

# MODELIZACIÓN MATEMÁTICA DE LA DINÁMICA PREDADOR-PRESA

*Mathematical modelling of the predator-prey dynamic*



**Víctor Díaz Trujillo**

*Tutores:* Carlos González Alcón

Néstor Vicente Torres Darías

# Índice

<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>2</b>
<b>1. Introducción</b> .....	<b>3</b>
1.1. Antecedentes de modelos matemáticos predador-presa y aplicaciones.....	3
1.2. Modelo Lotka-Volterra .....	3
1.3. Conceptos introductorios .....	4
<b>2. Objetivo del trabajo</b> .....	<b>8</b>
<b>3. Marco metodológico</b> .....	<b>9</b>
3.1. Contexto explicativo y características de los parámetros .....	9
3.2. Integración de Sistemas de Ecuaciones Diferenciales, obtención de isoclinas y estados estacionarios .....	13
<b>4. Resultados y discusión</b> .....	<b>16</b>
4.1. Resultados de la versión clásica del modelo Lotka-Volterra.....	16
4.2. Resultados del modelo adaptado de Hatton y colaboradores.....	19
<b>5. Conclusiones (Conclusions)</b> .....	<b>25</b>
<b>6. Bibliografía</b> .....	<b>29</b>

## Agradecimientos:

A **Carlos González Alcón** y a **Néstor Vicente Torres Darías**, mis tutores del trabajo de fin de grado, los cuales se han prestado en todo momento a asesorarme y sin cuya ayuda, este trabajo no hubiera ido tan bien encaminado.

A **mi familia y amigos**, por su apoyo y soportar mi recurrencia y mi falta de temas de conversación por estar metido de lleno en el TFG,

y a **Ian Hatton**, que ha puesto su ligero grano de arena a la hora de responderme a amablemente algunas cuestiones en relación con su trabajo.

## Resumen:

Una perspectiva de trabajo de la ecología moderna consiste en el estudio de los sistemas predador-presa, perspectiva que ofrece resultados aplicables a múltiples ámbitos: desde las más clásicas de la gestión pesquera hasta las relaciones huésped-parásito, o como es el caso de este trabajo, la elucidación de la estructura común de ecosistemas de muy distinta naturaleza. Mediante la consideración de la densidad de biomasa de las comunidades de presas y de predadores, así como de una serie de coeficientes ligados al desarrollo e interacción de las mismas, el modelo de Lotka-Volterra supuso en su momento un importante avance en este ámbito. La introducción en el modelo clásico de Lotka Volterra de un exponente asociado a la producción de presas ha puesto de manifiesto la existencia de un patrón de escala con un valor común ( $k = 0.73$ ) en un elevado número de ecosistemas muy diversos ( $n = 2260$ ). Mediante simulación numérica con ordenador se compararon las dinámicas de los modelos predador-presa, se obtuvieron las isoclinas asociadas y se calcularon los estados estacionarios correspondientes a distintos escenarios. El conjunto de los resultados permite obtener una perspectiva general de las dinámicas de poblaciones de predadores y presas.

**PALABRAS CLAVE:** Modelo Lotka-Volterra, ley de potencia, sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias, estado estacionario, plano fase.

## **Abstract:**

The research of the predator-prey systems constitutes a work perspective in the modern ecology and offers applicable results to several topics: from the fisheries classic management till the parasite-host relationships, or as is the case of this work, the elucidation of the common structure of ecosystems with very different nature. Through the consideration of the predator and prey communities' density of biomass, as well as a set of coefficients linked to their development and interaction, the Lotka-Volterra model involves an important advance in this ambit. The introduction in the Lotka-Volterra's classical model of an exponent associated to the prey production has revealed the existence of a scale pattern with a common value ( $k = 0.73$ ) shared in a large number of ecosystems ( $n = 2260$ ). Through numerical simulation *via* computer, the predator-prey models' dynamics were compared, obtaining the associated isoclines and the steady states corresponding to different scenarios. The set of results allows to obtain a general perspective of the predator and prey population dynamics.

**KEYWORDS:** Lotka-Volterra model, power law, ordinary differential equations system, steady state, phase plane.

# 1. Introducción:

## 1.1. ANTECEDENTES DE MODELOS MATEMÁTICOS PREDADOR-PRESA Y APLICACIONES:

El análisis de los sistemas predador-presa mediante la modelización matemática marcó un antes y un después en la comprensión de su dinámica ya que las especies, al competir, cambian y se dispersan a la búsqueda de recursos o su supervivencia. Este planteamiento tiene aplicaciones, tales como la capacidad de predecir la evolución de las poblaciones. Es el caso de la gestión pesquera, de las relaciones huésped-parásito Nicholson-Bailey (*Khan et al.*, 2015) o las dinámicas del sistema inmune frente a células tumorales o virus (*Hoppensteadt*, 2006). Un precedente de este tipo de dinámicas poblacionales es la teoría logística de Malthus-Verhulst (*Berryman*, 1992) en la que se enuncia que, mientras que las poblaciones crezcan logarítmicamente, los recursos de los que dependerán permanecerán constantes o solo aumentarán aritméticamente. En ella se considera la capacidad de carga del ambiente y aunque haya sido criticado por su exceso de simplicidad, sigue siendo una referencia general para la descripción de las dinámicas de poblaciones. (*Berryman*, 1992).

## 1.2. MODELO LOTKA-VOLTERRA:

Uno de los modelos más relevantes en la ecología moderna es el de Alfred Lotka y Vito Volterra. Ambos, casi al unísono (Lotka en 1925, con su libro *Elements of physical biology*, y Volterra en su artículo *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*, escrito en 1928 y adaptado en 1931 (*Berryman*, 1992)), propusieron las mismas ecuaciones para un sistema predador-presa, contribuyendo así a la comprensión del ensamblaje entre las comunidades tróficas (*Britton*, 2003). Su propuesta plantea la relación cuantitativa entre poblaciones de predadores y presas (*Ledder*, 2013) en un modelo de dos ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dN}{dt} = aN - bNP; \quad \frac{dP}{dt} = cNP - dP,$$

$N$  y  $P$  representan la biomasa de presas y predadores, respectivamente,  $a$  y  $d$  son las tasas de cambio *per-capita* de unos en ausencia de otros, y  $b$  y  $c$  son las respectivas tasas de cambio debidas a la interacción (*Berryman*, 1992).

En este modelo se asume que las interacciones predador-presa son los únicos condicionantes de la dinámica de poblaciones (*Britton, 2003*), aunque no son las únicas hipótesis del mismo:

- Si la población de presas viene condicionada por la de predadores, la ausencia de los mismos generaría un aumento exponencial de la densidad de biomasa de presas.
- El término de predación es lineal en  $P$ , por lo que la respuesta, i. e. las variaciones del predador en función de la disponibilidad de las presas (*Montserrat et al., 2005*) también son lineales.
- Se considera que las interferencias entre los predadores no afectan a su interacción con las presas. Matemáticamente esto se expresa mediante la relación lineal en el término de predación sobre los predadores y no habrá interferencia entre los predadores encontrando presas.
- Los predadores, en ausencia de presas, decaen exponencialmente.
- Cada muerte de presa contribuye de la misma manera al crecimiento de la población de predadores. No obstante, esto podría ser más realista si se consideran a  $N$  y  $P$  como unidades de biomasa en vez de como individuos.

### 1.3. CONCEPTOS INTRODUCTORIOS:

De cara a la correcta comprensión de lo que sigue es importante presentar una serie de conceptos:

- **Biomasa:** Estimación cuantitativa de la masa total o cantidad de material vivo expresada en unidades de kg, g, etc. Es frecuente hacer alusión a ella asociándola con una unidad de superficie. Usualmente se expresa como el peso seco de material orgánico de los organismos de un ecosistema, expresado en unidades de  $\text{kg}/\text{km}^2$ ,  $\text{g}/\text{m}^2$ , etc. (*Raven et al., 2011; Hatton et al., 2015*).
- **Densidad de biomasa:** Es la relación de la biomasa de un ecosistema, comunidad o población objeto de estudio, por unidad de superficie. Por ello, viene expresada también en unidades de  $\text{kg}/\text{km}^2$ ,  $\text{g}/\text{m}^2$ , etc.
- **Producción:** Variación de la densidad de biomasa por unidad de tiempo ( $\text{kg}/\text{km}^2 \cdot \text{año}$ ,  $\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{año} \dots$ ) (*Raven et al., 2011*).

- **Consumo:** Se trata de una producción negativa, o variación de biomasa asociada a la desaparición de la misma. Unidades homólogas a las de producción (*Raven et al.*, 2011; *Hatton et al.*, 2015).
- **Ecosistema:** Conjunto de organismos y el biotopo (el entorno geográfico) donde este se desarrolla. Un intercambio de energía en forma de biomasa, nutrientes u otros tiene lugar en este emplazamiento entre sus componentes tanto bióticos como abióticos (*Chapin et al.*, 2002; *Raven et al.*, 2011).
- **Estructura ecosistémica:** Composición de especies de un ecosistema (presa y predador) y las relaciones entre ellas, excluidos los procesos abióticos (*Chapin et al.*, 2002; *Raven et al.*, 2011; *Hatton et al.*, 2015).
- **Composición específica:** Las especies que se encuentran presentes en un ecosistema en un momento dado (*Chapin et al.*, 2002).
- **Comunidad:** Asociación de diferentes poblaciones de organismos que viven e interactúan en el mismo lugar y momento (*Raven et al.*, 2011).
- **Pirámide ecológica:** Representación gráfica de los valores de energía o biomasa de un conjunto de organismos respecto a otro. Se refiere a los niveles tróficos (predadores y presas) y a la biomasa. Un subtipo de pirámide ecológica la **pirámide de biomasa**, que consiste en una pirámide ecológica que ilustra la biomasa total (por ejemplo, el peso seco total de todos los organismos) en cada nivel trófico sucesivo en el ecosistema (*Raven et al.*, 2011; *Hatton et al.*, 2015).
- **Sistemas de ecuaciones diferenciales (SED):** Conjunto de ecuaciones en que las incógnitas son funciones, en las ecuaciones aparecen tanto las funciones como las derivadas y sus soluciones satisfacen todas las ecuaciones del sistema. Si tenemos un sistema de dos ecuaciones con variable independiente  $t$ :

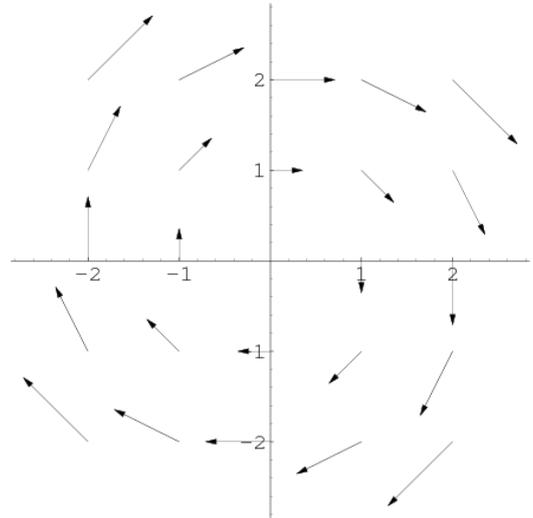
$$x' = \frac{dx}{dt} = f(x, y, t), \quad y' = \frac{dy}{dt} = g(x, y, t),$$

si el sistema es autónomo, ni  $f$  ni  $g$  dependen de  $t$ . Las ecuaciones Lotka-Volterra constituyen un **SED** de ecuaciones ordinarias y autónomas.

