de este valor (dos individuos por 100 Km<sup>2</sup>). Si se compara con la alteración de la reducción del número de presas, la disminución del predador puede generar un efecto notoriamente más significativo en las tendencias del sistema. Este cambio del comportamiento es comparable al resultado obtenido por el estudio de Barman and Ghosh (2022) donde se definió que al implementar la cosecha de la presa y el predador por separado, se puede generar un cambio de estabilidad del sistema.

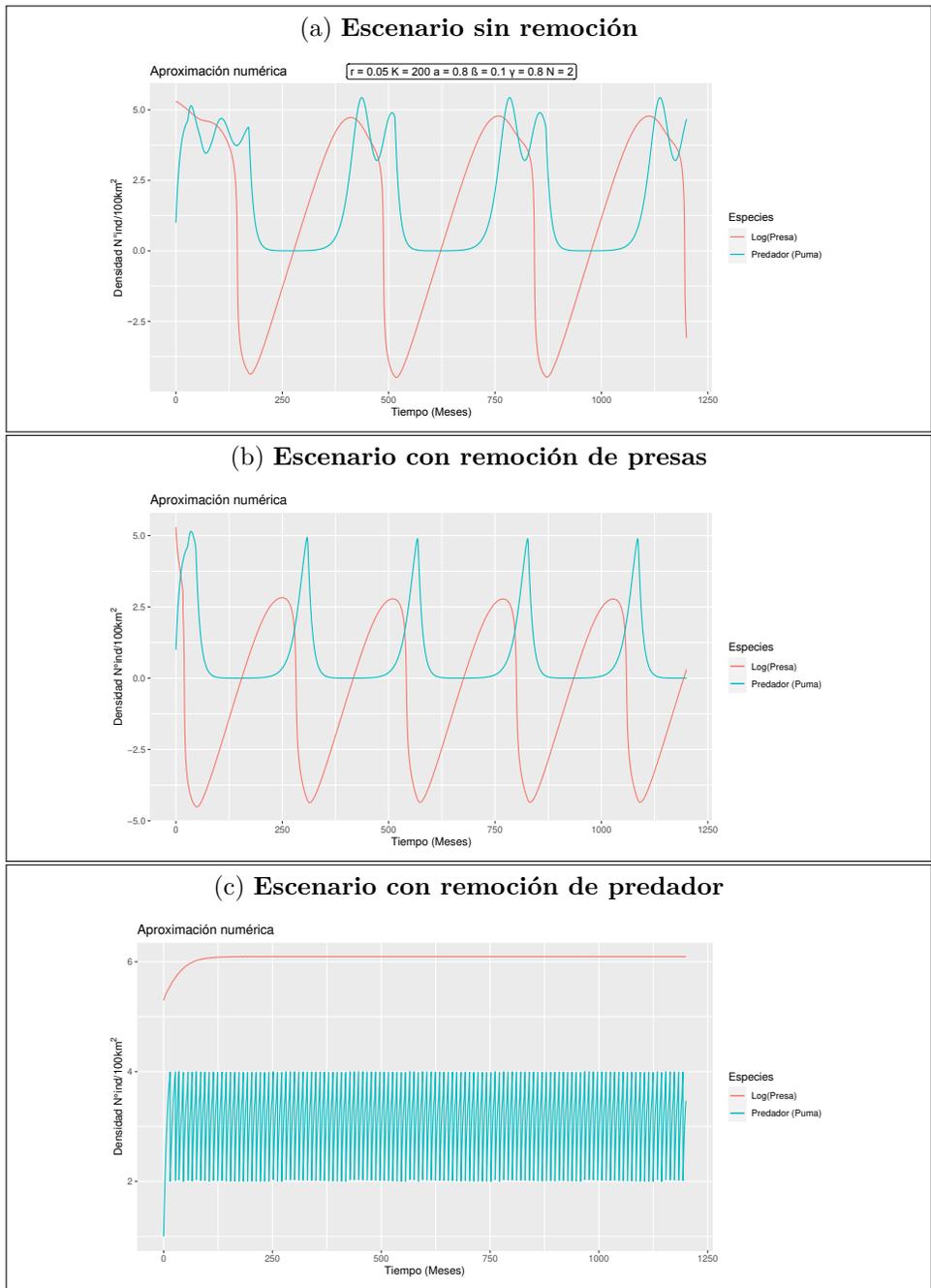


Figura 4.9: Efecto de la remoción de presas y predadores

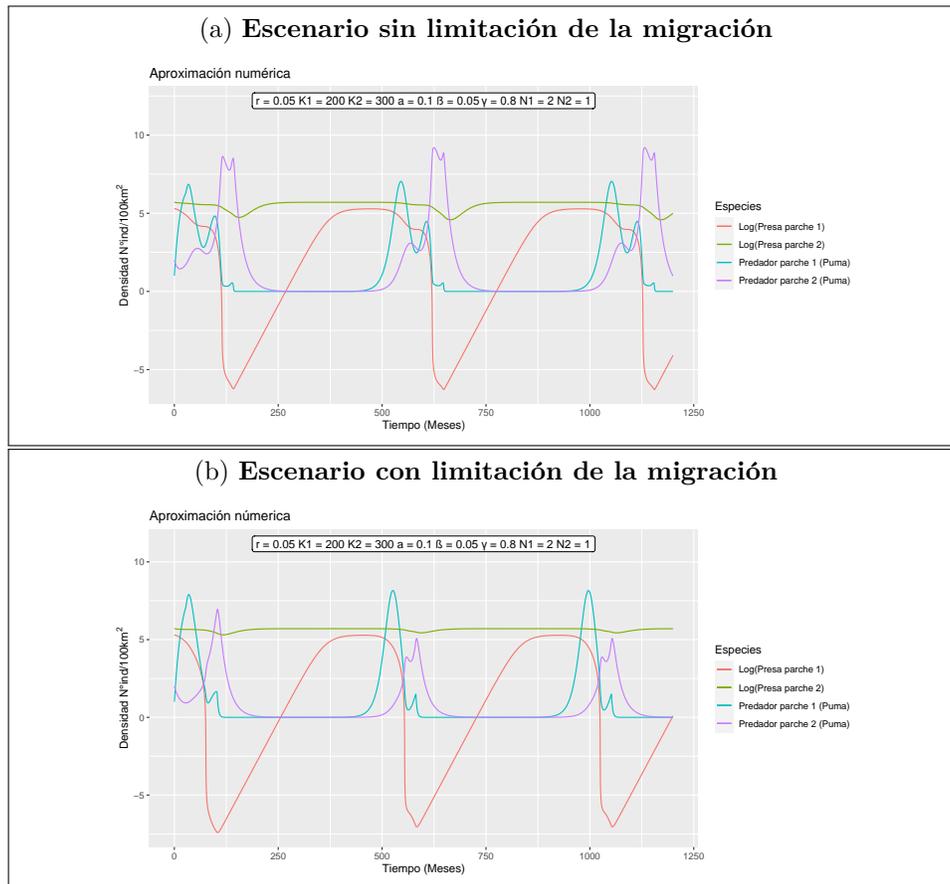


Figura 4.10: Efecto de la limitación en la migración

### 4.3.3. Limitación de la migración

La limitación de la movilidad del Puma (Ver Figura 4.10), disminuye notoriamente los máximos poblacionales de la densidad del predador que se producen en la simulación sin esta alteración. Este cambio se ve acentuado en la población del parche 2, la cual pasa a ser inferior a la del parche 1. Esto dado que, el parámetro  $N_1$  del primer parche es mayor al  $N_2$ , por lo que este último tiene una menor capacidad de recambio de individuos adultos. En el sistema sin alteración, el parche 1 tiene un mayor tamaño óptimo para la reproducción de predadores, pero el parche 2 posee una mayor capacidad de carga de presas ( $K_2$ ), por lo que la migración favorece positivamente al desarrollo general de la población de pumas. Con este resultado se refuerza la necesidad de mantener o bien aumentar la infraestructura ecológica necesaria que le permita a los pumas poder desplazarse libremente entre diferentes sectores, de manera de mejorar su estado de conservación.

## Capítulo 5

# Conclusiones

El presente trabajo exploró diversas potencialidades de un modelo que describe el comportamiento de un sistema biológico, siendo un aporte al conocimiento del área de las biomatemáticas o más específicamente en la ecología matemática.

Fue posible integrar un modelo predador-presa de ecuaciones diferenciales con retardo, una respuesta funcional tipo III, crecimiento logístico para las presas y una ecuación tipo Nicholson para el Puma. Como se ha mencionado con anterioridad, no existen estudios previos que integren este tipo de modelos matemáticos y que los apliquen a la especie de interés de esta investigación. En este modelo se aseguró que un aumento de la densidad del predador disminuye la tasa de incremento per cápita de las presas, que hay un efecto positivo de la densidad de las presas sobre la tasa de incremento per cápita del predador. Además, que la tasa de reproducción del Puma tiene un máximo que va decreciendo a medida que la población se densifica y también ante la falta de presas. Lo anterior se verificó ya que son atributos que establecieron Berryman et al. (1995) para la credibilidad de este tipo de modelos. Fue posible demostrar que para el modelo planteado existe una única solución máxima para cada condición inicial, la cual es no negativa para condiciones iniciales no negativas y que está bien definida para todo  $t$  mayor que cero.

