

Capítulo 1

Dos Modelos para el Estudio de la Dinámica Poblacional de Peces Tilapia en Condiciones de Cultivo

J. Geiser Villavicencio Pulido¹
Claudia Nila Luévano²
Luis Guerrero Cabrera³

Abstract: Two mathematical models with relevance in aquaculture are showed. In both models a heterogenous fish population is divided into slow growing fish, normal growing fish and finally, fast growing fish. As a result of this variated size composition, social groups are established with a relationship of dominance-subordination type. In this work, a model of bivariate data mixtures obtained from an intensive tilapia culture farm in Loma Bonita, Oaxaca, Mexico was used to find these three groups in function of their length and weight of each fish. In addition, the first model proposed in this paper presents a model with ordinary differential equations with discrete delay which the population is divided into three classes. And the dominance-subordination relationship, in a time interval of length τ , is described through a term of type law of mass action, which allows the existence of periodic solutions of the model. The second model is given by a matrix model classified by states, in which, the transition between the three groups is described, showing that the population structure is maintained over time. An analysis of sensitivity and elasticity shows to which parameters the solutions of the matrix model are more sensitive. Finally, bootstrap distributions are shown for all parameters of the model, as well as confidence intervals for the asymptotic growth rate λ and the continuous growth rate $r = \log(\lambda)$.

Keywords: Competence, discrete delay, bootstrap distribution.

¹j.villavicencio@correo.uam.ler.mx. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Lerma, México

²claudia.nila@gmail.com. Instituto Nacional de Evaluación de la Educación, México

³lguerrero@unpa.edu.mx, lguerrero74c@gmail.com. Universidad del papaloapan, México

Resumen: Presentamos dos modelos matemáticos con aplicación en la acuicultura, donde se supone una población heterogénea de peces con diferentes tasas de crecimiento: peces con un crecimiento lento, peces con un crecimiento normal y peces con un crecimiento acelerado. Esta composición de cohortes dentro de la población, favorece la formación de grupos sociales entre las cuales existe una relación del tipo dominancia-subordinación. Como primer paso, para encontrar estos tres grupos utilizamos un modelo de mezclas bivariadas con los datos de los parámetros peso y longitud, a partir de muestras aleatorias de poblaciones existentes en granjas de cultivo intensivo de tilapia en Loma Bonita, Oaxaca, México. En el primer modelo, propuesto con ecuaciones diferenciales ordinarias y retardo discreto, analizamos la relación de dominancia-subordinación en un intervalo de tiempo de longitud τ , descrito por medio de un término del tipo ley de acción de masas, lo que nos permitió mostrar la existencia de soluciones periódicas del modelo y la coexistencia de las tres clases (cohortes). En el segundo modelo matricial, clasificado por estados, describimos la transición entre las tres cohortes, mostrando que la estructura de población se mantuvo a través del tiempo. Realizamos un análisis de sensibilidad y elasticidades, que mostró cuáles parámetros de las soluciones del modelo matricial, son más sensibles. Finalmente, mostramos distribuciones de bootstrap para todos los parámetros del modelo, además de los intervalos de confianza para la tasa de crecimiento asintótico λ y la tasa de crecimiento continua $r = \log(\lambda)$.

Palabras clave: Competencia, retardo discreto, distribución bootstrap.

1.1 Introducción

En las últimas décadas ha habido un interés creciente por conocer la dinámica poblacional de especies que compiten por los recursos. En ese sentido, se ha puesto la mirada en la modelación matemática, la cual en muchos casos es relevante si se pretende predecir la estructura poblacional de las especies involucradas. Particularmente, el uso de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO's) ha predominado en la construcción de modelos matemáticos. Sin embargo, en algunos casos la naturaleza misma del problema sugiere el uso de otras herramientas matemáticas como pueden ser las ecuaciones diferenciales con retardo, el cual puede ser discreto o continuo, o como pueden ser las ecuaciones en diferencias, las cuales pueden ser lineales o no lineales. Cada una de las herramientas mencionadas anteriormente han sido usadas ampliamente en algunas áreas de la ecología de poblaciones (vea [15]), pero poco exploradas particularmente en acuicultura y pesquerías (vea [13]). En este trabajo se muestran dos modelos matemáticos de naturaleza completamente distintas para estudiar la dinámica de las poblaciones de peces en cultivo, cuya población tiene una estructura de cohortes o grupos diferenciados por edad, longitud y peso. El primer modelo presentado está dado por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias con retardo discreto (vea [14]), el cual muestra resultados numéricos de las soluciones del modelo (1.2.1). Sin embargo, en este trabajo hacemos un análisis exhaustivo del modelo para demostrar la existencia de órbitas periódicas como función del retardo involucrado en el modelo. Por otro lado, en el segundo modelo, planteamos un modelo matricial y exploramos numéricamente el comportamiento de las

soluciones del modelo discreto.

En algunos estudios previos donde se han analizado poblaciones de peces, se ha mostrado que su crecimiento en vida salvaje o en cultivo está afectado directamente por factores externos (disponibilidad de alimentos, densidad de población, presencia de depredadores, competencia, temperatura, oxígeno disuelto) y factores internos (herencia), los cuales juegan un rol principal en la activación, regulación o limitación de los procesos biológicos involucrados en el ciclo de vida de los individuos y por lo tanto en la variación de su talla (ver [8] y [9]).

Se ha identificado que la composición en el tamaño de los individuos favorece la formación de grupos sociales, y que entre estas existe una relación de dominancia-subordinación. Esto es debido a que los individuos de talla pequeña son presionados por los individuos de talla más grande, implicando que estos individuos dominantes puedan desplazar a los individuos subordinados en la alimentación, lo cual afecta su crecimiento (ver [9]).

Otra consecuencia de esta relación de dominancia-subordinación es que los grupos subordinados están bajo estrés lo cual impacta en la ingesta de alimento y el factor de conversión alimenticia (ver [1] y [12]).

Este fenómeno puede observarse en las granjas de piscicultura de Tilapia Nilótica (*Oreochromis niloticus*), donde se pueden encontrar varias poblaciones de peces de diferentes edades que coexisten durante un período de tiempo. A su vez, cada población tiene una estructura donde se pueden diferenciar subpoblaciones o cohortes con base en la variedad de tamaños.

Para disminuir el efecto de la competencia entre estas cohortes, en las granjas de cultivo, particularmente de tilapia, se ha utilizado la práctica de la graduación de individuos por tallas. Con esta separación se busca tener poblaciones más homogéneas en un mismo estanque y así mejorar la producción de peces.



Figura 1.1: Los sistemas de cultivo de Tilapia pueden tener una mezcla de poblaciones heterogéneas durante un ciclo de cultivo. Por lo que se realizan prácticas como la graduación de tamaños, donde separan individuos después de pesarlos y medirlos. Imagen de una granja de Tilapia ubicada en Loma Bonita, Oaxaca.

Hasta el momento no existen modelos que ayuden a explicar esta dinámica poblacional en granjas de producción, y que además consideren estas características con el objetivo de conocer las proporciones de biomasa de cada cohorte que el productor obtendrá al momento de la cosecha como función de algunos parámetros, por ejemplo, de la tasa de captura y de la tasa de reclutamiento de peces pequeños. En ese sentido, en este trabajo mostramos dos modelos matemáticos que describen los cambios en las

subpoblaciones de Tilapia en una granja de cultivo como función de los parámetros del modelo. Con esto se espera que el productor (o en su caso el ingeniero en acuicultura) tenga un mayor conocimiento de la dinámica poblacional de la Tilapia que le permita la mejora de las prácticas de manejo en granja.