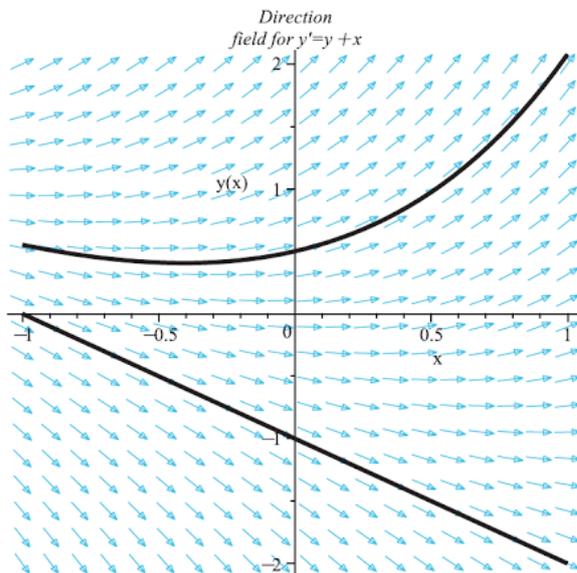
- **Soluciones del SED:** Pares de funciones  $(x(t), y(t))$  que satisfacen las ecuaciones.
- **Espacio de estados:** Espacio  $n$ -dimensional que forman las variables dependientes. En el caso del SED de Lotka-Volterra (ver arriba, subapartado 1.2), una solución del mismo será un par de funciones, cada una dependiente de la variable independiente  $t$ .
- **Plano fase:** Es el plano  $x$ - $y$ ,  $N$ - $P$  en el caso del Lotka-Volterra.

- **Campo de vectores:** El campo de vectores de un sistema autónomo es el que en cada punto  $(x, y)$  se dibuja el vector  $(x', y')$ , esto es:  $(f(x, y), g(x, y))$ . Viene determinado por el vector tangente a las soluciones, el vector definido en los miembros de la derecha de las ecuaciones [para Lotka-Volterra,  $N'(t), P'(t)$ ]. Por ende, las curvas solución han de ser en cada uno de sus puntos tangentes al campo de vectores (ej. Figura 1).

**Figura 1:** El sistema de ecuaciones  $x' = y, y' = -x$  tiene este campo de vectores. Comenzando desde cada punto  $(x, y)$  de una cuadrícula se ha dibujado el vector  $(y, -x)$ . Extraído de *Nykamp, D.Q.*



- **Campo de direcciones:** Transformación del campo de vectores y adaptado con vectores con módulos equivalentes (ej. Figura 2).



**Figura 2:** Campo de direcciones obtenido para  $y' = y + x$ , una única ecuación diferencial y donde  $x$  es la variable independiente. Extraído de *Dobrushkin, V. A. (2014).*

Algunas propiedades relevantes de las soluciones de los SED son:

- **Las trayectorias no se cruzan.**
- Pueden tener una periodicidad, descrita por su periodo  $T$  y en cuyo caso hablamos de una **solución periódica**.
- Pueden ser de **equilibrio** o **estado estacionario**. En estas las variables que definen el comportamiento del sistema permanecen constantes y por consiguiente sus derivadas son cero.
- **Inestabilidad:** Un **estado de equilibrio** es **inestable** cuando se abandona frente a una perturbación (*Antunes et al., 2015*).

Asimismo, los tipos de puntos de equilibrio o soluciones de equilibrio pueden ser:

- Sumidero [*sink*]: Solución de equilibrio estable de la ecuación diferencial tal que cualquier solución cercana tiende a ella.
- Fuente [*source*]: Solución de equilibrio inestable de la ecuación diferencial tal que cualquier solución cercana se aleja de ella.
- Nodo [*node*]: Equilibrio de la ecuación diferencial que no es ni fuente ni sumidero.

Para obtener los equilibrios del sistema es preciso hallar las soluciones del SED, lo que nos lleva a explicar otro concepto. En un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales las curvas que forman los puntos en el plano fase para los cuales la pendiente se mantiene constante se conocen como **isoclinas**. Las más interesantes son las isoclinas cuya pendiente es 0 (nulclinas). Estas pueden determinar, asociadas con sus correspondientes variables, la división del plano fase en regiones y a estas se les puede asociar una dirección general de evolución de las soluciones.

Partiendo de la clasificación de equilibrios de sistemas lineales, se distinguen varios casos de los que destacamos por su interés en este trabajo dos de ellos:

- Centro: Las trayectorias rodean al estado estacionario o de equilibrio en órbitas concéntricas cerradas.
- Espiral: Las trayectorias van dando vueltas alrededor del punto de equilibrio alejándose (espiral inestable) o acercándose (espiral estable) a este.

## 2. Objetivo del trabajo:

El objetivo principal del trabajo es explicar e interpretar, mediante el empleo de un patrón estructural vinculado al modelo clásico Lotka-Volterra de la interacción predador-presa los cambios en la composición de ambas en un amplio conjunto de ecosistemas distintos.

Para ello, a partir de una versión del modelo clásico de Lotka-Volterra de competición entre predadores y presas, se analizarán las implicaciones de diversos escenarios definidos en función de los valores de algunos de los parámetros que caracterizan los sistemas modelados.

La versión del modelo que emplearemos es la siguiente:

$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = rH^k - qCH \\ \frac{dC}{dt} = gqCH - mC \end{cases} \quad (\text{Hatton et al., 2015}),$$

En ese SED  $H$  representa la densidad de biomasa de presas (*herbívoros*);  $C$  la densidad de biomasa de predadores (*carnívoros*);  $r$  es el coeficiente de producción de presas;  $g$  el coeficiente de eficiencia de crecimiento de predadores;  $m$  la tasa de mortalidad de predadores;  $q$  la fuerza de interacción trófica y  $k$  el exponente de escala de la comunidad de presas.

$rH$  representa la generación de presas y  $qCH$  la disminución de presas por parte de la comunidad de predadores. Así, en la ecuación  $dC/dt$ ,  $gqCH$  denota el aumento de densidad de biomasa de predadores, esto es:  $g$  es la proporción de biomasa de los herbívoros consumidos ( $qCH$ ) que se transforma en biomasa de carnívoros y  $mC$  la mortalidad de los predadores.

### 3. Marco metodológico:

Componer y comparar diversos escenarios, y por tanto de valores diferentes de los parámetros requiere de argumentos que sean fundamentadas teóricamente. Estos modelos no valoran las interacciones de competencia de predadores entre sí o incluso de presas por requerimientos tanto espaciales como alimenticios, eventos de migración y la consecuente inclusión o exclusión de especies de predadores o presas, la capacidad de carga del ambiente y un amplio etcétera.

#### 3.1. CONTEXTO EXPLICATIVO Y CARACTERÍSTICAS DE LOS PARÁMETROS:

Ian Hatton y colaboradores (*The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes*) estudiaron las proporciones de biomasa de predadores respecto a la de presas, y la producción de la comunidad de presas respecto a la biomasa de la propia comunidad.

Las **leyes de potencia** son funciones de la forma  $y = cx^k$  donde  $c$  es el valor de  $y$  cuando  $x = 1$ ,  $x$  es la variable independiente de estudio y  $k$  es el exponente adimensional de escala y cuando se representan los valores en escala logarítmica, se obtiene una línea recta de pendiente  $k$ . La representación en escala no logarítmica se puede curvarse hacia arriba teniendo una **escala lineal** (cuando el exponente  $k$  es igual o superior a 1), curvarse hacia abajo teniendo una **escala sublineal** (el exponente  $k$  es inferior a 1).

Mediante la incorporación en el modelo de un exponente  $k$  asociado al término de producción de presas ( $rH$  pasa a ser  $rH^k$ ) este estudio consigue analizar la composición de 2260 ecosistemas mostrando un exponente  $k$  sublineal a través de diferentes niveles tróficos, tratando a las comunidades ya no a nivel específico, sino como kilogramos de predadores y kilogramos de presas. Tanto la relación de biomasa de predadores respecto a la de presas como la relación de producción frente a biomasa muestra esta escala sublineal generalizada, con un exponente de  $k = 0.73$ , teniendo que el aumento de las presas no es lineal en la cantidad de presas sino sublineal.

El empleo de este exponente se justifica por los precedentes de las **leyes de potencia**. Estas leyes han relacionado atributos moleculares, fisiológicos, ecológicos y de ciclos de vida que han sido explicados empleando gracias a ellas.

