

**Centro de Investigación Científica y de
Educación Superior de Ensenada**



MODELO POBLACIONAL DE HETEROGENEIDAD FUNCIONAL

TESIS

DOCTORADO EN CIENCIAS

ELIA MONTIEL ARZATE

ENSENADA BAJA CALIFORNIA ENERO DE 2003

TESIS DEFENDIDA POR

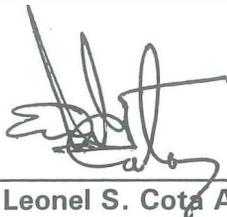
M.C. Elia Montiel Arzate

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



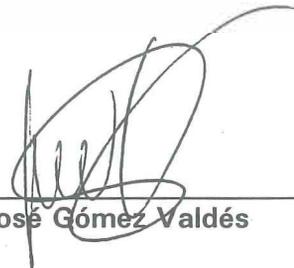
Dr. Héctor Echavarría Heras

Director del Comité



Dr. Leonel S. Cota Araiza

Miembro del Comité



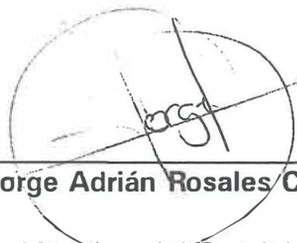
Dr. José Gómez Valdés

Miembro del Comité



Dr. Juan Carlos Herguera García

Miembro del Comité



Dr. Jorge Adrián Rosales Casán

Miembro del Comité



Dr. Oscar Sosa Nishizaki

Jefe del Departamento de Ecología



Dr. Luis Alberto Delgado Argote

Director de Estudios de Posgrado

11 de febrero de 2003

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA.**

**DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**

MODELO POBLACIONAL DE HETEROGENEIDAD FUNCIONAL

TESIS
que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS presenta:

ELIA MONTIEL ARZATE

Ensenada, Baja California, México. Enero de 2003.

RESUMEN de la Tesis de Elia Montiel Arzate, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. México. Enero de 2003.

MODELO POBLACIONAL DE HETEROGENEIDAD FUNCIONAL.

Resumen aprobado por:



Dr. Héctor Alonso Echavarría Heras.
Director de tesis.

El presente trabajo presenta un modelo de crecimiento para poblaciones uniespecíficas, que exhibe diversos modos funcionales. Su desarrollo se basa en *El Principio de los Factores Limitantes* para el crecimiento poblacional. El paradigma referido se adaptó de la *Ley del Mínimo* y de la *Ley de la Tolerancia*. En el presente marco de trabajo las pertinentes tasas de natalidad y mortalidad son controladas por los valores extremos de los factores limitantes convenientes. La expresión formal de estas ideas corresponde a lo que se denominó como un modelo de heterogeneidad funcional. Este permite la identificación de umbrales de viabilidad, inanición, cooperación intraespecífica o de competencia. Algunos casos de estudio ilustran el desempeño del modelo sobre datos asociados a poblaciones que crecieron en condiciones experimentales o naturales.

Palabras clave: modelo poblacional, heterogeneidad funcional, factores limitantes.

ABSTRACT of the Thesis of Elia Montiel Arzate, presented as partial requirement to obtain the DOCTOR IN PHILOSOPHY grade in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. January 2003.

FUNCTIONALLY DIVERSE MODEL FOR POPULATION GROWTH.

The present work deals with a single species population model, exhibiting diverse functional modes. Its development is based on *The Principle of Limiting Factors* for population growth. The referred paradigm was adapted from the *Law of the Minimum*, and the *Law of the Tolerance*. In the presented framework the pertinent natality and mortality rates are controlled by the extreme values of suitable limiting factors. The formal expression of these ideas corresponds to what we call a Functionally Diverse Model. This allows the identification of viability, starvation, intraespecific cooperation or competence thresholds. Several study cases illustrate the performance of the model on data associated to populations growing either in experimental or natural conditions.

Key words: population model, functional heterogeneity, limiting factors.

“El conocimiento es la región inexplorada del mañana”.

Denis Waitley, *Seeds of Greatness* (Revell).