1.2 Modelo de EDO's con retardo discreto

En esta sección construimos un modelo con ecuaciones diferenciales ordinarias con retardo discreto, analizamos la existencia y estabilidad de estados de equilibrio. Particularmente, demostramos que existirá una órbita periódica bajo algunas condiciones sobre los parámetros. Particularmente, sobre τ , el cual describe el retardo al que reacciona la variable.

1.2.1 Planteamiento del problema y modelos

Consideremos una población de peces en condiciones de cultivo, la cual es denotada por $P(t)$, y cuya dinámica de crecimiento está dada de la siguiente manera:

La población $P(t)$ es dividida en tres clases, peces con un crecimiento lento (peces de talla pequeña) $x(t)$, peces con crecimiento normal (peces de talla mediana) $y(t)$, y peces con crecimiento acelerado (peces de talla grande) $z(t)$, es decir, $P(t) = x(t) + y(t) + z(t)$.

Los peces de talla pequeña son reclutados a través de un término logístico: $[x(\Lambda - \iota x)]$, el cual está dado por una tasa de crecimiento Λ proporcional al tamaño de la población si $x(t)$ es pequeña, y es decreciente cuando la población de peces pequeños es cercana a la capacidad de carga $\frac{\Lambda}{\iota}$ del sistema. Donde ι es la tasa de competencia intraespecífica entre los individuos de talla pequeña.

La tasa de muerte μ es considerada constante y proporcional a las clases $y(t)$ y $z(t)$. Además, supongamos que los peces de talla pequeña $x(t)$ dejan esta clase para pasar a las clases $y(t)$ y $z(t)$ a una tasa constante α y ψ , respectivamente. Esto significa que $\alpha x(t)$ peces pequeños llegan a ser peces medianos y $\psi x(t)$ peces pequeños pasan a ser peces grandes. Además, los peces medianos pasan a la clase de peces grandes a una tasa δ proporcional a la clase $y(t)$. En este caso, $\frac{1}{\delta}$ es el tiempo promedio que un pez mediano permanece en su clase. En este modelo se supone que los peces grandes son capturados a una tasa θ proporcional a la clase $z(t)$. Además, así como existe competencia intraespecífica entre los individuos de talla pequeña, también existe competencia intraespecífica entre los individuos de talla mediana a una tasa constante ϕ . La competencia entre peces pequeños y peces grandes está dada por $\beta(x(t) + y(t))z(t)$. Dado que se supone que los peces de talla grande ejercen una relación de dominancia sobre las otras subpoblaciones, entonces existe un intervalo de tiempo de longitud τ en el cual la clase $z(t)$ es afectada positivamente por el encuentro entre los peces dominantes y subordinados. Este efecto positivo es expresado por el término $\beta_1 z(t - \tau)[x(t - \tau) + y(t - \tau)]$.

Bajo las suposiciones anteriores, se propone el modelo compartamental dado por la Figura 1.2 y del cual se sigue el siguiente modelo:

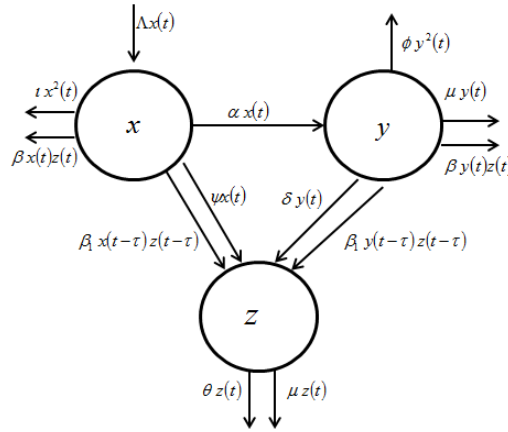


Figura 1.2: Diagrama compartamental asociado al modelo (1.2.1).

$$\dot{x}(t) = x(t)(\Lambda - \iota x(t)) - \alpha x(t) - \psi x(t) - \beta x(t)z(t), \quad (1.2.1)$$

$$\dot{y}(t) = \alpha x(t) - \mu y(t) - \delta y(t) - \beta y(t)z(t) - \phi y^2(t),$$

$$\dot{z}(t) = \psi x(t) + \delta y(t) + \beta_1 x(t - \tau)z(t - \tau) + \beta_1 y(t - \tau)z(t - \tau) - (\mu + \theta)z(t),$$

con las condiciones iniciales:

$$x(\gamma) = \xi_1(\gamma) \geq 0, \quad y(\gamma) = \xi_2(\gamma) \geq 0, \quad z(\gamma) = \xi_3(\gamma) \geq 0,$$

y donde todos los parámetros se consideran no negativos; $x(0) > 0$, y $\xi_i(\gamma)$ son continuas en $[-\tau, 0]$, para $i = 1, 2, 3$.

1.2.2 Existencia de equilibrios no triviales

En esta sección analizamos la existencia de soluciones de equilibrio del sistema (1.2.1).

Observemos que el equilibrio trivial existe para todos los valores de los parámetros. Sin embargo nos concentraremos en donde las tres clases de peces coexistan.

Igualando a cero el lado derecho del sistema no lineal (1.2.1) y resolviendo para cada una de las variables se tiene que los equilibrios no triviales están dados por:

$$x^* = \frac{\Lambda - (\alpha + \psi + \beta z^*)}{\iota}, \quad (1.2.2)$$

donde, y^* y z^* son las soluciones positivas de las siguientes ecuaciones:

$$\phi(y^*)^2 + \iota(\mu + \delta + \beta z^*)y^* - \alpha \iota x^* = 0, \quad (1.2.3)$$

y

$$A(z^*)^2 + Bz^* + C = 0, \quad (1.2.4)$$

donde $A = \beta_1\beta$, $B = (\psi\beta + \beta_1(-\Lambda + \alpha + \psi - \iota y^*) + \iota(\mu + \theta))$ y $C = -(\psi(\Lambda - (\alpha + \psi)) + \delta \iota y^*)$.

Observemos que si $C < 0$, se tiene una única solución no trivial (x^*, y^*, z^*) , la cual describe el escenario de coexistencia. Para nuestros propósitos, analizaremos existencia de órbitas periódicas en este caso. Sin embargo, bajo algunas condiciones sobre los parámetros, el sistema puede llegar a tener dos soluciones no triviales o ninguna.

1.2.3 Estabilidad en un equilibrio no trivial

La linealización del sistema (1.2.1) en el punto de equilibrio no trivial está dada por:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \\ z(t) \end{pmatrix} = A_1 \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \\ z(t) \end{pmatrix} + A_2 \begin{pmatrix} x(t-\tau) \\ y(t-\tau) \\ z(t-\tau) \end{pmatrix}, \quad (1.2.5)$$

donde $M = \iota x^*$, $N = -(\mu + \beta z^* + \delta + 2\phi y^*)$, $K = \mu + \theta$, y $E = x^* + y^*$; A_1 y A_2 son la matrices que mostramos a continuación:

$$A_1 = \begin{pmatrix} M & 0 & -\beta x^* \\ \alpha & N & -\beta y^* \\ \psi & \delta & -K \end{pmatrix}. \quad (1.2.6)$$

$$A_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ \beta_1 z^* & \beta_1 z^* & \beta_1 E \end{pmatrix}. \quad (1.2.7)$$

La ecuación característica del sistema (1.2.1) está dada por:

$$\Delta(\lambda) = |\lambda I - A_1 - e^{-\lambda\tau} A_2| = 0. \quad (1.2.8)$$

Esto es;

$$\Delta(\lambda, \tau) = (a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3) e^{-\lambda\tau} + a_4 \lambda^3 + a_5 \lambda^2 + a_6 \lambda + a_7, \quad (1.2.9)$$

donde:

$$a_1 = -4\beta_1 E,$$

$$a_2 = 2\beta_1(\beta z^* E + E(N + M)),$$

$$a_3 = -\beta_1 \beta z^* (N x^* + M y^* - \alpha x^*) - \beta_1 E N M,$$

$$a_4 = 8,$$

$$a_5 = 4(K - M + N),$$

$$a_6 = 2(\beta \delta y^* + \beta \psi x^* + N M - K M - K N),$$

$$a_7 = \beta \delta \alpha x^* - \beta \psi N x^* - \beta \delta M y^* + K N M.$$

Un análisis de la ecuación de equilibrio (1.2.9), nos permite obtener el siguiente resultado sobre la estabilidad de la solución.