Su aplicación tiene profundas raíces en el tiempo y su uso ha sido asociado con estudios donde la variable a explicar puede ser el tamaño de un organismo o, en nuestro

caso, la producción de presas, la cual puede ser limitante de la estructura ecosistémica (Hatton *et al.*, 2015; Marquet *et al.*, 2005). No obstante, el hecho de incluir un amplio número de especies en un estudio y que se puedan presentar variaciones poblacionales implica que el modelo no explique dichas situaciones con solo dos ecuaciones diferenciales, si bien se centra en unos coeficientes clave y otorga una perspectiva general a la pregunta de qué puede estar cambiando las comunidades de presas y predadores (Hatton *et al.*, 2015).

Respecto al modelo se parte de que, en el **estado estacionario** ( $H^*$ ,  $C^*$ ), la variación tanto de predadores como de presas será nula ( $dH/dt = dC/dt = 0$ ) y la producción de presas será equivalente a la disminución de presas ( $rH^{*k} = qC^*H^*$ ), tal y como se refleja a continuación:

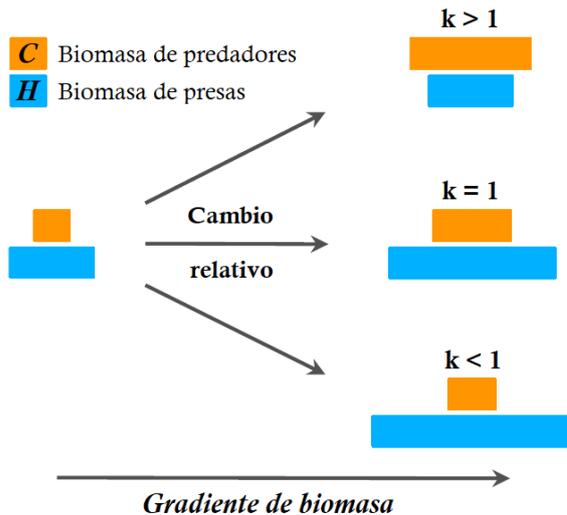
$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = rH^k - qCH \\ \frac{dC}{dt} = gqCH - mC \end{cases} \xrightarrow{\text{Estado estacionario:}} \begin{cases} 0 = rH^{*k} - qC^*H^* \\ 0 = gqC^*H^* - mC^* \end{cases}$$

Así, las ecuaciones pueden ser modificadas para obtener la siguiente expresión:

$$\begin{cases} qC^*H^* = rH^{*k} \\ qC^*H^* = \frac{mC^*}{g} \end{cases} \longrightarrow rH^{*k} = \frac{mC^*}{g} \longrightarrow C^* = \frac{rg}{m} H^{*k}$$

Aquí tenemos una ley de potencia donde  $rg/m$  constituye una constante definida por Hatton y colaboradores como el coeficiente predador-presa ( $c = rg/m$ ). Aplicando logaritmo a ambos miembros de la ecuación podemos obtener la pendiente  $k$  a partir de  **$\log C^* = k \cdot \log H^* + \log c$** .

Partiendo de esto, las pirámides de biomasa podrían denotarse como se refleja en la **Figura 3**. En un gradiente que contenga ecosistemas de menor a mayor biomasa (tanto de predadores como de presas), cuando se observa que  $k > 1$ , la densidad de biomasa de predadores será proporcionalmente mayor respecto a la de presas. Si, por el contrario,  $k < 1$ , la densidad de biomasa de presas será proporcionalmente mayor que la de predadores.



**Figura 3:** Pirámides ecológicas en las que se representa la biomasa de presas y predadores. La escala sublineal en un gradiente de biomasa, de acuerdo con *Hatton et al.*, (2015) es la más representativa para los ecosistemas estudiados.

En definitiva, en sistemas próximos al estado estacionario se asume una escala de proporción predador-presa sublineal y, en ausencia de predadores, las presas aumentarían asintóticamente si hay alimento. Sin embargo, se debería comprobar la estabilidad del patrón aun cuando las relaciones de biomasa predador-presa y producción-biomasa de presas son similares, ya que existe la doble posibilidad de que haya controles tanto ascendentes (presas condicionan la comunidad de predadores) como descendentes (interferencias entre predadores o enfermedades (*Grange et al.*, 2006)).

En cuanto a los valores de los coeficientes, y para que las comparaciones sean posibles entre el modelo con el exponente  $k = 1$  (Lotka-Volterra clásico) y la variante de *Hatton et al.*, se presenta a continuación el contexto explicativo que dará pie a ciertos argumentos en las conclusiones presentes en este trabajo:

- El **coeficiente de producción de presas** ( $r$ ) es el cociente de la producción máxima del promedio de presas ( $p_H$ ) entre la masa corporal media de la comunidad de presas ( $\overline{b_H}$ ), multiplicado por el valor de biomasa mínima de presas del conjunto de ecosistemas estudiado, donde se asume que la producción es álgida ( $B_{min}$ ) y elevada a  $1 - k$  por las modificaciones pertinentes. Por consiguiente,  $r = \frac{p_H}{\overline{b_H}} \cdot B_{min}^{1-k}$ . Las unidades del coeficiente son  $\text{kg}^{1-k}/\text{día}$  y en el caso de la sabana africana, vale  $0.0028 \text{ kg}^{1-k}/\text{día}$ .
- Del mismo modo, el **coeficiente de eficiencia de crecimiento de predadores** ( $g$ ) proviene de considerar que el consumo total es el consumo llevado a cabo por el predador promedio ( $v$ ), multiplicado por el número total de individuos de la comunidad de predadores ( $N_C$ ), y que la producción de la comunidad de

predadores es la producción individual de los predadores ( $p_c$ ) multiplicada por el número de individuos. Así, la eficiencia de crecimiento de predadores es el *ratio* de la producción individual media respecto al consumo, esto es  $g = p_c/v$ . A diferencia de  $r$ , este coeficiente es adimensional y estimado para la sabana africana como 0.0085.

- La **tasa de mortalidad de predadores** se obtuvo mediante la inversa del promedio de la esperanza de vida de los predadores (EP) en la naturaleza (i. e.  $m = 1/EP$ ). Teniendo como unidad de medida día<sup>-1</sup>, su valor estimado fue 0.00023.
- En cuanto a la **fuerza de interacción trófica**,  $q$ , cabe destacar que no es estrictamente necesaria para explicar la relación de biomasa de predadores respecto a la biomasa de presas o la de producción de la comunidad de presas respecto a la biomasa de la misma. Por desgracia no es del todo entendida, ya que los predadores y las presas parecen obtener menores biomásas en equilibrio con menores  $q$  aun cuando la fuerza de interacción trófica disminuye con mayores densidades de biomasa. Esto se ha contrastado con datos empíricos (*Hatton et al.*, 2015).

### 3.2. INTEGRACIÓN DE SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES, OBTENCIÓN DE ISOCLINAS Y ESTADOS ESTACIONARIOS:

Por medio del **código elaborado en el software SageMath** por uno de los tutores del trabajo se estableció la incorporación del sistema de ecuaciones diferenciales Lotka-Volterra generalizado (González-Alcón, 2017). Dicha plataforma permite resolver numéricamente el SED (ordinarias y de primer orden) estableciendo los valores iniciales. Este editable permite definir los valores de los **coeficientes** asociados a las presas y los predadores, los valores iniciales de densidad de biomasa ( $H_0$  y  $C_0$ ) y el horizonte temporal que, recordemos, al ser un sistema autónomo, las derivadas no dependen del tiempo, para obtener la dinámica del sistema. Además, se pueden obtener el **campo de direcciones con la representación gráfica de las isoclinas** del SED. Las isoclinas de color azul corresponden a las presas y las de color naranja a los predadores; el **plano fase** en que, partiendo de un punto inicial ( $H_0, C_0$ ), muestra las trayectorias de los pares de valores de biomasa presa-predador tal como varían en un **transcurso del tiempo**. Un punto grueso verde marcará el punto inicial, y el **gráfico** que muestra las curvas solución en función de la variable independiente tiempo. En el eje  $X$  se representa al tiempo mientras que en el eje  $Y$  se representa a la biomasa de ambas comunidades.

Los **valores asumidos** para las comparaciones cuando  $k = 1$ , para  $r, g, m, q$  es **0.5**. Este se variará entre 0.3 y 0.7 para observar cómo la modificación de los distintos coeficientes afecta al sistema, a las isoclinas y a la localización del estado estacionario en el plano fase. El tiempo fijado fue  $t = 150$  y  $H_0 = 4$  y  $C_0 = 3$ . En el cuadro superior derecho en los campos de direcciones se designará tanto el cambio realizado como el nuevo **estado estacionario (Ee.)** mediante el par de valores de biomasa ( $H^*, C^*$ ) que lo caracteriza y que fue obtenido como se especifica más adelante.

En cuanto a los rangos de valores de los coeficientes y el exponente  $k$  conviene recordar lo siguiente:

- Los **valores para la sabana** africana ( $r = 0.0028 \text{ kg}^{1-k}/\text{día}$ ,  $g = 0.0085$ ,  $m = 0.00023 \text{ día}^{-1}$ ).
- **Fuerza de interacción trófica:** Consideramos que el **coeficiente  $q$  está presente en ambas ecuaciones**, condicionando el mantenimiento de la población de predadores y la disminución de presas. **Este coeficiente no tiene porqué**

**expresar una probabilidad**, ya que es el costo que la interacción supone en términos de biomasa para ambas comunidades.

- **k**: Teniendo en cuenta los valores del exponente en el artículo propondremos un rango de valores que irá **desde 0.60 hasta 1.30**, haciendo especial énfasis en los valores próximos a **1** y a **0.73**.