DEDICATORIA

A mis padres, Porfirio Montiel Acosta e Irma Arzate de Montiel.

A mi abuelita Enedina.

A mi hija Ariana.

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, Dr. Héctor Alonso Echavarría Heras, por el gran apoyo que me ha proporcionado, sin el cual no hubiera sido posible la realización del presente trabajo.

A los miembros de mi comité de tesis: Dr. Juan Carlos Herguera García, Dr. Jorge Adrián Rosales Casián, Dr. José Gómez Valdéz y Dr. Leonel S. Cota Araiza, por su dedicación en el trabajo de revisión y correcciones a la tesis.

A la M. C. María Elena Solana Arellano por las asesorías brindadas sobre el tratamiento estadístico de los ajustes del modelo.

A la Lic. Cecilia Leal Ramírez por su invaluable apoyo técnico.

A todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron a la realización de esta tesis.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I: JUSTIFICACIÓN Y ANTECEDENTES	8
CAPÍTULO II. UNA CARACTERIZACIÓN DE LOS FACTORES LIMITANTES PARA EL CRECIMIENTO DE UNA POBLACIÓN	25
CAPÍTULO III. UN MODELO DE HETEROGENEIDAD FUNCIONAL DEFINIDO POR UN UMBRAL DE ENERGÍA- ALIMENTO <i>E</i>	29
CAPÍTULO IV. CASOS DE ESTUDIO	40
V. DISCUSIÓN	60
VI. CONCLUSIONES	66
LITERATURA CITADA	67
APÉNDICE	77



LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Configuraciones del espacio fase $\Pi(\mathcal{O}_k)$ para los órdenes paramétricos \mathcal{O}_1 (en a) y \mathcal{O}_7 (en c). También se muestran las regiones involucradas $R_I(\mathcal{O}_k)$ con sus correspondientes modos de crecimiento $f_{nm}(x, t)$. Se ejemplifican las trayectorias para las condiciones paramétricas A3(a5) (en b) y G13(d2) (en d). Estas ilustraciones muestran la secuencia de los segmentos de trayectoria $x_{nm}(t)$, los cuales conforman una trayectoria completa $x(t)$ para $t \geq 0$. La trayectoria mostrada en b) cambia sus modos de crecimiento a los tiempos t_i $i = 1, 2, 3$.	38
2	Comportamientos de las trayectorias como lo determinan las condiciones paramétricas para el MHF en el caso $E(t) = E$. a) Tendencia hacia un punto de equilibrio estable, con un umbral de extinción para bajas densidades. b) Existencia de un intervalo de estabilidad neutral $p \leq x_0 \leq ma/n$, donde las trayectorias permanecen en el tamaño inicial de la población x_0 . La extinción ocurre cuando x_0 está situada por debajo de la frontera inferior de tal intervalo. c) Tendencia hacia un punto de equilibrio inestable. Tamaños poblacionales por debajo de ese punto determinan la extinción. d) Dominio de extinción total cuando la población es llevada a la extinción para cualquier valor inicial de tamaño poblacional.	39
3	Ajuste del MHF a datos tomados de Gause (1934) del crecimiento de una población experimental de <i>Paramecium aurelia</i> .	41
4	Ajuste del MHF a datos tomados de Armstrong (1964) del crecimiento de una población experimental de la planaria <i>Dugesia tigrina</i> .	44
5	Ajuste del MHF a datos sobre el crecimiento de una población experimental del alga verde unicelular <i>Chlorella vulgaris</i> (Huisman, 1999).	46

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
6	Ajuste del MHF a datos de Pearl (1927) sobre el crecimiento de una población experimental de la mosca de la fruta <i>Drosophila melanogaster</i> .	49
7	Ajuste del MHF a datos de Davidson (1938) del crecimiento de una población de ovejas introducida en la isla de Tasmania.	50
8	Ajuste del MHF a datos tomados de Southwick (1955) sobre el crecimiento de poblaciones experimentales del ratón casero <i>Mus musculus</i> . a) Población designada como C. b) Población designada como D.	54
9	Ajuste del MHF a datos tomados de Lidicker (1966) sobre la extinción de una población natural de ratón casero <i>Mus musculus</i> .	56
10	Ajuste del MHF a datos tomados de Hughes y Tanner (2000) sobre la extinción de una población natural del coral <i>Agaricia agaricities</i> en arrecifes de Jamaica.	59