Lema 1.2.1 *Cuando $\tau = 0$, el punto de equilibrio no trivial para el sistema (1.2.1), es localmente asintóticamente estable para todos los valores de los parámetros si $\delta = 0$.*

Demostración. El polinomio característico esta dado por:

$$\Delta(\lambda, 0) = \lambda^3 + b_1 \lambda^2 + b_2 \lambda + b_3, \quad (1.2.10)$$

donde;

$$\begin{aligned} b_1 &= \Lambda x^* + a_2 + a_3, \\ b_2 &= \gamma\beta_1 x^* + \delta\beta_2 y^* + \Lambda x^*(a_2 + a_3) + a_2 a_3, \\ b_3 &= \Lambda\beta_2 \delta x^* y^* + \beta_1 x^*(\alpha\delta + \gamma a_2 + \Lambda x^* a_2 a_2). \end{aligned}$$

Estos coeficientes del polinomio característico son positivos. Entonces, por el criterio de Routh-Hurwitz el punto de equilibrio es estable si:

$$\begin{aligned} x^* \gamma (\Lambda x^* + a_3) \beta_1 + (a_2 + a_3) (\Lambda x^* a_2 + a_2 a_3) \\ + \Lambda (\Lambda (x^*)^2 + x^* a_3) + \beta_2 \delta y^* > \alpha \delta x^*. \end{aligned} \quad (1.2.11)$$

Observemos que en el caso, cuando la interferencia entre individuos está siendo modelada en cada clase ($\delta = 0$), la condición (1.2.11) se satisface. Por lo tanto, la solución de equilibrio es localmente asintóticamente estable en este caso, y en una vecindad de $\delta = 0$ la solución de equilibrio también satisface la condición. ■

Es conocido que la solución de equilibrio es asintóticamente estable si todas las raíces de la ecuación característica (1.2.9) tienen parte real negativa. Sin embargo, comparado con el polinomio característico (1.2.10), para el modelo de ecuaciones diferenciales ordinarias cuando $\tau = 0$, esta ecuación es mucho más difícil de analizar.

Así, sin más, analizamos los valores propios dados por las soluciones de la ecuación trascendental (1.2.9), esta ecuación trascendental tiene infinitos valores propios. Notemos que, dado que es una ecuación trascendental, el criterio clásico de Routh-Hurwitz no puede ser usado para discutir la estabilidad del punto de equilibrio.

Así que se analizará la localización de las raíces de la ecuación trascendental analíticamente.

Para proceder, consideremos la ecuación (1.2.9) con $\tau \neq 0$ y determinemos si la ecuación trascendental admite raíces imaginarias puras. Después, determinemos condiciones para que todos los valores propios tengan raíces con parte real negativa o positiva. Dado que los valores propios del sistema (1.2.1) tienen parte real negativa cuando $\tau = 0$. Por el teorema de Rouché [[5], Teorema 9.17.4] y la continuidad en τ , la ecuación trascendental (1.2.9) tiene raíces con parte real positiva si y sólo si admite raíces imaginarias puras. Determinemos si (1.2.9) tiene raíces imaginarias puras, en cuyo caso se podrán encontrar condiciones para que todos los valores propios tengan raíces con parte real negativa.

Denotemos por $\lambda = \psi(\tau) + i\omega(\tau)$, a los valores propios de la ecuación característica (1.2.9), donde $\omega > 0$, $\psi(\tau)$ y $\omega(\tau)$ depende del retardo τ . Dado que el equilibrio trivial del modelo (1.2.1) con $\tau = 0$ es estable, se sigue que $\psi(0) < 0$ cuando $\tau = 0$. Por continuidad, si $\tau < 0$, es suficientemente pequeña cuando $\psi(\tau) < 0$, entonces el estado de equilibrio es estable. Si $\psi(\tau_0) = 0$ para ciertos valores $\tau > 0$, entonces el equilibrio pierde su estabilidad y finalmente llega a ser inestable cuando $\psi(\tau)$ es positivo.

Claramente, $\lambda = i\omega$ es una raíz de la ecuación, si y sólo si;

$$\Delta(i\omega, \tau) = \Re(\Delta(i\omega)) + \Im(\Delta(i\omega)) = 0, \quad (1.2.12)$$

donde;

$$\Re(\Delta(\lambda)) = -a_1 \omega^2 \cos(\omega\tau) + a_2 \omega \sin(\omega\tau) + a_3 \cos(\omega\tau) - a_5 \omega^2 + a_7.$$

$$\Im(\Delta(\lambda)) = a_1\omega^2 \sin(\omega\tau) + a_2\omega \cos(\omega\tau) - a_3 \sin(\omega\tau) - a_4\omega^3 + a_6\omega.$$

Separando la parte real y la parte imaginaria se tiene:

$$a_5\omega^2 - a_7 = -a_1\omega^2 \cos(\omega\tau) + a_2\omega \sin(\omega\tau) + a_3 \cos(\omega\tau).$$

$$a_4\omega^3 - a_6\omega = a_1\omega^2 \sin(\omega\tau) + a_2\omega \cos(\omega\tau) - a_3 \sin(\omega\tau).$$

Sumando los cuadrados en ambas ecuaciones se obtiene que:

$$P(\omega) = a_4^2\omega^6 + (a_5^2 - a_1^2 - 2a_6a_4)\omega^4 + (a_6^2 + 2a_1a_3 - a_2^2 - 2a_7a_5)\omega^2 + a_7^2 - a_3^2. \quad (1.2.13)$$

Sean

$$h = \omega^2, \alpha_1 = (a_5^2 - a_1^2 - 2a_6a_4), \alpha_2 = (a_6^2 + 2a_1a_3 - a_2^2 - 2a_7a_5) \text{ y } \alpha_3 = a_7^2 - a_3^2.$$

Entonces, (1.2.13) después de este cambio de variable está dada por:

$$g(h) = h^3 + \alpha_1 h^2 + \alpha_2 h + \alpha_3. \quad (1.2.14)$$

Resultado 1: Si $\alpha_3 \geq 0$ y $\alpha_2 > 0$, entonces la ecuación (1.2.13) no tiene raíces positivas.

De hecho, observemos que:

$$\frac{dg(h)}{dh} = 3h^2 + 2\alpha_1 h + \alpha_2, \quad (1.2.15)$$

entonces las raíces de la ecuación (1.2.15) pueden ser expresadas como:

$$h_{1,2} = \frac{-\alpha_1 \pm \sqrt{\alpha_1^2 - 3\alpha_2}}{3}. \quad (1.2.16)$$

Si $\alpha_2 > 0$, entonces $\alpha_1^2 - 3\alpha_2 < \alpha_1^2$; esto es, $\sqrt{\alpha_1^2 - 3\alpha_2} < \sqrt{\alpha_1^2} \leq \alpha_1$. Por lo tanto, ni h_1 ni h_2 es positiva. Entonces $g(h)$ no tiene raíces positivas. Dado que $g(0) = \alpha_3 \geq 0$, se sigue que la ecuación $g(h)$ no tiene raíces positivas.