Se determinaron los equilibrios del sistema 4.1 y fue posible estudiar parcialmente su estabilidad, ya que la dificultad algebraica de estos resultados impidieron poder aplicar la teoría matemática desarrollada para este tipo de sistemas. Se pudo definir que el escenario de extinción de predador y presas es un punto de equilibrio inestable, mientras que para el punto en donde las presas alcanzan su capacidad de carga y el Puma se extingue, se plantearon condiciones que aseguran su estabilidad absoluta. Para el tercer punto de equilibrio, no se pudo realizar el análisis de estabilidad, pero se planteó un desarrollo general de su ecuación característica. Los resultados obtenidos para los equilibrios analizados, son congruentes con otros estudio similares (Kar, 2005; Liu, 2010; Sun and Mai, 2018). Estos análisis pueden ser completados a futuro realizando un estudio de las bifurcaciones de Hopf, que es la metodo-

logía adecuada para examinar el comportamiento de las soluciones periódicas que tienen los sistemas dinámicos (Smith, 2011).

Las simulaciones realizadas con distintos valores para los parámetros del modelo, indicaron que existen tres posibles escenarios para las soluciones del modelo. En el primero de estos se produce la extinción del predador, en el segundo las poblaciones de predador y presa se vuelven constantes y en el último se produce una dinámica de retroalimentaciones constantes entre las densidades del predador y la presa. Uno de los resultados destacables es que el aumento de la tasa de mortalidad de los pumas genera un rápido crecimiento de las presas, lo que se podría asociar al desencadenamiento de plagas que tienen un alto riesgo en la biodiversidad de los ecosistemas.

Al extender el modelo inicial a dos parches, se agregaron tres modulaciones para la migración del Puma entre los parches: constante, denso dependiente y radio dependiente. Las dos últimas fueron las que entregaron más complejidad a las soluciones simuladas, visualizándose patrones de migración entre los parches como respuesta a los cambios en las densidades de las poblaciones de presas. El modelo de migración radio dependiente es una contribución particular de este trabajo y a futuro se podría estudiar su comportamiento al integrarse con otro tipo de modelos.

Al modificar la densidad de la población de presas y de los predadores, se pudieron apreciar modificaciones en el comportamiento del sistema. La remoción sistemática de una fracción de las presas, disminuye la duración de los periodos donde la densidad del Puma es máxima. Así mismo, al quitar una fracción importante de la población de pumas, la población de presas crece a tasa exponencial alcanzando la capacidad de carga del ecosistema. Lo anterior es evidencia de que modificar las densidades de estos predadores incrementa la probabilidad de tener plagas de algunas especies que este controla naturalmente. Estos resultados son similares a los obtenidos por el estudio de Laguna et al. (2015), donde se plantea un modelo matemático que, mediante la dinámica de parches, describe la relación entre el puma y dos presas. En esta investigación, la extinción del puma genera un aumento de la tasa de ocupación de parches de las presas (guanacos y ovejas).

La limitación de la migración entre los parches generó un efecto negativo en los máximos alcanzados por las poblaciones de predadores presentes en ambos parches, esta es una evidencia más que enfatiza la importancia de mantener los corredores biológicos que conectan los diferentes ecosistemas donde habita el Puma. Este resultado ya tiene precedentes en la literatura, como el estudio de Liu (2010) donde se determinó que la tasa de migración tiene un gran efecto en el comportamiento dinámico de un modelo predador-presa sin retardo.

En un futuro estudio sería interesante determinar condiciones para la existencia de un equilibrio positivo y para la estabilidad absoluta de este mismo, que fue uno de los temas en

que no se pudo profundizar en esta investigación, así como también evaluar los cambios que producen las perturbaciones evaluadas en el subcapítulo 4.3, pero aplicadas a sistemas que estén en equilibrio. Por último, dados los antecedentes sobre el tiempo de madurez sexual diferenciada entre pumas machos y hembras (Toledo and Surot, 2003), sería necesario evaluar la posibilidad de plantear un modelo que integre esta condición.