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Modos de crecimiento $f_{n(i)m(j)}(x, t)$, segmentos de trayectoria asociados $x_{n(i)m(j)}(t)$ y soluciones de equilibrio para el MHF en el caso $E(t) = E$.	35
II	Relaciones de orden entre los parámetros básicos a , b , E y \sqrt{aE} , configuraciones asociadas del espacio fase $\Pi(\mathcal{O}_k)$ y las correspondientes secuencias de segmentos de trayectoria $x_{n(i)m(j)}(t)$ para la forma expuesta del MHF. En los casos donde se tiene una dinámica de extinción el orden de los segmentos de trayectoria es a la inversa iniciando desde el que está asociado a la condición inicial x_0 (para detalles véase el apéndice).	36
III	Parámetros obtenidos, desviaciones estándar y coeficientes de determinación para el ajuste de la forma considerada del MHF a los casos de estudio considerados. Los números superiores corresponden a los parámetros ajustados y los números inferiores a sus desviaciones estándar. La última columna corresponde a los coeficientes de determinación.	45
IV	Coeficientes de determinación para el ajuste de los modelos enunciados. Los datos corresponden a los casos de estudio considerados. La falta de ajuste se indica por el símbolo X. Todos los ajustes se realizaron usando el paquete Berkeley Madonna versión 8.0.1.	64
V	Tiempos de dominancia relativa para los factores controladores $\omega_{n\bullet}(x, f_n p_{ni})$ y $\omega_{m\bullet}(x, f_m p_{mj})$ (véase ecuaciones 7-11). Los periodos controlados se expresaron como porcentajes de los horizontes de tiempo de los diferentes casos de estudio. Los porcentajes se presentan entre paréntesis. El subíndice i del paréntesis indica el orden en el cual es factor correspondiente fue dominante.	65

MODELO POBLACIONAL DE HETEROGENEIDAD FUNCIONAL

INTRODUCCIÓN

Para los propósitos del presente trabajo consideraremos una sola población de una especie cuyo tamaño al tiempo t se denota por medio de $x(t)$. La forma más simple de un modelo para el crecimiento de esta población es puesta en términos de una ecuación diferencial no autónoma. Esto expresa la tasa de crecimiento natural asociada $x(t)$ como una función de $x(t)$ y t :

$$\dot{x} = f(x, t) \tag{1}$$

$$x(0) = x_0,$$

siendo x_0 el tamaño de la población al tiempo $t = 0$, y $f(x, t)$, una función continua que satisface una condición de Lipschitz sobre el dominio $x(t) \geq 0$, $t \geq 0$. Comúnmente la formulación de la ecuación (1) asume que el flujo de individuos a través de las fronteras del hábitat se anula. En cualquier momento particular la tasa de crecimiento natural asociada se controla solamente por el balance de los procesos de natalidad y mortalidad. Este marco conceptual sustenta a la mayoría de los modelos de crecimiento de población tradicionales (ejemplos: Gompertz, 1825, Verhulst, 1838, Pearl y Reed, 1920, Richards, 1959). La simplicidad en estas herramientas analíticas constituye uno de los rasgos más deseables en un modelo. No obstante el crecimiento de la población observado muestra una gran diversidad de patrones de variación y la simplicidad aludida limita la posibilidad de

interpretar dicha complejidad. En general, el requisito de operatividad matemática induce formas para $f(x, t)$ que resultan ser incapaces de acomodar la compleja serie de condiciones que generan los patrones de variación observados. Para buscar la solución de este problema $f(x, t)$ podría definirse para incluir términos no lineales o estocásticos, así como retardos temporales. No obstante tales ayudas no necesariamente incrementan el poder predictivo de los modelos asociados.