El resultado anterior implica que no existe ω tal que $i\omega$ es un valor propio de la ecuación característica. Por lo tanto, todas las partes reales de los valores propios de la matriz son negativos para todo retardo $\tau \geq 0$. Resumiendo el análisis anterior se tiene el siguiente resultado.

Teorema 1.2.2 *Supongamos que:*

- i) $a_1 + a_5 > 0$, $a_3 + a_7 > 0$ y $(a_1 + a_5)(a_2 + a_6) > a_3 + a_7$.
- ii) $\alpha_3 \geq 0$ y $\alpha_2 > 0$.

Entonces, el estado de equilibrio no trivial del sistema (1.2.1) es absolutamente estable, esto es, es asintóticamente estable, para toda $\tau \geq 0$.

Observemos que si las condiciones *ii*) en el Teorema 1.2.2 no se satisfacen, entonces la estabilidad del estado de equilibrio depende del valor del retardo τ y este retardo podría inducir oscilaciones en las soluciones del sistema (1.2.1).

Por ejemplo, si $\alpha_3 < 0$, entonces, se tiene que $g(0) < 0$ y $\lim_{h \rightarrow \infty} g(h) = \infty$. Entonces, la ecuación (1.2.14) tiene al menos una raíz positiva, la cual podemos denotar por z_0 . Así que la ecuación (1.2.13) tiene al menos una raíz positiva, la cual denotemos por ω_0 . Si $\alpha_2 < 0$, entonces $\sqrt{\alpha^2 - 3\beta} > \alpha$. Así que $z_1 = (\frac{1}{3}(-\alpha + \sqrt{\alpha^2 - 3\beta})) > 0$. Se sigue que (1.2.14) tiene una solución positiva y por lo tanto la ecuación (1.2.13) tiene una raíz positiva ω_0 .

Esto implica que la ecuación característica tiene un par de raíces imaginarias puras $\lambda = \pm i\omega_0$. En este caso, existe al menos un valor de $\tau = \tau_0$ que satisface la ecuación:

$$\Re(\Delta(\lambda, \tau_0)) = 0. \quad (1.2.17)$$

Entonces, si $\tau < \tau_0$ el punto de equilibrio no trivial es asintóticamente estable y si $\tau > \tau_0$ el punto de equilibrio no trivial es inestable. Por lo tanto, existe una bifurcación de Hopf. Así, del análisis anterior al verificar la condición de transversalidad, se tiene el siguiente teorema.

Teorema 1.2.3 *Supongamos que:*

i) $a_1 + a_5 > 0$, $a_3 + a_7 > 0$ y $(a_1 + a_5)(a_2 + a_6) > a_3 + a_7$.

Si se satisface:

ii) $\alpha_3 < 0$

o

ii) $\alpha_3 \geq 0$ y $\alpha_2 < 0$,

entonces el estado de equilibrio del sistema (1.2.1) es asintóticamente estable cuando $\tau < \tau_0$ e inestable cuando $\tau > \tau_0$, donde:

$$\tau_0 = \frac{1}{\omega_0} \arccos \left(\frac{a_1 a_5 \omega^4 - a_1 a_7 \omega^2 - a_3 a_5 \omega^2 + a_3 a_7 - a_2 a_4 \omega^4 + a_2 a_6 \omega^2}{a_1^2 \omega^4 - 2a_1 a_3 \omega^2 + a_2^2 \omega^2 + a_3} \right).$$

Cuando $\tau = \tau_0$, ocurre una bifurcación de Hopf, esto es, una familia de soluciones periódicas bifurcan del punto de equilibrio cuando τ pasa a través del valor crítico τ_0 .

Esto implica que el retardo puede causar que la población oscile. Bajo las condiciones del Teorema 1.2.3, es posible estabilizar las soluciones del sistema (1.2.1) variando algún parámetro, en particular, la tasa de captura.

En la siguiente sección mostramos simulaciones del modelo (1.2.1) para algunos valores de los parámetros. Usamos XPPAUT 7.0 para describir la dinámica poblacional para distintos escenarios plausibles.

1.2.4 Simulaciones

En esta sección mostramos escenarios plausibles para las soluciones del modelo (1.2.1). En primer lugar, en la Figura 1.3 A), mostramos el caso de extinción de las poblaciones y los casos cuando se tiene un equilibrio no trivial, el cual es localmente asintóticamente estable (ver Figura 1.3 B) y C)). Además, en la Figura 1.4 mostramos la existencia de una órbita periódica para algunos valores de los parámetros. En este escenario se tiene

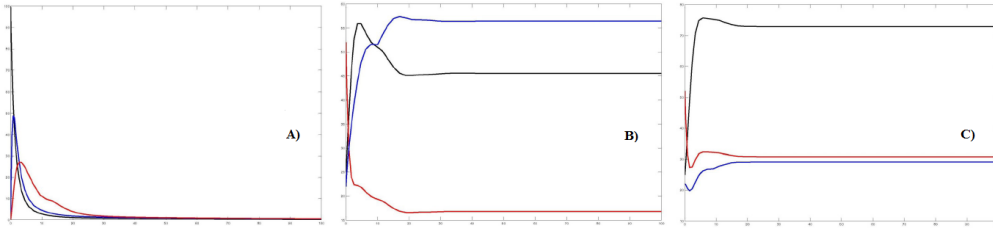


Figura 1.3: Soluciones del modelo vs t variando α , ψ y δ con retardo $\tau = 10$. A), $\alpha = 1.5$, $\psi = 0.1$ y $\delta = 0.9$ con condiciones iniciales $x(t) = 100$, $y(t) = 0$ y $z(t) = 0$. B), $\alpha = 0.38$, $\psi = 0.02$ y $\delta = 0.29$ con condiciones iniciales $x(t) = 25$, $y(t) = 52$ y $z(t) = 22$. C), mismos parámetros que B) con $\theta = 0.9$. Los valores para todos los parámetros del modelo fueron: $\Lambda = 1.6$, $\iota = 0.01$, $\mu = 0.01$, $\phi = 0.01$, $\beta = 0.01$, $\theta = 0.3$. Las soluciones están identificadas por colores $x(t)$, negro, $y(t)$, rojo y $z(t)$, azul.

una bifurcación de Hopf cuando $\tau = \tau_0$, y finalmente, en la Figura 1.5 mostramos el efecto de la tasa de captura θ sobre las soluciones del sistema (1.2.1). En este último escenario, la órbita periódica se destruye cuando θ aumenta.

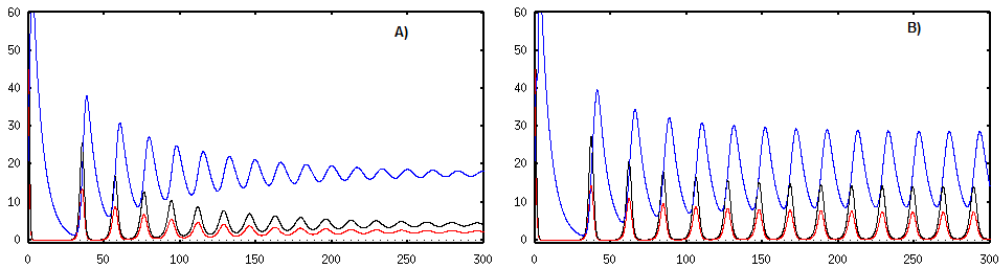


Figura 1.4: Soluciones del modelo vs t variando τ . A) y B) muestran dos valores para el retardo, $\tau = 1$ y $\tau = 2$, respectivamente.