Se hallarán también los valores de biomasa de  $H^*$  y  $C^*$  pudiendo establecer así el punto fijo y otorgar una visión más clarificadora del comportamiento del sistema a lo largo de las isoclinas. De acuerdo con el modelo clásico de Lotka-Volterra, en el estado estacionario ( $\frac{dH}{dt} = \frac{dC}{dt} = 0$ ), los distintos valores de equilibrio de  $H$  y  $C$  (recordemos,  $H^*$  y  $C^*$ ) vienen dados por:

**En la ecuación de presas, obtendríamos  $C^*$ :**

$$\frac{dH}{dt} = rH^* - qC^*H^* \rightarrow 0 = rH^* - qC^*H^* \rightarrow rH^* = qC^*H^* \rightarrow \frac{r}{q} = C^*$$

**En la ecuación de predadores, aplicando el despeje anterior, obtendríamos  $H^*$ :**

$$\frac{dC}{dt} = gqC^*H^* - mC^* \rightarrow 0 = gq\frac{r}{q}H^* - m\frac{r}{q} \rightarrow \frac{m}{q} = gH^* \rightarrow \frac{m}{gq} = H^*$$

Asimismo, las isoclinas a definir para la comunidad de presas serían obtenidas haciendo nulas las ecuaciones del sistema y para ambos casos aplicando factor común. El desglose de la factorización llevaría a su determinación:

$$rH - qCH = 0 \rightarrow H(r - qC) = 0$$

Tendríamos aquí dos isoclinas, una compuesta por  $H = 0$  y otra por  $C = r/q$ .

En el caso de los predadores:

$$gqCH - mC = 0 \rightarrow C(gqH - m) = 0$$

Por tanto, las isoclinas serían  $C = 0$  y  $H = m/gq$ .

Ahora bien, cuando se considera al exponente  $k$  como un parámetro del modelo, la obtención de los valores de biomasa que conforman el estado estacionario para unos coeficientes concretos difiere del caso anterior, tal y como cabría esperar:

**Repitiendo el proceso en la ecuación de predadores, para  $H^*$ :**

$$gqC^*H^* - mC^* = 0 \rightarrow gqC^*H^* = mC^* \rightarrow gqH^* = m \rightarrow H^* = \frac{m}{gq}$$

**En la ecuación de presas, para  $C^*$ :**

$$rH^{*k} - qC^*H^* = 0 \rightarrow rH^{*k} = qC^*H^* \rightarrow C^* = rH^{*k}/qH^* \rightarrow \mathbf{C^* = \frac{r}{q}H^{*k-1}}$$

Respecto a las isoclinas, si bien se mantiene la obtención de las mismas para los predadores ( $\mathbf{C = 0}$  y  $\mathbf{H = m/gq}$ ), no sucede del mismo modo para las presas:

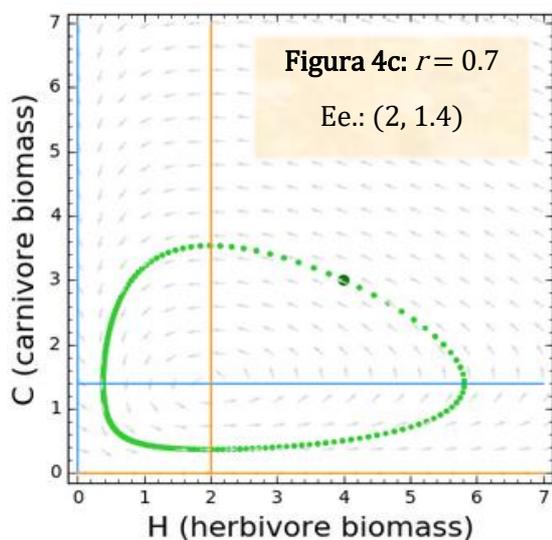
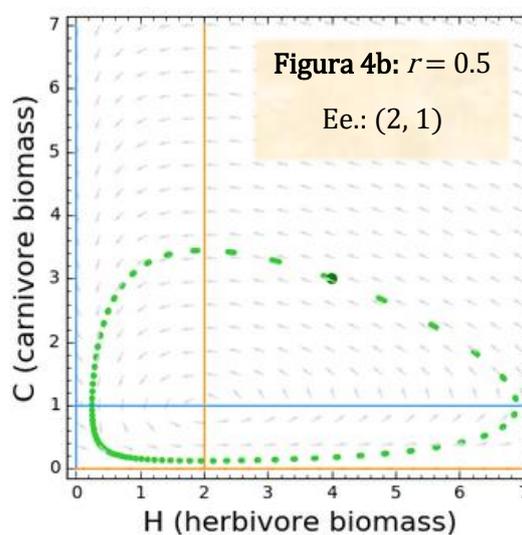
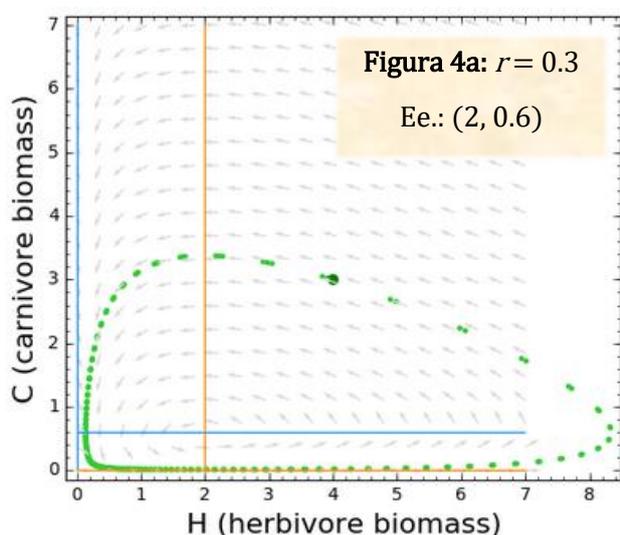
$$rH^{*k} - qC^*H^* = 0 \rightarrow H^{*k}(r - qC^*H^{*1-k}) = 0$$

Así, las isoclinas serán  $H^{*k} = 0 \rightarrow \mathbf{H^* = 0}$  y  $C^*H^{*1-k} = \frac{r}{q} \rightarrow \mathbf{C^* = \frac{r}{q}H^{*1-k}}$

## 4. Resultados y discusión:

### 4.1. RESULTADOS DE LA VERSIÓN CLÁSICA DEL MODELO LOTKA-VOLTERRA:

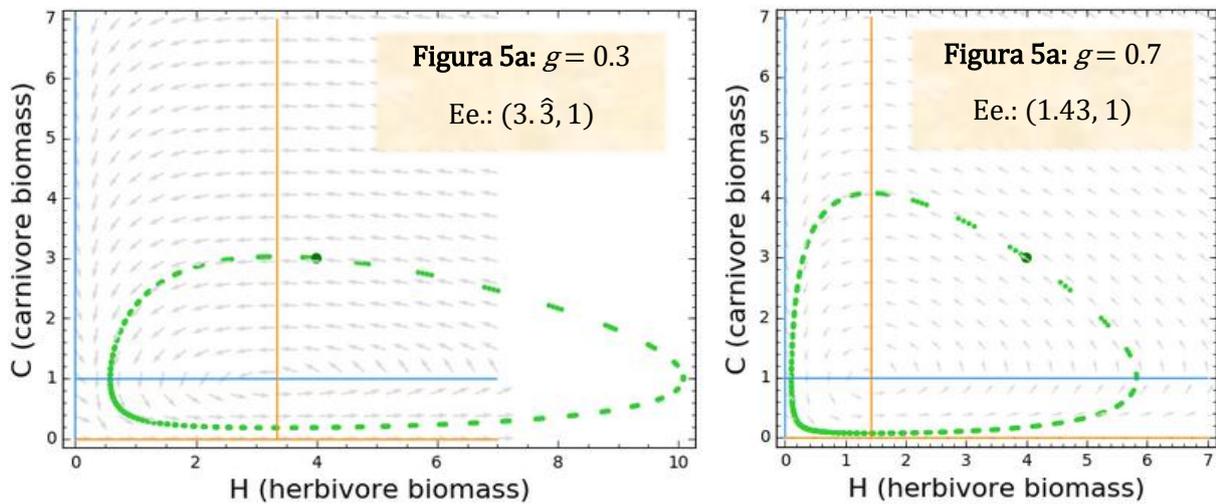
**Coefficiente de producción de presas ( $r$ ).** Se observa que a medida que  $r$  aumenta, las órbitas se alejan de la fuente, mostrando una menor cercanía a la extinción por parte de ambas comunidades (Figura 4 a-c). El aumento del valor del coeficiente provoca que la isoclina no nula asociada a los predadores ( $C = r/q$ ) aumente y que en el estado estacionario se tenga un mayor valor de  $C^*$  en comparación con los sistemas con  $r$  bajos. Se trata de una respuesta contraintuitiva ya que, al incrementarse la producción de presas, se esperaría un aumento de la proporción de  $H$  respecto a  $C$ , pero los valores del estado estacionario indican lo contrario.



#### Isoclinas observadas:

- **Para Figura 4a) Presas:**  $H = 0, C = 0.6$ ;  
**Predadores:**  $C^* = 0, H^* = 2$ .
- **Para Figura 4b) Presas:**  $H^* = 0, C^* = 1$ ;  
**Predadores:**  $C^* = 0, H^* = 2$ .
- **Para Figura 4c) Presas:**  $H^* = 0, C^* = 1.4$ ;  
**Predadores:**  $C^* = 0, H^* = 2$ .

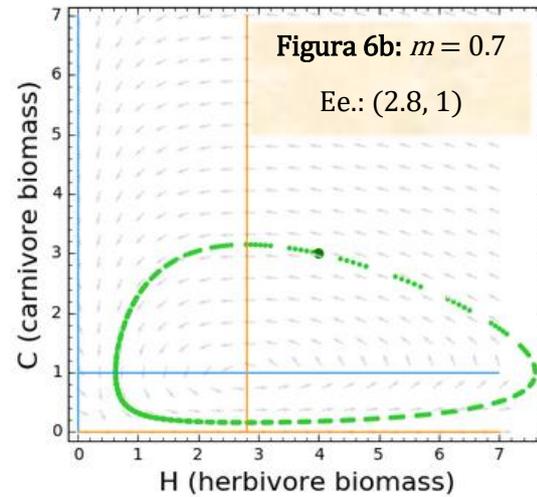
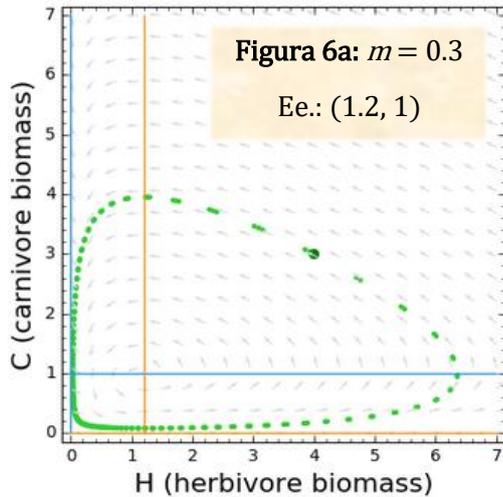
**Coefficiente de eficiencia de crecimiento de predadores ( $g$ ).** En el plano fase, las trayectorias describen unas órbitas que, conforme aumenta  $g$ , van estrechándose en amplitud respecto al eje de presas (eje de ordenadas) y haciéndose mayores respecto al eje de predadores (eje de abscisas). Como caso neutro, recordaremos la Figura 4b (**caso estándar**, donde todos los coeficientes salvo el exponente  $k$  valen 0.5 y que es nuestro caso de referencia entre todos los escenarios simulados). Si bien es cierto que la proporción de presas respecto a predadores no es tan grande conforme se aumenta  $g$ , este aumento demográfico de predadores ocasiona una variación de la densidad de biomasa próxima en el plano fase a las nulclinas y, por ello, la extinción por parte de ambas comunidades, como bien se observa en la Figura 5a-b.