Las interacciones entre los miembros en una población determinarán fundamentalmente el patrón de su abundancia. Estas interacciones se influyen por propiedades ambientales e individuales. Además la densidad es regulada por un complejo de factores que pertenecen en conjunto al sistema de la población y su medio como un todo, aunque en cualquier momento particular, uno o varios de estos factores pueden estar jugando un papel decisivo en limitar el crecimiento de la población (Berryman, 1981). El dominio de una condición dada sobre un cierto intervalo de tiempo apoya la idea de que $f(x, t)$ podría definirse por una secuencia de formas particulares que cambian a través de distintos intervalos de tiempo. Cada uno de estos intervalos se asociaría con el predominio de una condición particular. Una manera simple de lograr esto podría ser la expresión de $f(x, t)$ por medio de una función continua por intervalos. Se esperaría que el modelo resultante despliegue la heterogeneidad funcional deseada.

No obstante la construcción de tal dispositivo usando los argumentos mecanicistas parece ser imposible. Además sin un marco conceptual apropiado su caracterización sólo

podría obtenerse a un nivel empírico. En este trabajo mostramos que invocando principios ecológicos generales puede definirse $f(x,t)$ como una función continua sobre intervalos sucesivos. El paradigma resultante interpreta el crecimiento de la población en términos del balance entre procesos de natalidad o mortalidad controlados por valores extremos de factores limitantes (Polyetayev, 1971; Echavarría Heras y Gómez Alcaraz, 1979a).

La idea del control de un proceso biológico por los valores extremos de una variable o factor viene del trabajo de Justus Von Liebig (1855). Liebig observó que la tasa de crecimiento de plantas depende del nutrimento presente en mínima cantidad. Esta observación empírica derivó en la llamada *Ley del mínimo*. La determinación de un valor extremo también puede asociarse al máximo. En un estudio sobre el impacto de la fuerza del oleaje en la dinámica de la población de especies marinas, Denny y Gaines (1990) observaron que, en lugar del promedio, el parámetro pertinente es la fuerza máxima porque un individuo muere si no soporta dicha fuerza. Gaines y Denny (1993) enfatizaron que en muchos problemas ecológicos en lugar de las medidas tradicionales de tendencia central los valores extremos de una variable podrían describir mejor la dinámica pertinente. Muchos problemas evolutivos se expresan mejor mediante valores extremos. Ejemplos donde el máximo o el mínimo con frecuencia son más críticos que las medias se encuentran en problemas concernientes al estrés físico debido a bajas o altas temperaturas, bajo o alto contenido de humedad en el suelo, bajas o altas velocidades del viento, bajas o altas exposiciones al aire, baja o alta salinidad, etcétera. Además el control de un proceso biológico mediante un valor extremo incluso se ha observado en el estudio del arreglo de

estructuras celulares como las mitocondrias donde los máximos y mínimos de una reacción química periódica han sido considerados determinantes de patrones observados (Woodcock y Davis, 1978). En general cualquier factor que tiende a reducir la velocidad del crecimiento potencial en un ecosistema es llamado factor limitante. El control se ejerce por los valores mínimo y máximo que puede tomar a través de un gradiente de variación. Esta situación puede ser explicada convenientemente en lo que se refiere al estudio del comportamiento animal, donde normalmente las mediciones de una respuesta pueden trazarse contra las variables ambientales. Las curvas acampanadas resultantes dan un intervalo donde los límites superiores e inferiores definen un intervalo de tolerancia para la variable ambiental. La existencia de límites de tolerancia inferiores y superiores motivaron la generalización de la *Ley de Mínimo* en la *Ley de la Tolerancia* (Shelford, 1913). Además la interacción de los factores limitantes podría influir indirectamente en el efecto de otros factores que por sí solos no son limitantes. Este paradigma conocido como *El Principio de los Factores Limitantes* ha demostrado ser muy útil en el estudio de ecosistemas o cualquier parte de ellos (Odum, 1963, 1971). Las propiedades individuales así como las ambientales determinan las dinámicas de las poblaciones, y pueden concebirse como factores limitantes. Entre otras las propiedades ambientales incluyen alimento, arreglo espacial del hábitat y depredación. Las propiedades individuales incluyen cooperación o competencia, locomoción, alimentación, apareamiento, fecundidad y desarrollo (Berryman, 1981). Además suponemos que en el contexto general los factores limitantes para el crecimiento de la población pueden expresarse por medio de funciones que dependen del tamaño de la población y la variación ambiental.