1.2.5 Discusión

En Acuicultura, resulta de gran interés conocer el comportamiento de la cohortes debido a la heterogeneidad de la población con el objetivo de plantear estrategias que puedan ayudar a controlar variaciones en la longitud o peso de los peces en el momento de ser capturados. En este trabajo, demostramos la existencia de órbitas periódicas en el modelo, y cuya existencia pueda resultar catastrófica para la población. Lo anterior es debido a que existen intervalos de tiempo donde las poblaciones decrecen y en magnitud son cercanas a cero. En ese sentido, se puede concluir que perturbaciones del ambiente pueden llevar a la extinción de las poblaciones. Además, demostramos que la variación de cualquier parámetro del modelo puede hacer que las órbitas periódicas se destruyan. En particular, aumentar la tasa de captura de los peces de talla grande puede ayudar a que estas oscilaciones se amortigüen, por lo que, para tiempos suficientemente grandes las variaciones en las poblaciones tenderán a cero, lo que coincide con lo observado

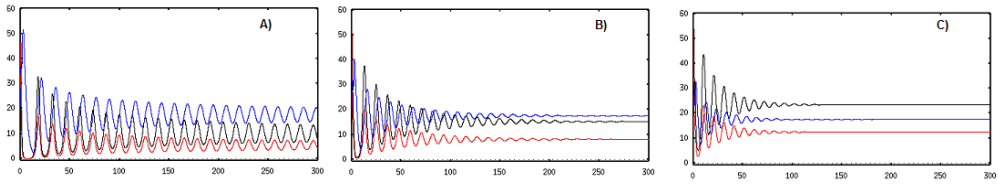


Figura 1.5: Estabilización de la solución no trivial del modelo (1.2.1) para tres valores de $\theta = 0.3, 0.5, 0.8$, con retardo $\tau = 2$. Los valores de los parámetros del modelo (1.2.1) en este caso son: $\beta_1 = 0.01$, $\Lambda = 2$, $\iota = 0$, $\mu = 0.05$, $\alpha = 0.9$, $\psi = 0.05$, $\phi = 0$, $\beta = 0.06$, $\delta = 0.6$, $\theta = 0.1$. Las soluciones están identificadas por colores $x(t)$, negro, $y(t)$, rojo y $z(t)$, azul.

de que las variaciones en las tallas después de un tiempo se estabilizan. Además, se puede concluir que todas las clases coexisten. Particularmente, cuando las oscilaciones son amortiguadas, la estructura de la población se mantiene y las tres clases tienden al equilibrio.

1.3 Modelo matricial

Los modelos matriciales son una herramienta muy poderosa cuando se trata de investigar la dinámica poblacional en la cual la población tiene una estructura, por ejemplo, estructura de edades o de estados.

Para construir el modelo matricial, primeramente utilizamos un modelo de mezclas bivariado para estimar empíricamente la variabilidad y diferenciar tres subpoblaciones de peces en cuanto a peso y longitud patrón en una población de Tilapia; es decir, peces con crecimiento rápido, peces con crecimiento normal y peces con crecimiento lento. Una vez diferenciadas estas cohortes analizamos la dinámica de la población de peces a través de modelos de transferencia entre cohortes utilizando un modelo matricial lineal clasificado por estados, el cual está definido por una matriz de transición del tipo Leslie. En este caso, el modelo presentará únicamente existencia del equilibrio trivial, y por ser lineal, no presentará caos como generalmente ocurre en modelos no lineales.

1.3.1 Modelo matricial

Consideremos una población de peces con su dinámica vital descrita por los siguientes parámetros. En este caso, elegimos un intervalo de proyección definido como el tiempo mínimo necesario para distinguir las tres subpoblaciones.

Denotemos por $P(n)$ a una población de peces, la cual de manera natural se divide en tres clases distintas. $S_1(n)$ los peces de crecimiento rápido, $S_2(n)$ los peces con crecimiento normal y finalmente $S_3(n)$ los peces con crecimiento lento. A continuación definimos los coeficientes de transición, los cuales pueden ser probabilidades o factores de reclutamiento. Sean:

- α = fracción de peces con crecimiento rápido que llegan a ser peces grandes,
- β = fracción de peces con crecimiento normal que llegan a ser peces grandes,
- δ = fracción de peces con crecimiento lento que llegan a ser peces grandes,

σ = fracción de peces sobreviven en cada generación,

γ = proporción de peces introducidos en cada generación.

Entonces, el número de peces que alcanzaron la talla y peso óptimo en el tiempo n , está dado por:

$$P(n) = \alpha S_1(n) + \beta S_2(n) + \delta S_3(n), \quad (1.3.1)$$

los cuales son capturados para ser retirados de los estanques.

Así, el número de peces en tamaño óptimo son una fracción α de los peces de un período de edad, más una fracción β de peces de dos períodos de edad, más una fracción δ de peces de tres períodos de edad.

Bajo los supuestos anteriores se construye el siguiente modelo matricial.

$$S(n+1) = AS(n), \quad (1.3.2)$$

donde $S(n) = (S_1(n), S_2(n), S_3(n))$ y la matriz de transición o proyección (1.3.2) está dada por:

$$A = \begin{pmatrix} \alpha\sigma\gamma & \beta\sigma\gamma & \delta\sigma\gamma \\ \sigma(1-\alpha) & 0 & 0 \\ 0 & \sigma(1-\beta) & 0 \end{pmatrix}. \quad (1.3.3)$$

Observemos que las probabilidades de sobrevivir y pasar de la clase S_1 a la clase S_2 y de la clase S_2 a la clase S_3 están dadas por $\sigma(1-\alpha)$ y $\sigma(1-\beta)$, respectivamente. Además, $\gamma P(n)$ peces son sembrados al inicio de cada intervalo de proyección, los cuales sobreviven un período de vida con una probabilidad σ .

1.3.2 Análisis de sensibilidad y elasticidades

Una de las bondades de trabajar con modelos matriciales es el hecho de que se puede analizar la tasa de crecimiento asintótico de la población, la cual está dada por el valor propio dominante de la matriz de transición A . Además, es conocido que la tasa de tiempo continuo correspondiente al valor propio dominante está dada por $r = \log(\lambda)$. Además, las variedades de estados estables y de los valores reproductivos están dados por los vectores propios derecho e izquierdo w y v correspondientes, de la matriz A . En ese sentido, las sensibilidades de λ a cambios en los elementos a_{ij} de A están dados por:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}, \quad (1.3.4)$$

donde \langle, \rangle denota el producto escalar entre vectores.

Un inconveniente que surge en las aplicaciones es que las probabilidades de transición son medidas en muchas ocasiones en diferentes escalas. Esto ha dado lugar a que se consideren respuestas proporcionales más que perturbaciones absolutas. La respuesta proporcional a perturbaciones proporcionales es llamada elasticidad. Caswell y De Kroon (ver [3] y [4]) introdujeron el cálculo de la elasticidad de los valores propios a cambios en las tasas vitales.

Las sensibilidades y elasticidades proporcionales de λ están dadas por:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}. \quad (1.3.5)$$

Observemos que la suma de las elasticidades es 1, y ésta da las contribuciones proporcionales de los elementos a_{ij} de la matriz a λ . Aplicando la regla de la cadena se pueden obtener cálculos de las sensitividades y elasticidades de λ a parámetros de menor nivel que determinan los valores de los elementos a_{ij} de la matriz A , por ejemplo, σ , γ .