**Isoclinas observadas:**

- **Para Figura 5a) Presas:**  $H^* = 0, C^* = 1$ ; **Predadores:**  $H^* = 3.3, C^* = 0$ .
- **Para Figura 5b) Presas:**  $H^* = 0, C^* = 1$ ; **Predadores:**  $H^* = 1.43, C^* = 0$ .

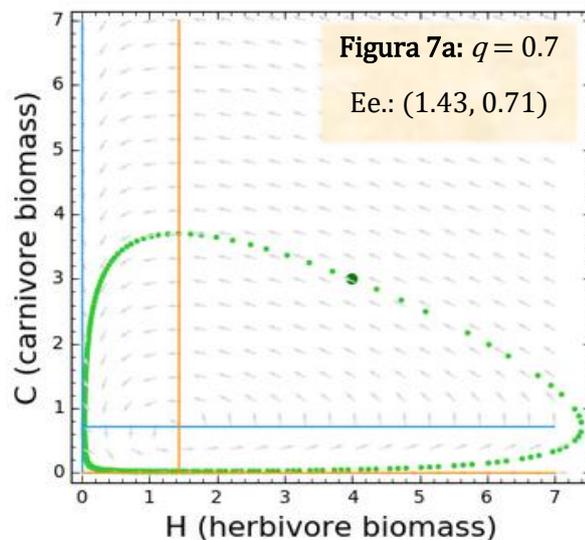
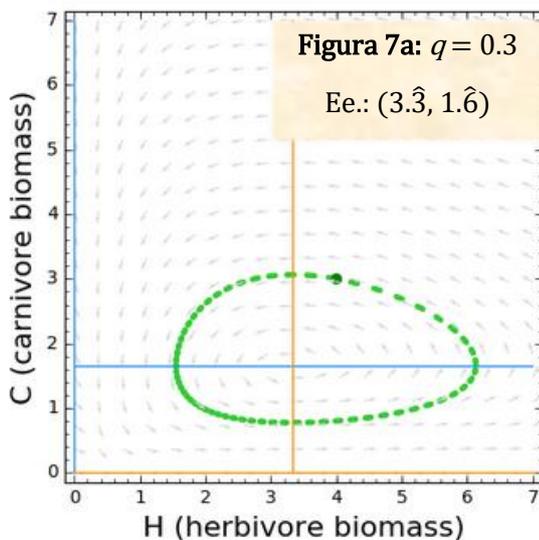
**Coefficiente de mortalidad de predadores ( $m$ ).** Cuanto mayores son los valores que toma esta tasa, mayor es la proximidad a la extinción por parte de la población de predadores. No obstante, el consecutivo aumento de la densidad de biomasa de las presas en esta situación por falta de predación se solaparía con un aumento de la densidad de biomasa de los predadores. La tasa de mortalidad hace que la isoclina no nula de carnívoros varía proporcionalmente (ver en Figura 6a-b). No se llega a la mortalidad completa y depende de las unidades en las que la biomasa de presas y predadores sea especificada, pero podrían llegar a la extinción con bastante facilidad si se da un evento disruptivo que evite la recuperación de la población de predadores (Figura 6b).



**Isoclinas observadas:**

- *Para Figura 6a) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 1$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 1.2$ .
- *Para Figura 6b) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 1$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 2.8$ .

**Coefficiente de fuerza de interacción trófica ( $q$ ).** Conforme este coeficiente aumenta, se propicia la extinción de ambas poblaciones pues la abundancia de presas a las que depredar conllevaría a una explosión demográfica de predadores que, eventualmente, diezmaría a las presas. Para 0.7 y valores superiores la extinción no se da matemáticamente, pero cualquier evento podría provocar en la naturaleza la extinción de ambas comunidades. A bajos valores de  $q$  las órbitas descritas muestran un alejamiento de las isoclinas nulas para  $H$  y  $C$ .

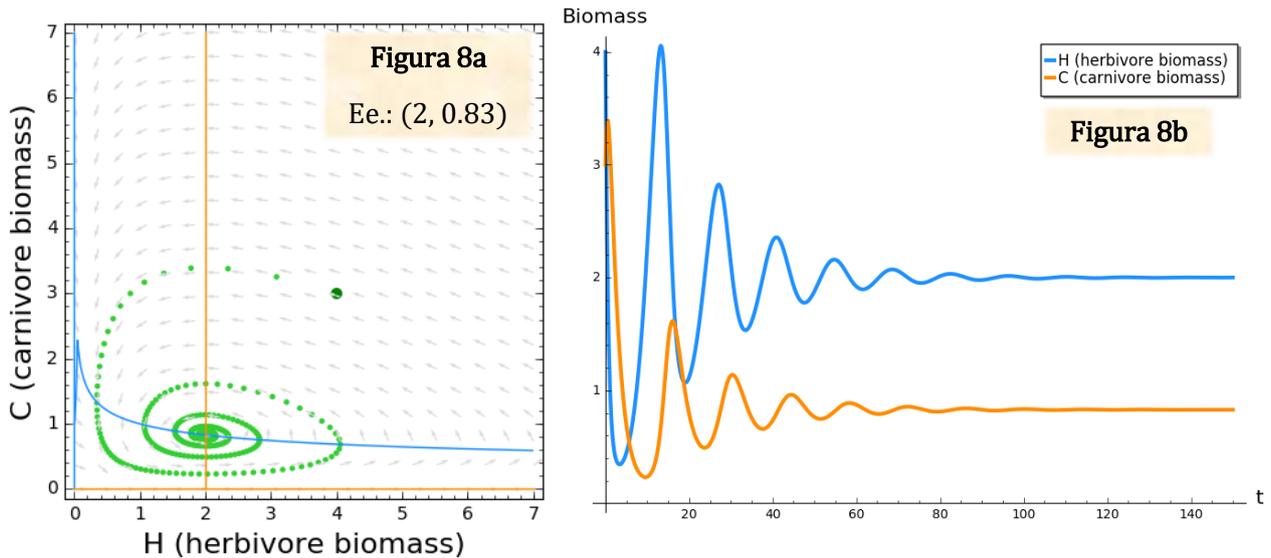


**Isoclinas observadas:**

- *Para Figura 7a) Presas:*  $H = 0, C = 1.6̂$ ; *Predadores:*  $C = 0, H = 3.3̂$ .
- *Para Figura 7b) Presas:*  $H = 0, C = 0.71$ ; *Predadores:*  $C = 0, H = 1.43$ .

#### 4.2. RESULTADOS DEL MODELO ADAPTADO DE HATTON Y COLABORADORES:

En vez de tener fijado al exponente  $k$  como  $k = 1$ , esta vez se tendrá fijado como  $k = 0.73$ , y se realizarán las consideraciones oportunas para el resto de coeficientes. No obstante, los valores expuestos en el marco metodológico no serán implementados pues debido a que estos varían dependiendo de los ecosistemas involucrados es conveniente hacer consideraciones generales. Finalmente, se variará el valor del exponente  $k$  para ver qué promueven estos cambios en el modelo.

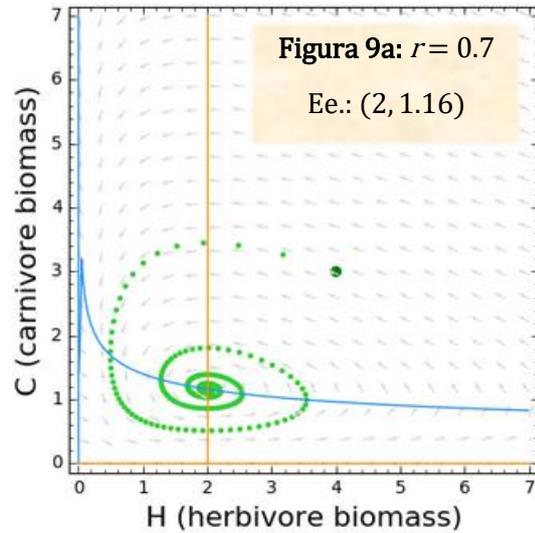
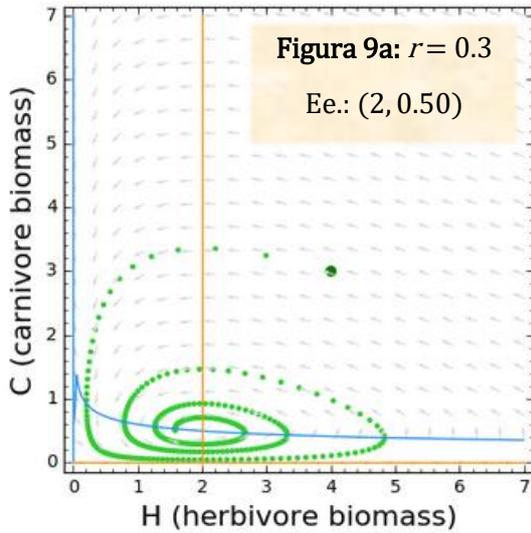


**Figura 8.a-b:** Caso estándar para las comparaciones en la variante del modelo Lotka-Volterra ( $r, g, m, q = 0.5; k = 0.73$ ). Al aplicar el exponente  $k$  con el mismo valor que el artículo sugiere como extensible a gran parte de los ecosistemas, el sistema adopta una situación en la que se establece un equilibrio en forma de espiral estable (Figura 8a). Se alcanza el estado estacionario tras cierto tiempo, y las fluctuaciones de biomasa de tanto predadores como presas se hacen nulas (Figura 8b).