Para concebir un marco teórico donde el crecimiento de una población sea controlado por los valores extremos de factores limitantes introduciremos $N(\mathbf{x}(t), t)$ y $M(\mathbf{x}(t), t)$ que denotarán respectivamente las pertinentes tasas de natalidad y mortalidad. Adicionalmente con $N(\mathbf{x}(t), t)$ y $M(\mathbf{x}(t), t)$ asociamos respectivamente los enteros positivos λ_n y λ_m y las ecuaciones:

$$\Omega(N) = \{\omega_{ni}(\mathbf{x}(t), F_n(t), p_{n1} \dots p_{nr}) \quad i = 1 \dots \lambda_n, r \geq 1\}, \quad (2)$$

$$\Omega(M) = \{\omega_{mj}(\mathbf{x}(t), F_m(t), p_{m1} \dots p_{ms}) \quad j = 1 \dots \lambda_m, s \geq 1\}. \quad (3)$$

Los descriptores agregados $\omega_{\bullet}(\mathbf{x}(t), F_{\bullet}(t), p_{\bullet})$ definen los factores limitantes en términos de $\mathbf{x}(t)$, el forzamiento ambiental $F_{\bullet}(t)$, y los parámetros p_{\bullet} para $i \geq 1$.

A continuación proveemos un criterio para la selección de los factores que juegan el papel decisivo en el control del crecimiento de la población. Invocando la *Ley del mínimo* utilizaremos las interpretaciones de Polietsev (1971) y suponemos que la natalidad se controla por el factor limitante que induce el menor número de nacimientos. Si también consideramos la extensión de la *Ley de la tolerancia* dada por Hutchison (1957), entonces la reducción del tamaño de la población se controlará por el factor que induce la mortalidad más alta (Echavarría Heras y Gómez Alcaraz, 1979a, Echavarría Heras *et al.*, 1994). Estas ideas pueden ayudarnos a concebir una manera de expresar el control del crecimiento de la población a través de valores extremos. De hecho podría suponerse que el cambio en el tamaño de una población es determinado por la combinación de factores limitantes que a un

momento particular inducen los más pequeños y los más grandes valores posibles que controlan respectivamente a las tasas de natalidad y mortalidad. Esto es lo que concebimos como un principio de los factores limitantes para el crecimiento poblacional. Estas ideas pueden representarse formalmente en el contexto de la ecuación (1), para los parámetros de escala positivos n y m si definimos:

$$f(x, t) = nN(x(t), t) - mM(x(t), t) \quad (4)$$

$$x(0) = x_0$$

$$N(x(t), t) = \min_t(\Omega(N)) \quad (5)$$

$$M(x(t), t) = \max_t(\Omega(M)) \quad (6)$$

donde $\Omega(N)$ y $\Omega(M)$ están dados por las ecuaciones (2) y (3) respectivamente. Las ecuaciones (4)-(6) definen $f(x, t)$ como una función continua por intervalos (Polyetayev, 1971, Echavarría Heras y Gómez Alcaraz, 1979b). En cualquier momento particular t la función definida por $f(x, t)$ expresa a través de los valores extremos de los conjuntos $\Omega(N)$ y $\Omega(M)$, los factores que juegan el papel decisivo para el control del crecimiento de la población. En el caso donde $F_\bullet(t)$ simboliza los recursos requeridos por la población para su crecimiento y siempre que el consumo induce un agotamiento del recurso la ecuación:

$$\frac{dF_\bullet(t)}{dt} = \phi\left(x, \frac{dx}{dt}, F_\bullet(t)\right) \quad (7)$$

será requerida. Se supondrá que la función $\phi(x, \frac{dx}{dt}, F_{\bullet}(t))$ se define de tal manera que en el caso estacionario para la variación de $F_{\bullet}(t)$ las ecuaciones (4)-(7) determinan una ley de variación no estacionaria $x(t)$ para la dinámica de la población.