1.3.3 Estimación de las tasas de transición

En esta sección, estimamos las proporciones a las que se encuentran las subpoblaciones de peces. Obtuvimos los datos de una muestra de peces juveniles de 65 días de edad de una granja con cultivo intensivo en Loma Bonita, Oaxaca, México. La muestra de 218 individuos pertenecientes a un lote de 2200 animales, fue tomada aleatoriamente de 8 estanques con una densidad de 40 individuos por metro cúbico. Los organismos fueron medidos en su longitud manualmente y pesados en una balanza analítica.

Dividimos a la población en tres grupos usando un modelo de mezclas bivariado con condiciones iniciales: 3 grupos, misma varianza para los tres grupos y $\mu_1 = (12, 7)$, $\mu_2 = (25, 9)$, $\mu_3 = (43, 10)$. El número de individuos en las tres clases es (56, 116, 47) lo que permite $\hat{\alpha} = 0.2557078$, $\hat{\beta} = 0.5296804$ y $\hat{\delta} = 0.21461252$. Cada clase corresponde a un tipo de crecimiento como los descritos en la sección anterior, es decir, $\hat{\alpha}$ es la proporción de peces de la muestra que mostraron un mejor crecimiento en el tiempo con respecto a la muestra completa. $\hat{\beta}$ es la proporción de peces de la muestra que tuvieron un crecimiento promedio y finalmente, $\hat{\delta} = 1 - \hat{\alpha} - \hat{\beta}$ es la proporción de peces con la menor tasa de crecimiento de la muestra.

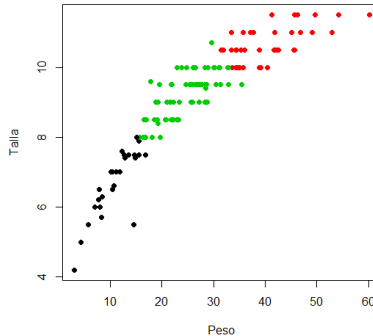


Figura 1.6: Peso vs Longitud de $n = 219$ peces de una granja de tilapia.

Las gráficas de las cohortes que resultaron de esta separación se muestran en las Figuras 1.6 y 1.7.

Con el objetivo de construir intervalos de confianza para λ y r se generaron replicaciones de bootstrap para α , β y δ con σ y γ dados. Esto con el objeto de dar una idea de la variabilidad de λ y r , los cuales rigen la dinámica del modelo (1.3.2).

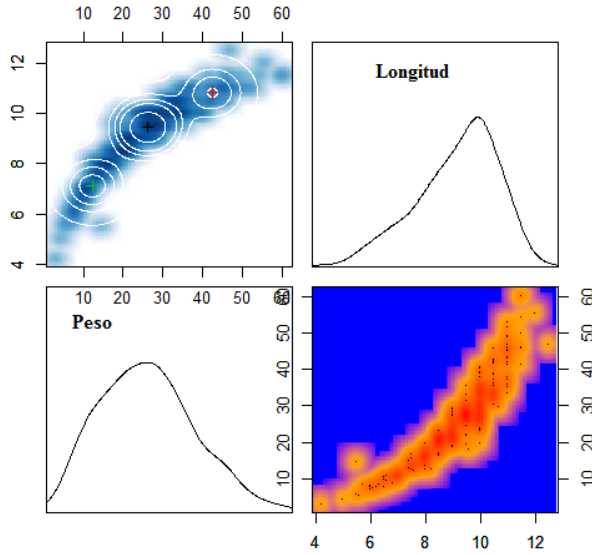


Figura 1.7: Clasificación vía el algoritmo de mezclas.

Esto dará una idea acerca de la variabilidad sin suponer una distribución paramétrica.

1.3.4 Análisis de bootstrap

Usamos un procedimiento de remuestreo, para construir intervalos de confianza para todos los parámetros (ver [7], [10] y [3]), usando el método de percentiles (ver [6] y [3]). A continuación mostramos resultados para λ y $r = \log(\lambda)$ con una muestra de bootstrap de 2000. La unidad de remuestreo fue un registro individual de la longitud y el peso de un pez en el estanque.

Para este propósito, utilizamos los valores para $\hat{\alpha}$, $\hat{\beta}$, $\hat{\delta}$ que se estimaron en la sección anterior. Además, suponemos una tasa de muerte μ del 5%, así que la sobrevivencia está dada por $\sigma = 1 - \mu$. Finalmente, proponemos dos valores para γ ($\gamma = 1.05$ o $\gamma = 1.7$) de tal manera que se tenga un escenario con una población creciente, y otro escenario con una población decreciendo.

Escenario 1	Límite inferior	Media	Límite superior
λ	0.7971	0.8184	0.8386
r	-0.2268	-0.2005	-0.176

(1.3.6)

Escenario 2	Límite inferior	Media	Límite superior
λ	1.0548	1.0688	1.0872
r	0.0534	0.0665	0.0836

(1.3.7)

Los intervalos de confianza (ver tablas (1.3.6) y (1.3.7)) muestran valores por debajo de uno, para el valor propio dominante λ , y negativo para la tasa continua de crecimiento

r en el escenario 1 mostrado en la Figura 1.8 y valores mayores que uno para λ y positivos para r en el segundo escenario (ver Figura 1.9). La matriz de proyección

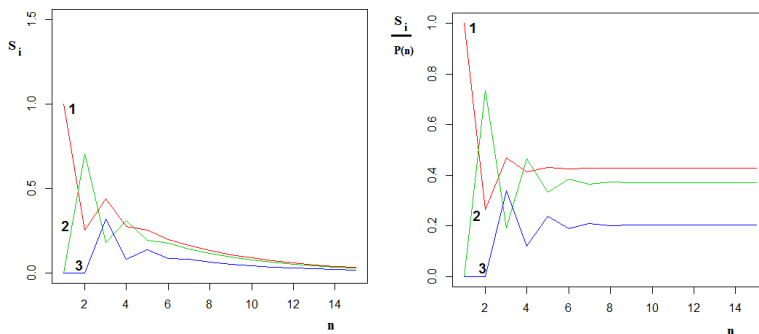


Figura 1.8: Proyecciones de las soluciones y proporciones de las soluciones en el escenario 1. Las etiquetas 1, 2 y 3, corresponden a los peces de edad 1, 2 o 3 períodos.

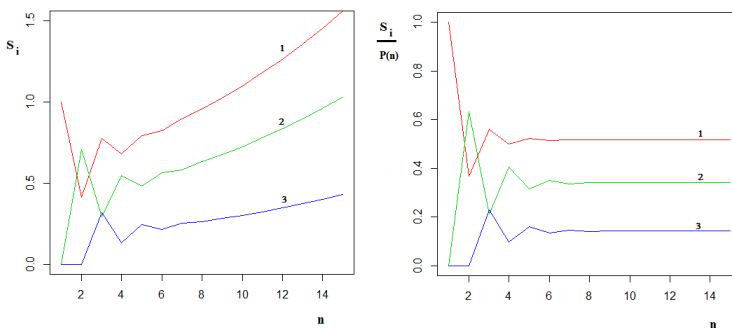


Figura 1.9: Proyecciones de las soluciones y proporciones de las soluciones en el escenario 2. Las etiquetas 1, 2 y 3, corresponden a los peces de edad 1, 2 o 3 períodos.

para la población total en el escenario 1, tiene asociada una tasa de crecimiento de $\lambda = 0.8151548058$ ($r = -0.20438$); y en el escenario 2, $\lambda = 1.072285107$ y ($r = 0.0698$). Las estimaciones de bootstrap de λ y r , en ambos casos es de un 90% y los intervalos de confianza se muestran en las tablas (1.3.6) y (1.3.7).