#### Isoclinas observadas:

- *Para Figura 8a) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 1,21$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 2$ .

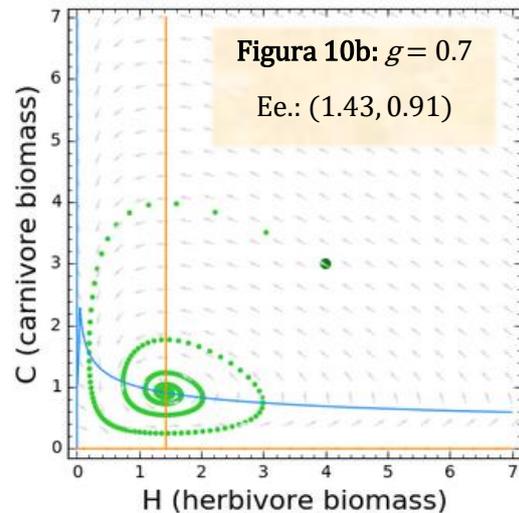
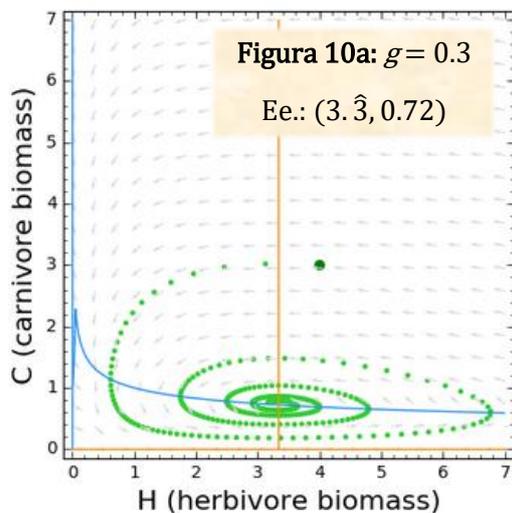
**Coefficiente de producción de presas ( $r$ ).** Al aplicar los valores de  $r = 0.3$  y  $r = 0.7$  (Figura 9a-b) distinguimos una notable diferencia ante ambos escenarios. Mientras que a menor  $r$  hay cambios de trayectoria más lentos para alcanzar el estado estacionario, al aumentar este coeficiente se adquiere con más rapidez (los puntos de la figura 9b se encuentran en bastante menor cantidad que en la figura 9a). Además, la isoclina no nula de presas se eleva con esta variación, tal y como se veía en la versión original (Figuras 4a-c).



**Isoclinas observadas:**

- *Para Figura 9a) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 0.72$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 2$ .
- *Para Figura 9b) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 1.69$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 2$ .

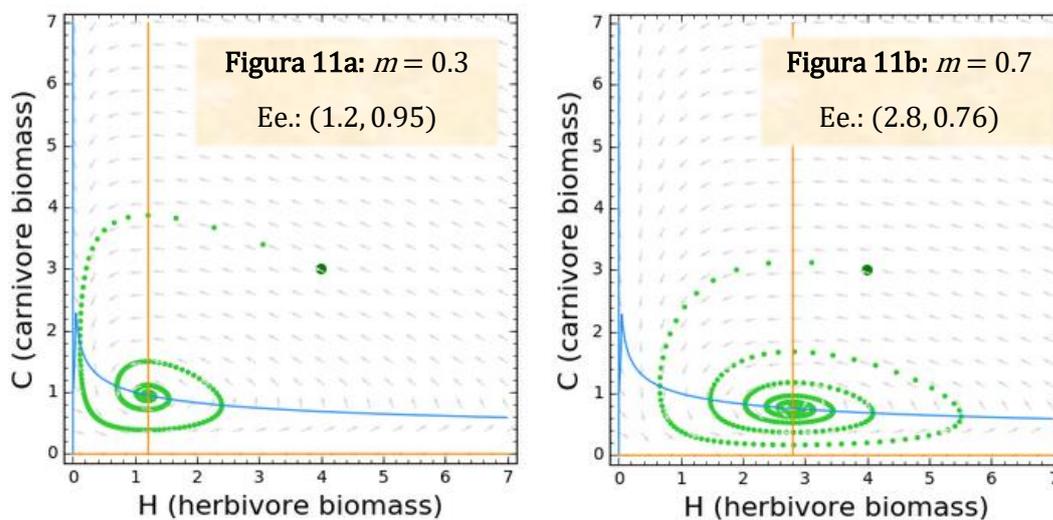
**Coefficiente de eficiencia de crecimiento de predadores ( $g$ ).** que este coeficiente aumente en magnitud implica que mueran predadores por escasez de alimento, pero su densidad de biomasa consigue recuperarse. Esto podría ser una de las razones por las que se aproxima con mayor rapidez al estado estacionario (ver densidad de puntos en las trayectorias del plano de fase de Figura 10b). Como también se refleja en la versión original, en este modelo, a menores  $g$ , mayor amplitud respecto al eje de las presas.



**Isoclinas observadas:**

- *Para Figura 10a) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 1.38$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 3, \hat{3}$ .
- *Para Figura 10b) Presas:*  $H^* = 0, C^* = 1.10$ ; *Predadores:*  $C^* = 0, H^* = 1.43$ .

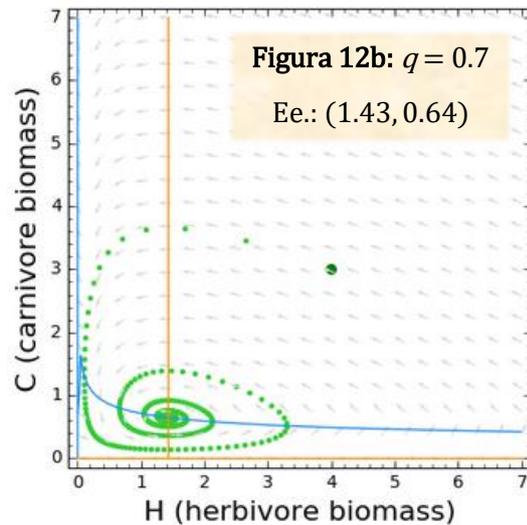
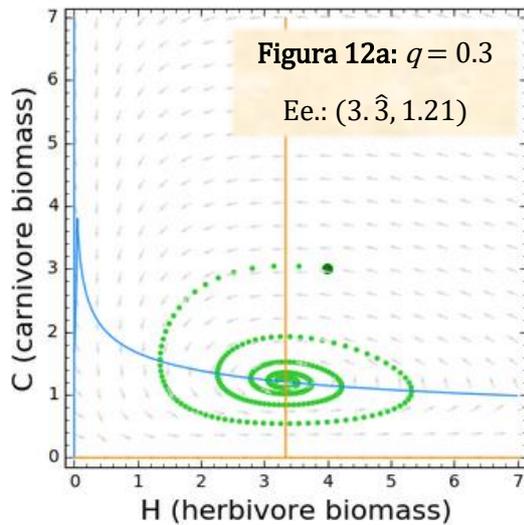
**Coefficiente de mortalidad de predadores ( $m$ ).** Como cabría esperar, de acuerdo con esta variante del modelo, a menores tasas de mortalidad, mayor proximidad a la extinción por parte de la comunidad de presas. No obstante, parece que, si se salvase esa cercanía a la extinción el sistema podría alcanzar, paulatinamente y sin muchas variaciones en la proporción predador-presa, el estado estacionario (Figura 11a). En el caso de un aumento de la tasa de mortalidad tendríamos un escenario compensatorio pues, al morir una cantidad considerable de predadores, las presas estarían en mayor abundancia, lo que causaría un aumento en la población de predadores y, tras bastantes generaciones, alcanzaría el equilibrio (Figura 11b).



**Isoclinas observadas:**

- **Para Figura 11a)** Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.05$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 1.2$ .
- **Para Figura 11b)** Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.32$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2.8$ .

**Coefficiente de fuerza de interacción trófica ( $q$ ).** Al disminuir la fuerza de interacción trófica respecto al caso estándar, tal y como ocurría en la versión original, hay menos peligro de extinción de las comunidades, y el sistema tras pasar varias generaciones consigue alcanzar el estado estacionario (Figura 12a). A mayores valores de  $q$ , la posibilidad de que alguna de las dos comunidades se extinga parece ser superior de acuerdo con las trayectorias, pero se podría alcanzar el equilibrio en términos matemáticos (Figura 12b).