La estructura provista introduce lo que llamamos un modelo de heterogeneidad funcional MHF. En el capítulo I se profundiza sobre el planteamiento del problema a manera de proporcionar una justificación ecológica para la formulación del modelo. En el capítulo II sugerimos una posible forma para $\Omega(N)$ y $\Omega(M)$. El capítulo III contiene un estudio de las propiedades de la versión del MHF definido en términos de un valor umbral para la variable ambiental. El capítulo IV muestra las aplicaciones a diferentes juegos de datos. En la discusión se resumen los resultados de la investigación presentada.

CAPÍTULO I. JUSTIFICACION Y ANTECEDENTES

Una de las principales metas de la ecología demográfica es la creación de modelos que describan la dinámica de una población con el fin de predecir la futura densidad de la misma (Poole, 1974). El alcance de un modelo depende de las hipótesis en las cuales se fundamenta. Si las hipótesis en las cuales se basa el modelo son muy rígidas, se tendrán fallas al aplicarlo a situaciones de cambio y el modelo no será congruente con el proceso real.

El objetivo del presente estudio es introducir modelos de crecimiento poblacional cuya estructura les permita una diversidad funcional acorde con la dinámica que pretenden describir. La idea se basa en la observación fundamental de que los modelos tradicionales mantienen a lo largo del tiempo hipótesis invariables sobre los procesos que determinan el cambio de la población, estas inflexibilidades con frecuencia ocasionan falta de concordancia entre predicciones basadas en dichos modelos y los cambios poblacionales observados. Siguiendo el comportamiento de variables macroscópicas que describen la dinámica poblacional, como lo es el tamaño de la población o bien su cantidad de biomasa, podemos constatar que sobre intervalos disjuntos de tiempo y de longitud variable se tendrán comportamientos donde la variable aludida aumenta o disminuye su tamaño, reflejando el efecto total que sobre la población ejercen una gran cantidad de factores. Tal complejidad dificulta la simplificación necesaria para poder obtener un modelo que considere los procesos implicados sin caer en una sofisticación que haga el modelo inoperante. Para modelar dicha dinámica se requiere el establecimiento de la simplificación

adecuada. Resulta evidente que un buen modelo descriptor de la dinámica aludida deberá de ser capaz de aislar en un momento dado los factores claves que la controlan. Como dichos factores tienen su propia dinámica al ser capaces de abstraerla sobre intervalos disjuntos de tiempo y en función de la misma establecer hipótesis particulares sobre el crecimiento poblacional estudiado, podremos obtener una caracterización heterogénea de la dinámica en cuestión. Si cada elemento de dicha sucesión de hipótesis puede ser invocado por la estructura de un modelo cuando sea necesario con el fin de explicar el comportamiento de la variable macroscópica escogida, tendremos entonces un modelo de heterogeneidad funcional. Resta entonces proporcionar dicha estructura, la cual deseamos integre como un todo la sucesión de hipótesis que expliquen con un sentido tanto biológico como formal el cambio poblacional observado. Para construir el modelo de crecimiento poblacional que posea la heterogeneidad funcional deseada nos basaremos en el concepto de los factores limitantes.

Para sobrevivir todo organismo requiere de un medio que reúna ciertos factores. Si todos los factores son favorables excepto uno, éste será el factor limitante que regirá la acción vital del organismo. Históricamente, el término factor limitante proviene de la llamada *Ley del mínimo* derivada del planteamiento original de Liebig (1853). Las observaciones del fisiólogo alemán Justus Von Liebig se realizaron en respuesta a una problemática generalizada en Europa durante el siglo XIX: tras varios años de cosecha las tierras productivas se volvían infértiles. Liebig indicó que año tras año al cosechar se habían removido nutrientes básicos. Bajo el título "*Principles of Agricultural Chemistry*"

publicó 50 afirmaciones enumeradas, de las cuales la más notoria fue la regla 33: *When a given piece of land contains a certain amount of all the mineral constituents in equal quantity and in an available form, it becomes barren for any one kind of plant when, by a series of crops, one only of these constituents -as for example soluble silica- has been so far removed, that the remaining quantity is no longer sufficient for a crop.* La ausencia de algún nutriente básico no podía ser reemplazada con ningún otro que apareciera en abundancia, un medio que contenía todos los nutrientes en cantidad suficiente menos uno de ellos, permitía el crecimiento de las plantas hasta que el nutriente que aparecía en cantidad insuficiente se agotara completamente. El crecimiento estaba limitado por la ausencia de algún elemento, y además, cuando había crecimiento, este último se regía por el nutriente que aparecía en menor proporción. Esta regularidad posteriormente se conoció como la *Ley del Mínimo*.