# Bibliografía

- Amster, P. (2017). *Ecuaciones diferenciales con retardo. Cursos y seminarios de matemática Serie B*. Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Badii, M., Landeros, J., Rodríguez, H., Cerna, E., Valenzuela, J., and Ochoa, Y. (2013). Algunos aspectos de depredación some aspects of predation. *Daena: International Journal of Good Conscience*, 8(1):148–158.
- Barman, B. and Ghosh, B. (2022). Role of time delay and harvesting in some predator–prey communities with different functional responses and intra-species competition. *International Journal of Modelling and Simulation*, 42(6):883–901.
- Beckerman, W. (1993). The environmental limits to growth: a fresh look. In *Economic progress and environmental concerns*, pages 3–23. Springer.
- Berezansky, L., Braverman, E., and Idels, L. (2010). Nicholson’s blowflies differential equations revisited: main results and open problems. *Applied Mathematical Modelling*, 34(6):1405–1417.
- Berryman, A. A., Gutierrez, A. P., and Arditi, R. (1995). Credible, parsimonious and useful predator-prey models: a reply to abrams, gleeson, and sarnelle. *Ecology*, pages 1980–1985.
- Brauer, F. (1987). Absolute stability in delay equations. *Journal of differential equations*, 69(2):185–191.
- Brillinger, D. R. (2012). The nicholson blowfly experiments: some history and eda. *Journal of Time Series Analysis*, 33(5):718–723.
- Devi, N. V. and Jana, D. (2022). The role of fear in a time-variant prey–predator model with multiple delays and alternative food source to predator. *International Journal of Dynamics and Control*, 10(2):630–653.
- EDAN (2019). *Matemáticas Aplicadas a la Biología*. Universidad de Sevilla.
- Fan, Y.-H. and Li, W.-T. (2007). Permanence in delayed ratio-dependent predator–prey models with monotonic functional responses. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 8(2):424–434.

- Garay-Gonzales, E. O. (2020). *Modelo matemático depredador–presa utilizando ecuaciones diferenciales ordinarias con retardo*. Tesis para optar el título profesional de: Licenciado en matemáticas, Facultad de ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo.
- Gökçe, A. (2022). A dynamic interplay between allee effect and time delay in a mathematical model with weakening memory. *Applied Mathematics and Computation*, 430:127306.
- Gourley, S. and Wu, J. (2006). Delayed non-local diffusive systems in biological invasion and disease spread. *Nonlinear dynamics and evolution equations*, 48:137–200.
- Guarda, N., Gálvez, N., Leichtle, J., Osorio, C., and Bonacic, C. (2017). Puma puma concolor density estimation in the mediterranean andes of chile. *Oryx*, 51(2):263–267.
- Gurney, W., Blythe, S., and Nisbet, R. (1980). Nicholson’s blowflies revisited. *Nature*, 287(5777):17–21.
- Hale, J. K. and Lunel, S. M. V. (1993). *Introduction to functional differential equations*. Springer.
- Holling, C. S. (1965). The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97(S45):5–60.
- Huang, Y. and Diekmann, O. (2001). Predator migration in response to prey density: what are the consequences? *Journal of mathematical biology*, 43(6):561–581.
- Jana, A. and Kumar Roy, S. (2022). Holling-tanner prey-predator model with beddington-deangelis functional response including delay. *International Journal of Modelling and Simulation*, 42(1):86–100.
- Kar, T. and Batabyal, A. (2009). Stability and bifurcation of a prey–predator model with time delay. *Comptes Rendus Biologies*, 332(7):642–651.
- Kar, T. K. (2005). Stability analysis of a prey–predator model incorporating a prey refuge. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 10(6):681–691.
- Kitzes, J. (2022). *Handbook of Quantitative Ecology*. University of Chicago Press.
- Krisnawan, K. et al. (2019). A model of predator-prey differential equation with time delay. *Journal of Physics: Conference Series*, 1320(1):1–6.
- Laguna, M. F., Abramson, G., Kuperman, M. N., Lanata, J. L., and Monjeau, J. A. (2015). Mathematical model of livestock and wildlife: Predation and competition under environmental disturbances. *Ecological Modelling*, 309:110–117.