Distribuciones de bootstrap para α y β son mostrados en la Figura 1.10. Mientras que en la Tabla (1.3.8) se muestran los estadísticos descriptivos basados en percentiles para α , β y δ . Además, se dan los estadísticos para distintos valores de γ cuando varía σ . Notemos que la variabilidad de γ aumenta cuando σ decrece (ver tabla (1.3.8) y Figura 1.11).

Observemos que en el escenario 1, la población disminuye para todo tiempo, mientras

que en el escenario 2, la población aumenta en el tiempo (ver Figuras 1.8 y 1.9).

Procediendo de manera análoga a la construcción de intervalos de confianza para λ y r , se tienen las siguientes distribuciones para las tasas de transición α , β . Además, se muestra la distribución para la tasa de reclutamiento γ para distintas probabilidades de sobrevivencia (1.11) y los estadísticos obtenidos para cada uno de los casos descritos anteriormente.

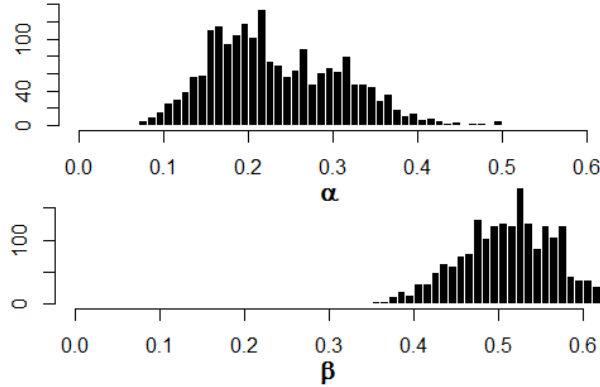


Figura 1.10: Distribuciones de bootstrap para α y β . α muestra una variabilidad alta.

En la tabla (1.3.8), se muestran estadísticos para α , β , δ y para cuatro valores de γ .

Parámetro	$Q_{0.05}$	$Q_{0.5}$	Media	$Q_{0.75}$	$Q_{0.95}$	Des Est
α	0.13	0.22	0.23	0.29	0.37	0.08
β	0.42	0.52	0.51	0.55	0.60	0.06
δ	0.16	0.26	0.25	0.29	0.34	0.05
$\gamma(\sigma = 0.95)$	1.48	1.52	1.51	1.53	1.54	0.02
$\gamma(\sigma = 0.8)$	1.95	2.05	2.05	2.08	2.13	0.06
$\gamma(\sigma = 0.6)$	2.96	3.33	3.31	3.44	3.60	0.20
$\gamma(\sigma = 0.3)$	7.34	9.54	9.40	10.30	11.49	1.31

(1.3.8)

Los valores de α y δ son muy similares, β está alrededor del 50 %, γ es de orden tres, inversamente proporcional a σ y su variabilidad aumenta tanto como σ se hace más pequeño.

En la siguiente sección hacemos un análisis de sensibilidad y elasticidad del modelo matricial (1.3.2) para el escenario 2.

1.4 Análisis matricial

Conocer las distribuciones de las poblaciones para tiempos grandes es fundamental para conocer la dinámica poblacional. En ese sentido, para el escenario 2 se tiene que la distribución de estados estable y la distribución de valores reproductivos están dadas por:

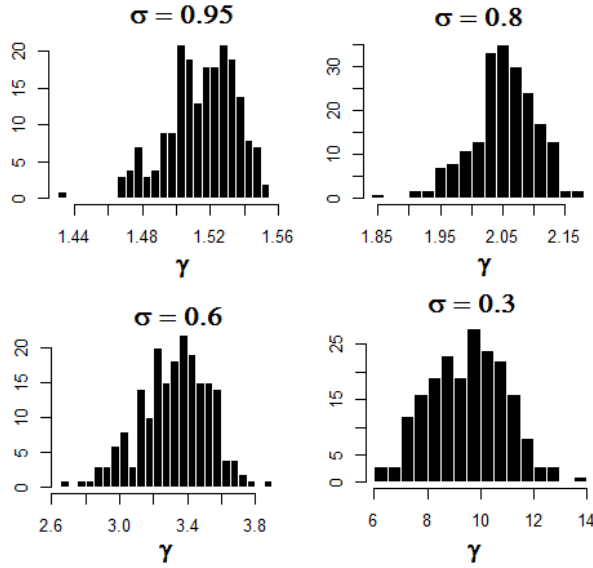


Figura 1.11: Estimación bootstrap para la tasa de reclutamiento γ para valores decrecientes de la tasa de sobrevivencia $\sigma = 0.95, 0.8, 0.6$ y 0.3 .

$$w = \begin{pmatrix} 0.5170 \\ 0.3409 \\ 0.1421 \end{pmatrix}, \quad v = \begin{pmatrix} 1.0000 \\ 0.9325 \\ 0.3232 \end{pmatrix}, \quad w_{reescalado} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0.6594 \\ 0.2748 \end{pmatrix}, \quad (1.4.1)$$

donde la población inicial está dada por:

$$n_o = \begin{pmatrix} 0.26 \\ 0.53 \\ 0.21 \end{pmatrix}. \quad (1.4.2)$$

Mostrando que aproximadamente el 51% de la población total permanece en el sistema teniendo que esperar uno o más períodos para salir, 34% tiene que esperar dos o tres períodos y que solamente el 14% espera un período para alcanzar la talla óptima.

La matriz de sensibilidades esta dada por:

$$S = \begin{pmatrix} 0.5869 & 0.3870 & 0.1612 \\ 0.5473 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1251 & 0 \end{pmatrix}, \quad (1.4.3)$$

y la matriz de elasticidades esta dada por:

$$E = \begin{pmatrix} 0.2260 & 0.3087 & 0.05213 \\ 0.3609 & 0 & 0 \\ 0 & 0.0521 & 0 \end{pmatrix}. \quad (1.4.4)$$

Esas matrices dan la sensibilidad y elasticidad de λ a cambios en las entradas de la matriz de proyección de la población. En la tabla (1.4.5), mostramos las sensibilidades y elasticidades de λ a cambios en los demás parámetros.

Parámetro	Sensibilidad	Elasticidad
α	0.3770	0.0899
β	0.4459	0.2203
δ	0.2294	0.0284
γ	0.3261	0.5170
σ	0.9942	0.8808

(1.4.5)

Observemos que los parámetros a los cuales el modelo es más sensitivo en cambios absolutos es σ y β , mientras que el modelo es más sensible a cambios proporcionales cuando se varía σ y γ (ver Figura 1.13). Distribuciones de bootstrap para las sensibilidades en cada uno de los parámetros se muestran en la Figura 1.12.

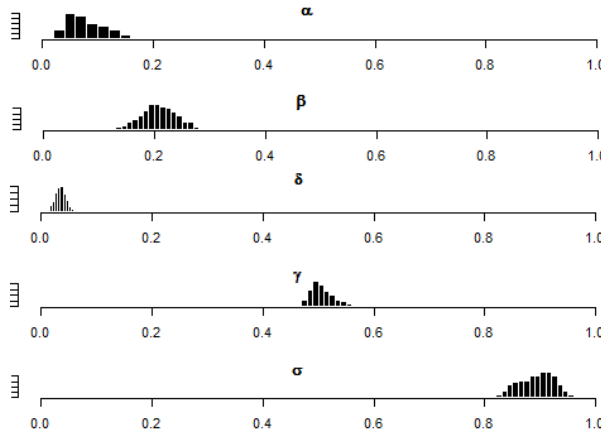


Figura 1.12: Intervalos bootstrap con 90% de confianza para las elasticidades de α , β , δ , γ y σ , donde $(0.04, 0.16)$, $(0.15, 0.26)$, $(0.02, 0.05)$, $(0.48, 0.55)$, $(0.84, 0.94)$, respectivamente.