La *Ley del Mínimo* de Liebig se ha aplicado ampliamente a la ecología del fitoplancton. Brandt (1899) reconoció que la *Ley del Mínimo* debe gobernar el crecimiento de las algas oceánicas, y seleccionó el nitrógeno como el factor limitante común. Esta hipótesis de la limitación por nitrógeno fue rechazada por Nathansohn (1908) quien sugirió que existe un balance dinámico entre crecimiento y pérdidas. Desde entonces la pregunta de qué limita la productividad primaria y la biomasa fitoplanctónica en aguas naturales ha ocupado a oceanólogos y limnólogos durante un siglo (se proporciona una revisión histórica de los trabajos que relacionan la *Ley del Mínimo* y la ecología del plancton de 1899 a 1991 en De Baar, 1994). Se ha seguido el concepto de limitación por nitrógeno y su

relación con una profundidad crítica (Sverdrup, 1953), o con cinética del tipo Michaelis-Menten (Dugdale, 1967). Se han elaborado para el fitoplancton modelos de crecimiento limitado por nutrientes (Shuter 1979, Huisman y Weissing, 1999). Recientemente se ha sugerido que es un micronutriente como el hierro lo que limita la biomasa fitoplanctónica (Martin, 1991). En general, la *Ley del Mínimo* de Liebig se aplica especialmente en ecología del fitoplancton para referirse a la limitación de la cantidad de una sustancia presente en el medio relativa a la mínima cantidad de la misma requerida para la síntesis de biomasa (Falkowski *et al.*, 1992).

El fundamento de la *Ley del Mínimo*, propuesto para la deficiencia de algún nutriente, puede hacerse extensivo a otros factores ambientales. Para el fitoplancton, además de los nutrientes el crecimiento puede estar limitado por la luz (Laws y Bannister 1980, Kiefer y Mitchell 1983), específicamente por la mínima intensidad de luz que resulta crítica para cada especie en particular (Huisman y Weissing, 1994, Huisman *et al.*, 1999). La distribución de una especie puede estar en función del mínimo de un factor ambiental, por ejemplo se ha encontrado un mínimo de temperatura que limita la distribución de la tortuga *Chelydra serpentina* hacia el norte de Ontario, esta temperatura mínima no es letal para los organismos pero se requiere para la incubación de sus huevos (Bobyn y Brooks, 1994).

Existen también muchas situaciones en donde el crecimiento poblacional se ve limitado por el grado máximo que pueda alcanzar un factor ambiental. Tratándose de crecimiento limitado por el máximo de algún factor pueden citarse los efectos letales de la luz ultravioleta ambiental, por ejemplo en trabajos realizados en lagos situados a gran altitud sobre el nivel del mar se observó que las dinámicas de poblaciones de copépodos y rotíferos están limitadas por la tolerancia a la exposición a la luz ultravioleta (Cabrera *et al.*, 1997; Tartarotti *et al.*, 1999). Otro ejemplo de una situación en donde el máximo de un factor es determinante para la dinámica poblacional se observa en el efecto de la fuerza del oleaje sobre algunos invertebrados marinos: cuando la fuerza del oleaje alcanza cierta intensidad crítica se produce daño o la muerte del organismo (Denny y Gaines, 1990). Rasmusen (1977) reportó efectos deletéreos en *Zoostera marina* debido al estrés inducido por altas temperaturas ambientales; efectos similares observados en Chesapeake Bay fueron reportados por Penhale (1977), Wetzel y Penhale (1983), y Evans *et al.*, (1986) donde sensibles incrementos de temperatura causaron la disminución de la abundancia de tallos y también cambios en los patrones estacionales de abundancia en la citada fanerógama marina. Al igual que el mínimo de un factor, el máximo de un factor ambiental también puede limitar la distribución de una especie, por ejemplo en los arroyos de la región montañosa de Wyoming los salmónidos se restringen a zonas donde la temperatura del aire no exceda los 21°C por lo que se previenen importantes pérdidas de hábitat para estos peces debido al calentamiento global (Keleher y Rahel, 1996).