- Lan, Y., Shi, J., and Fang, H. (2022). Hopf bifurcation and control of a fractional-order delay stage structure prey-predator model with two fear effects and prey refuge. *Symmetry*, 14(7):1408.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist*, 15(3):237–240.
- Li, Y. X., Liu, H., Wei, Y. M., Ma, M., Ma, G., and Ma, J. Y. (2022). Population dynamic study of prey-predator interactions with weak allee effect, fear effect, and delay. *Journal of Mathematics*, 2022.
- Liu, P.-P. (2010). An analysis of a predator–prey model with both diffusion and migration. *Mathematical and Computer Modelling*, 51(9-10):1064–1070.
- Majumdar, P., Debnath, S., Sarkar, S., and Ghosh, U. (2022). The complex dynamical behavior of a prey-predator model with holling type-iii functional response and non-linear predator harvesting. *International Journal of Modelling and Simulation*, 42(2):287–304.
- Martin, A. and Ruan, S. (2001). Predator-prey models with delay and prey harvesting. *Journal of Mathematical Biology*, 43(3):247–267.
- Matsuda, H., Ogita, N., Sasaki, A., and Satō, K. (1992). Statistical mechanics of population: the lattice lotka-volterra model. *Progress of theoretical Physics*, 88(6):1035–1049.
- Meurer, A., Smith, C. P., Paprocki, M., Čertík, O., Kirpichev, S. B., Rocklin, M., Kumar, A., Ivanov, S., Moore, J. K., Singh, S., et al. (2017). Sympy: symbolic computing in python. *PeerJ Computer Science*, 3:e103.
- Michiels, W. and Niculescu, S.-I. (2007). *Stability and stabilization of time-delay systems: an eigenvalue-based approach*. SIAM.
- MMA (2020). Inventario nacional de especies de chile. Accessed at 11-05-2022, <http://especies.mma.gob.cl/CNMWeb/Web/WebCiudadana/Default.aspx>.
- Moussaoui, A., Bassaid, S., and Dads, E. H. A. (2015). The impact of water level fluctuations on a delayed prey–predator model. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 21:170–184.
- Naik, P. A., Eskandari, Z., Avazzadeh, Z., and Zu, J. (2022a). Multiple bifurcations of a discrete-time prey–predator model with mixed functional response. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 32(04):2250050.
- Naik, P. A., Eskandari, Z., Yavuz, M., and Zu, J. (2022b). Complex dynamics of a discrete-time bazykin–berezovskaya prey-predator model with a strong allee effect. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 413:114401.

- Nicholson, A. J. (1954). An outline of the dynamics of animal populations. *Australian journal of Zoology*, 2(1):9–65.
- Ossandón, G. and Sepúlveda, D. (2021). Existence and stability of periodic solutions of nicholson-type system with nonlinear density-dependent mortality. *Differential Equations and Dynamical Systems*, pages 1–15.
- Picó, J., Vignoni, A., Picó-Marco, E., and Boada, Y. (2015). Modelado de sistemas bioquímicos: De la ley de acción de masas a la aproximación lineal del ruido. *Revista Iberoamericana de Automática e Informática Industrial RIAI*, 12(3):241–252.
- Proyecto-GEF (2021). Monitoreo de dos pumas confirma la existencia de los corredores biológicos en la cordillera de los andes y pasos de fauna urbanos en la zona central. Accedido en 11-05-2022 a <https://shorturl.ae/U4kc0>.
- Rumiz, D. I. (2010). Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia*, 2:53–73.
- Ruth, M. and Hannon, B. (1997). *Law of Mass Action*, pages 61–64. Springer New York, New York, NY.
- Ríos, L. (2009). *Análisis de los problemas que amenazan la conservación de Puma concolor en la Araucanía*. Proyecto de grado para optar al grado de magíster en Áreas silvestres y conservación de la naturaleza, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile.
- Smith, H. L. (2011). *An introduction to delay differential equations with applications to the life sciences*, volume 57. Springer New York.
- Smith, T. M. and Smith, R. L. (2007). *Ecología*. Pearson Educación.
- Soetaert, K., Cash, J., Mazzia, F., Soetaert, K., Cash, J., and Mazzia, F. (2012). *Solving ordinary differential equations in R*. Springer.
- Soetaert, K., Petzoldt, T., Setzer, R. W., and Petzoldt, M. T. (2015). Package ‘desolve’. *Solving Initial Value Differential Equations, 2010d. deSolve vignette-R package version*, 1.
- Soria Díaz, L. et al. (2014). Dinámica poblacional de puma concolor y sus presas principales, en la sierra nanchititla, méxico.
- Sun, G. and Mai, A. (2018). Stability analysis of a two-patch predator–prey model with two dispersal delays. *Advances in Difference Equations*, 2018(1):1–9.
- Toledo, V. and Surot, D. (2003). El puma, un habitante chileno. *TecnoVet*, 9(1):29–31.
- Wickham, H., Chang, W., and Wickham, M. H. (2016). Package ‘ggplot2’. *Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version*, 2(1):1–189.
- Wickham, H. and Wickham, M. H. (2015). Package ‘reshape’. URL: <https://cran.rproject.org/web/packages/reshape2/reshape2.pdf> ( : 19.09. 2020).