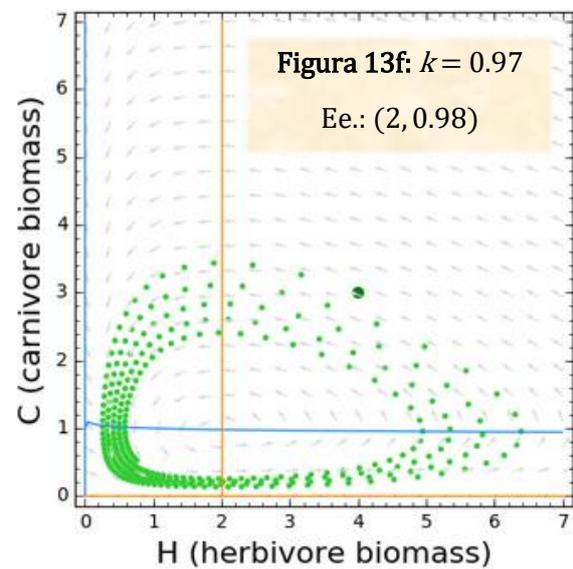
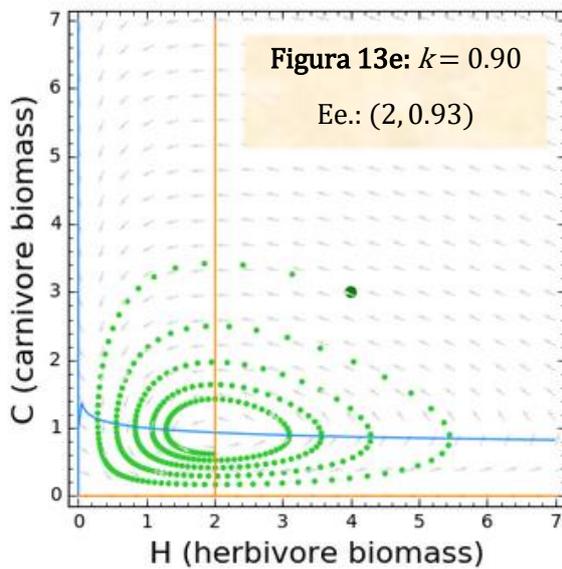
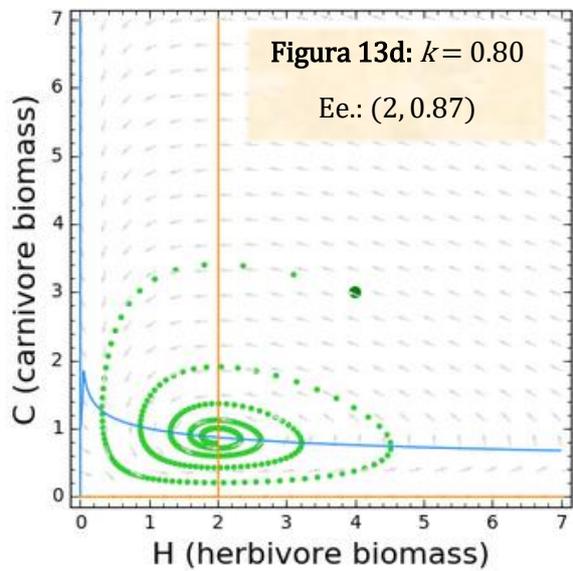
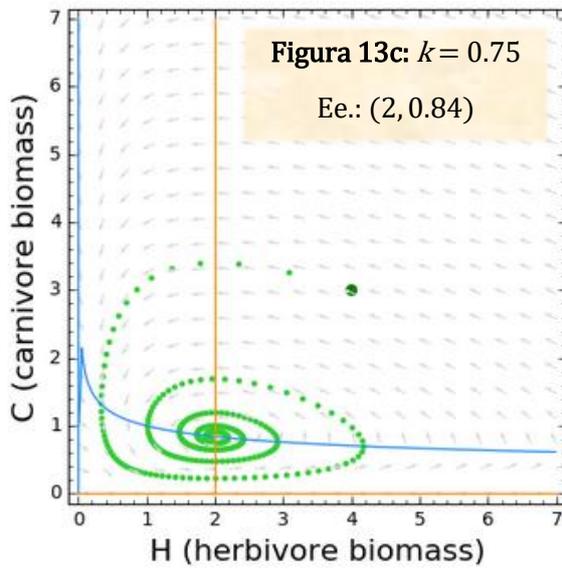
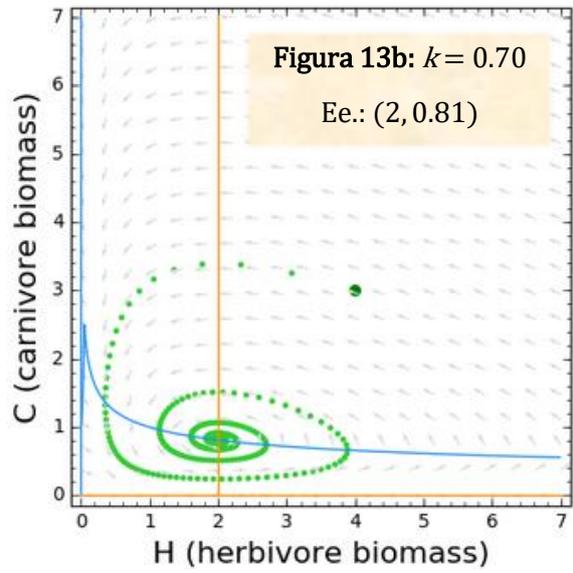
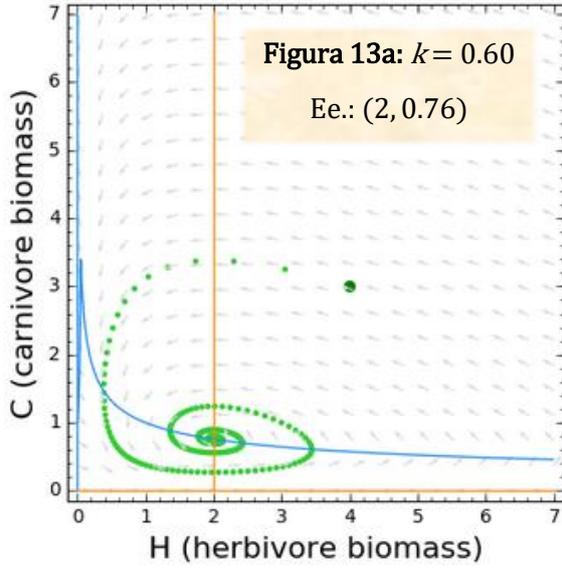


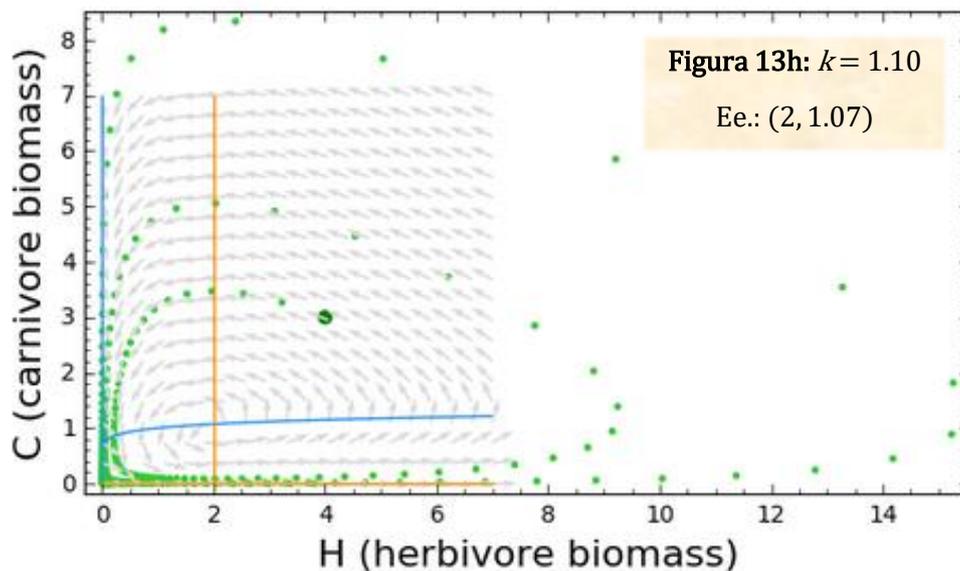
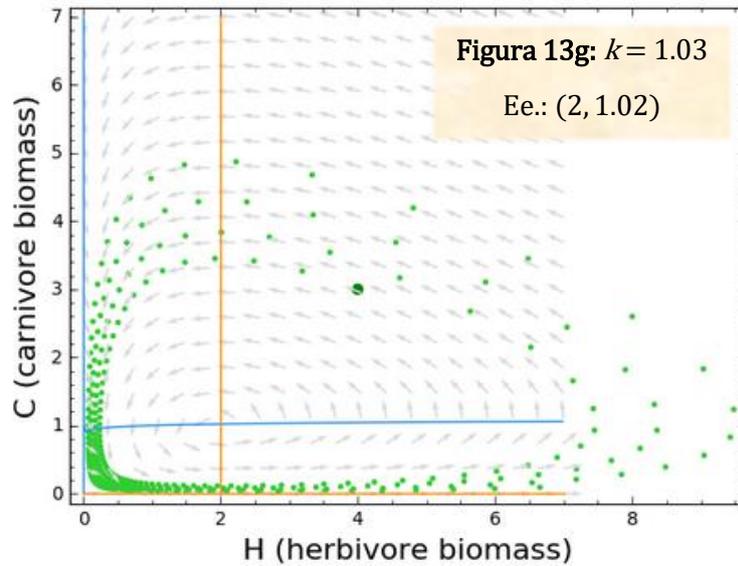
**Isoclinas observadas:**

- **Para Figura 12a) Presas:**  $H^* = 0, C^* = 2.29$ ; **Predadores:**  $C^* = 0, H^* = 3.\hat{3}$ .
- **Para Figura 12b) Presas:**  $H^* = 0, C^* = 0.79$ ; **Predadores:**  $C^* = 0, H^* = 1.43$ .

**Exponente  $k$ .** Se estudió para valores de los coeficientes del modelo de 0.5, cómo se comporta el sistema aplicando para los siguientes valores de  $k$ : 0.60, 0.70, 0.75, 0.80, 0.90, 0.97, 1.03, y 1.10 (Figuras 13a-b-c-d-e-f-g-h, respectivamente). De 0.60 a 0.97 (Figuras 13a-f) tenemos escalas sublineales, que de acuerdo con los resultados tienden al equilibrio y describen una espiral estable. De 1.03 a 1.10 (Figuras 13g-h) se establece una espiral inestable que conduce al sistema a la extinción de ambas comunidades y se producen oscilaciones en amplios periodos de tiempo además de una alta densidad de biomasa.

Es posible que los SED adopten ciclos límite, que consisten en que el sistema adquiere una solución periódica. Esto se puede contrastar estableciendo como punto  $(H_0, C_0)$  un par de valores que sean elevados y estudiar las trayectorias en el plano fase (para el caso de la espiral estable) o un par de valores muy próximos al estado estacionario (para el caso de la espiral inestable); se comprobó que no había un ciclo límite para ninguno de los dos escenarios propuestos.