1.5 Discusión

Analizar el comportamiento de un población que tiene una estructura de estados a través de modelos matriciales resulta muy conveniente, y lo que perseguimos es diseñar estrategias para controlar el crecimiento de una población. En particular, en este trabajo construimos un modelo matricial que describe el comportamiento de una población de Tilapia la cual esta formada por tres clases de individuos. Existen trabajos donde se concluye que se pueden distinguir tres tipo de peces, los cuales han sido clasificados por tamaño, o por peso (ver [2] y [11]). En el modelo propuesto hacemos uso de esta hipótesis y concluimos que esta estructura de estados se mantiene y que las proporciones a las que se encontrarán estos individuos en la población es dada por la distribución estable de estados.

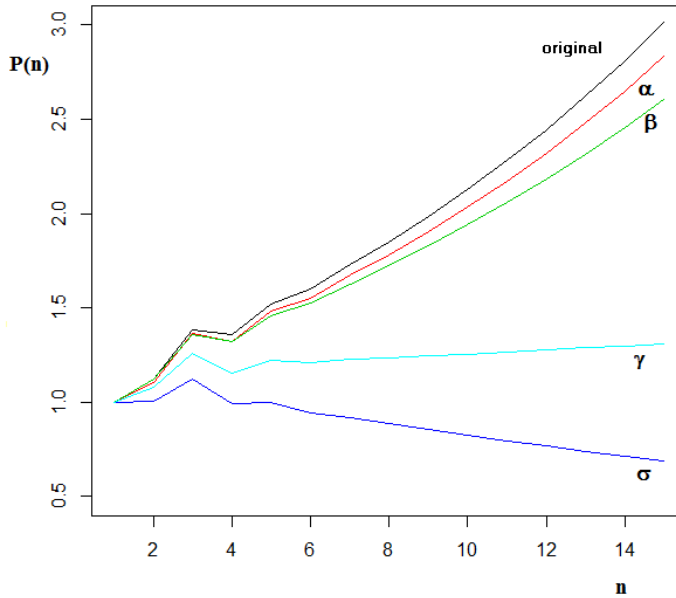


Figura 1.13: Proyecciones del tamaño de la población total en el escenario 2, en la cual se reduce cada uno de los parámetros en un 10%.

Además, mostramos a través de una técnica de remuestreo, que los datos obtenidos de la granja analizada son robustos, de lo cual puede concluirse que el intervalo de confianza para la tasa de crecimiento total de la población (λ) está lejana del valor umbral $\lambda = 1$, lo que implica que una vez que la población es creciente, una pequeña perturbación la mantendrá con esta tendencia. En caso contrario, si los parámetros son tales que las soluciones tienden a cero, pequeñas perturbaciones no podrán evitar la extinción de la población total. Esta técnica fue utilizada para analizar esta robustez en cada parámetro, y para construir intervalos de confianza y estadísticos para todos los parámetros del modelo.

En otro sentido, mostramos a través de un análisis de sensibilidad y elasticidad que el comportamiento de las soluciones es muy sensible a pequeños cambios en algunas tasas, particularmente a la tasa γ , la cual es la tasa a la que se reponen los individuos que han alcanzado el tamaño óptimo.

1.6 Conclusiones Generales

Construimos dos modelos para analizar el comportamiento de una población con estructura de estados. En particular, en el modelo continuo demostramos que bajo ciertas condiciones sobre los parámetros existen órbitas periódicas del modelo, las cuales pueden ser destruidas a través de la captura de los peces de mayor tamaño y peso. Además,

demostramos que para retardos suficientemente pequeños, las soluciones se estabilizan, lo cual permite que las soluciones presenten oscilaciones amortiguadas haciendo que al final las poblaciones tiendan al equilibrio, lo que permite que la estructura de estados se conserve. En ese sentido, mostramos que al igual que en el modelo discreto esta estructura de estados se mantiene. Además, las soluciones del modelo discreto son muy sensibles a cambios en los parámetros, particularmente en la tasa de sobrevivencia de la población, y a cambios en la tasa de reclutamiento de nuevos individuos (γ), la cual tiene la particularidad de que es un parámetro manejable en las granjas.

Los modelos presentados en este capítulo pueden ser mejorados, por ejemplo, en el modelo de ecuaciones diferenciales con retardo se podría incorporar el efecto del retardo en cada una de las cohortes subordinadas. Por otro lado, en el modelo matricial, un paso natural es hacer que las tasas de fertilidad o las probabilidades de sobrevivencia a un intervalo de tiempo sean denso-dependientes, lo que llevaría a un escenario no lineal, trayendo consigo de forma natural soluciones caóticas.

Bibliografía

- [1] Barki A., Harpaz S., Hulata G., Karplus I., **Effects of larger fish and size grading on growth and size variation in fingerling silver perch**, *Aquaculture International*. 8, 391-401, 2000.
- [2] Benhaïm D., Péan S., Brisset B., Lenguay D., Bégout M-L., Chatain B., **Effect of size grading on sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juvenile self-feeding behaviour, social structure and culture performance**, *Aquatic Living Resources*. 24, 391-402, 2011.
- [3] Caswell H. **Matrix population models: construction, analysis and interpretation**, Second Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2001.
- [4] De Kroon H, Plaisier A, Van Groenendael J, Caswell H. **Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate**. *Ecology* 67, 1427-1431. 1986.
- [5] Dieudonné J. **Foundations of Modern Analysis**, Academic Press, New York, 1960.
- [6] Efron B and Tibshirani T. **Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy**. *Statistical Science* 1, 54-77. 1986.
- [7] Efron B. **The jackknife, the bootstrap and the other resampling plans**. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, Pennsylvania, USA. 1982.
- [8] Jonsson B., Jonsson N. **Ecology of atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories**. Fish & fisheries Series 33. Springer Science+Business Media. Netherlands. 2011.
- [9] Kestemont P., Jourdan S., Houbart M., Mélard C., Paspatis M., Fontaine P., Cuvier A., Kentouri M., Baras E. **Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences**. *Aquaculture*. 227, 333-356. 2003.
- [10] Meyer JS, Ingersoll CG, McDonald LL. **Estimating uncertainty in population growth rate: jackknife vs. bootstrap techniques**. *Ecology* 67, 1156-1166. 1986.

- [11] Millot S., Bégout M-L., **Individual Fish rhythm directs group feeding: a case study with sea bass juveniles (*Dicentrarchus labrax*) under self-demand feeding conditions**, Aquatic Living Resources. 22, 363-370, 2009.
- [12] Nakano S., Kachi T., Nagoshi M., **Individual growth variation of red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodorus*, in a mountain stream**, Japanese Journal of Ichthyology. 38, 263-270, 1991.
- [13] Tyler J.A., Rose K., **Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models**, Reviews in Fish Biology and Fisheries. 4, 91-123, 1994.
- [14] Villavicencio-Pulido J. G, Nila **A theoretical Model**, Aquaculture International, 2016.
- [15] Williams B.K., Nichols J.D., Conroy M.J., **Analysis and Management of animal populations**, Academic Press, 2002.