**Isoclinas observadas:**

- *Para Figura 13a) Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.32$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13b) Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.23$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13c) Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.19$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13d) Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.15$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13e) Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.07$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13f) Presas:  $H^* = 0, C^* = 1.02$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13g) Presas:  $H^* = 0, C^* = 0.98$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*
- *Para Figura 13h) Presas:  $H^* = 0, C^* = 0.93$ ; Predadores:  $C^* = 0, H^* = 2$ .*

## 5. Conclusiones:

Si bien en el modelo Lotka-Volterra, como todo (buen) modelo supone la simplificación de la realidad (e.g.: asumir como un aumento exponencial de las presas en ausencia de los predadores, la inexistencia de competencia entre predadores o no considerar la disponibilidad de alimento para las presas como factor limitante), este permite dilucidar y comprender cómo afectan varios factores claves (representados en el modelo por los coeficientes del mismo) a las poblaciones de presas y predadores y sirve de base para la realización de análisis más extensos, imposibles sin la herramienta que supone el modelo.

En cualquier caso, si se desea ir más allá en el análisis de los ecosistemas en los que se dan interacciones predador-presa y avanzar hacia una predicción rigurosa de las dinámicas predador-presa, es necesario extender el modelo original y combinarlo con la utilización de métodos de estimación de los parámetros del mismo (los coeficientes), la determinación de los estados del equilibrio y el análisis de estabilidad de los mismos.

En este estudio hemos examinado la influencia de los parámetros del sistema sobre la evolución de las dos poblaciones consideradas. En el caso de la versión original del modelo Lotka-Volterra las conclusiones obtenidas son las siguientes:

- Para  $r$ : Se observa que al aumentar la producción de presas el valor de  $C^*$  es mayor. Este comportamiento resulta contraintuitivo, ya que no parece lógico que al no generarse más  $H$  aumenta su proporción respecto a  $C$ .
- Para  $g$ : Se ha detectado que cuando la eficiencia de crecimiento de predadores es menor aumenta la población de presas y de la de predadores. Sin embargo, cuando este coeficiente aumenta el riesgo de extinción se hace mayor para ambas comunidades.
- Para  $m$ : El aumento de  $m$  hace que la isoclina no nula de predadores aumente y aunque no se llega a la situación de extinción, en estas condiciones cualquier evento disruptivo podría ocasionarla. Si las tasas de mortalidad son bajas, ambas comunidades ( $H$  y  $C$ ) tienden a la desaparición.
- Para  $q$ : Esta magnitud disminuye con la disponibilidad de recursos. Pero para valores altos de biomasa su incremento provoca un aumento brusco de presas y una caída en la de predadores para, posteriormente, una predación masiva debida a la disponibilidad de alimento que diezmaría a las presas.

Cuando analizamos las dinámicas del sistema en torno a los estados de equilibrio mediante la versión refinada del modelo (*Hatton et al.*, 2015) para distintos escenarios definidos por los valores de  $k$  (escala sublineal:  $k = 0.73$ ;  $k < 1$ ), se observó que:

- Para  $r$ : Al incrementar esta magnitud se produce un aumento de la isoclina no nula asociada a la población de presas y se alcanza el estado estacionario más rápidamente.
- Para  $g$ : Cuanto mayor es su valor, mayor es inicialmente la tasa de depredación, situación que provoca posteriormente una caída en la población de estos (al escasear las presas). En estas condiciones si la población de predadores sobrevive, se alcanza rápidamente el estado estacionario.
- Para  $m$ : En este caso una elevada mortalidad de los predadores da lugar a una situación en la que las presas son más abundantes junto con una gran variabilidad en la proporción predador-presa.
- Para  $q$ : La disminución de  $q$  viene asociada con un menor peligro de extinción de ambas comunidades y alcanzar un estado estacionario. Este estado estacionario tarda más en alcanzarse cuando la intensidad de la interacción trófica es mayor.
- Para  $k$ : En escalas sublineales (valores de  $k = 0.60, 0.70, 0.75, 0.80$ ) el sistema alcanza el estado estacionario a través de oscilaciones amortiguadas (espiral estable). Pero cuando el valor de  $k > 1$  el sistema alcanza un estado estacionario inestable (espiral inestable) que eventualmente conduce a ambas comunidades a la desaparición. Se constató la ausencia de ciclos límites (oscilaciones sostenidas de ambas poblaciones).

## Conclusions:

Even though the Lotka-Volterra model, like any good model, suppose the simplification of reality (e.g. assuming a prey exponential growth in absence of predators, the competition between predators' non-existence, or don't consider the prey food availability as limiting factor), it allows to elucidate and understand how several key factors (represented in the model by its coefficients) affect to the prey and predator populations and stand as basis for the realization and more extensive analysis, impossible without the tool that the model implies.

In any case, if we want to go further in the ecosystems' analysis which have predator-prey interactions and advance towards to a rigorous prediction of the predator-prey dynamics, extending the original model and combining it with the utilization of coefficients' estimation methods, the determination of the equilibrium states and the stability analysis of the same ones are necessary decisions.

In this survey, we have examined the influence of the system parameters into the considered populations' evolution. For the original version of the Lotka-Volterra model the obtained conclusions are as follows:

- For  $r$ : It is observed that the increase of the prey production leads to a higher value of  $C^*$ . This behaviour is counterintuitive due to it does not seem logic that the no generation of more  $H$  carries an increase of its *ratio* to  $C$ .
- For  $g$ : A diminishment of the predator growth efficiency offers an increase of both prey and predator's populations. Nevertheless, when this coefficient rises up the risk for both communities of extinction is higher.
- For  $m$ : The increase of  $m$  makes the non-null isocline of carnivores' augment and even though the extinction case is not showed, any disruptive event could cause it under these conditions. With low mortality rates, both communities ( $H$  and  $C$ ) tend to disappearance.
- Para  $q$ : This measurement diminishes with the means availability. But for higher values of biomass its increase provokes an abrupt rise of the prey population and a decrease in the predator's for, subsequently, a massive predation due to the food availability that would decimate the preys.

When the system dynamics around the equilibrium states with the refined version of the model (*Hatton et al.*, 2015) for several scenarios defined by the  $k$  values (sublinear scale:  $k = 0.73$ ;  $k < 1$ ), it was noticed that:

- For  $r$ : increasing it leads to a rise of the non-null isocline of prey's value and a temporary shorter steady state acquisition.
- For  $g$ : the higher its value, the greater the initial predation rate, situation that later leads to a reduction of its population (with prey shortage). In those conditions, if the predator population survives, it reaches faster the steady state.
- For  $m$ : in this case a higher predator mortality entails a scenario where the preys are encountered with more abundance and a higher variability of the predator-prey ratio.
- For  $q$ : its diminishment produces a minor danger of extinction of the communities and, consequently, reaching the equilibrium. When the intensity of the trophic interaction strength is higher, the steady state would take longer to be achieved.
- For  $k$ : at sublinear scales, specially at  $k = 0.60, 0.70, 0.75$  and  $0.80$ , the system reaches the steady state through muffled oscillations (stable spiral). However, when the  $k$  value overpasses 1 the system reaches an unstable steady state (unstable spiral) that, eventually, would conduce both populations to disappearance. The absence of limit cycles (sustained oscillations of both populations) was verified.

## 6. Bibliografía:

- Antunes, R., Gonzalez, V., y Walsh, K.** 2015. Identification of repetitive processes at steady- and unsteady-state: Transfer function. Researchgate.net [online]. Disponible en: [https://www.researchgate.net/publication/280721552\\_Identification\\_of\\_Repetitive\\_Processes\\_at\\_Steady- and\\_Unsteady-state\\_Transfer\\_Function?channel=doi&linkId=55e2369408aecb1a7cc83683&showFulltext=true](https://www.researchgate.net/publication/280721552_Identification_of_Repetitive_Processes_at_Steady- and_Unsteady-state_Transfer_Function?channel=doi&linkId=55e2369408aecb1a7cc83683&showFulltext=true)
- Berryman, A.** 1992. The Origins and Evolution of Predator-Prey Theory. *Ecology* **73**: 1530-1535.
- Britton, N. F.** 2003. *Essential Mathematical Biology*. Springer-Verlag, London. Pp.: 54-66.
- Chapin III, F. S., Matson, P.A. y Mooney, H. A.** 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Verlag, New York. Pp.: 4-17, 392
- Dobrushkin, V. A.** 2014. *Applied Differential Equations: The Primary Course*. Textbooks in Mathematics. **18**: 13
- González-Alcón, C.** 2017. Sistemas de ecuaciones diferenciales tipo Lotka-Volterra generalizado. Código ejecutable online disponible en: [https://ddv.stic.ull.es/users/cgalcon/public/sistemasLVgeneralizado\\_v2\\_editable.html](https://ddv.stic.ull.es/users/cgalcon/public/sistemasLVgeneralizado_v2_editable.html)
- Grange, S. y Duncan, P.** 2006. Bottom-up and top-down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovinds. *Ecography* **29**: 899-907
- Hatton, I. A., McCann, K. S., Fryxell, J. M., Davies, T. J., Smerlak, M. et al.** 2015. The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science* **349**: 6284 1-12.
- Hoppensteadt, F.** 2006. Predator-prey model. Scholarpedia [online]. Disponible en: [http://www.scholarpedia.org/article/Predator-prey\\_model](http://www.scholarpedia.org/article/Predator-prey_model)
- Khan, A. Q. y Qureshi, M. N.,** 2015. Dynamics of a modified Nicholson-Bailey host-parasitoid model. *Advances in Difference Equations* 2015:**23**
- Ledder, G.** 2013. *Mathematics for Life Sciences*. Springer Science+Business Media, New York.
- Monserrat, A. L., Funes, M. C. y Novaro, A. J.** 2005. Respuesta dietaria de tres rapaces frente a una presa introducida en Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* **78**: 425-439.
- Nykamp, D.Q.** Vector field overview. Math Insight [online]. Disponible en: [http://mathinsight.org/vector\\_field\\_overview](http://mathinsight.org/vector_field_overview)
- Raven, P. H., Berg, L. R. y Hassenzahl, D. M.** 2011. *Environment*, 7th edition. John Wiley and Sons, Inc., United States of America.