La simultánea acción limitante de valores extremos tanto mínimos como máximos ha sido también reportada en la literatura. Existen muchos factores ambientales cuyos valores extremos en un gradiente afectan a los organismos, como pueden ser la temperatura, la salinidad, el grado de acidez o alcalinidad, etcétera. Por ejemplo las variaciones en la salinidad generalmente son consideradas como el factor ambiental dominante en la regulación de las estructuras de comunidades acuáticas en lagos hidrológicamente cerrados; un caso de este tipo se presenta en el lago Oloidien en Kenia el cual es un lago tropical fluctuante en su nivel y en su salinidad y en donde se ha encontrado que las poblaciones locales de invertebrados bentónicos están principalmente limitadas por las condiciones presentes del hábitat cambiante en función de su capacidad osmorregulatoria (Verschuren *et al.*, 2000).

La observación de que los valores extremos del gradiente de algún factor pueden alternarse para inducir una acción limitante para un organismo fue reportada por primera vez por el ecólogo norteamericano V. E. Shelford. Este autor estableció que para el desarrollo de cada especie, cada uno de los factores ambientales relevantes debe variar sobre un intervalo óptimo. Una población decrece si el gradiente de al menos uno de tales factores ambientales se desvía de tal intervalo. Con la deficiencia del factor la población disminuye y al llegar a un nivel mínimo del factor ambiental se tiene la ausencia de la especie. De manera similar con el exceso del factor disminuye la población y cuando se alcanza un nivel máximo del factor ambiental se llega a la ausencia de la especie. El éxito de una especie se determina en gran parte por el grado de desviación del intervalo óptimo

para cada factor ambiental que influye sobre ella. Fuera de tal intervalo una especie tolera las condiciones ambientales hasta un límite mínimo de tolerancia para la deficiencia del factor y a un límite máximo de tolerancia para el exceso del mismo. Shelford llamó a este principio la *Ley de la Tolerancia* y mencionó que la *Ley del Mínimo* es un caso especial de esta ley. (Shelford, 1913).

Un ejemplo de la aplicación de la *Ley de la Tolerancia* se tiene en la acción de la concentración de cobre sobre los moluscos: el cobre en concentraciones traza es esencial para formar metaloproteínas en moluscos (Henry *et al.*, 1975) pero en concentraciones mayores es utilizado como molusquicida (Cheng y Sullivan, 1974). De acuerdo con la ley de la tolerancia basta con que al menos un factor ambiental alcance el límite de tolerancia para determinada especie para provocar la extinción de su población. Por ejemplo en lagos afectados por la lluvia ácida se han observado reducciones en el número de especies de algas, rotíferos y crustáceos (Stenson *et al.*, 1993) y también disminución o extinción de poblaciones de peces (Rask *et al.*, 1995). Dentro de los intervalos de tolerancia, la limitación puede deberse a uno o varios factores. Cuando la limitación se debe a varios factores puede haber diferente grado de importancia para la limitación por cada factor; tal es el caso de la población de la microalga *Oscillatoria agardhii* en el lago Vechten en Holanda: en diferentes periodos del año el crecimiento se ve limitado por los mínimos de temperatura, nutrientes o luz cambiando la importancia de la limitación del factor con la estación (Montealegre *et al.*, 1995). Puede haber interacción entre los efectos de los factores debido a la fisiología de los organismos, por ejemplo para el fitoplancton la

respuesta de la tasa de crecimiento a la temperatura varía de acuerdo a la salinidad (Eppley, 1972), y a las limitaciones por luz o por nutrientes (Arrigo y Sullivan, 1994).

Si en una gráfica se ilustra la respuesta de un organismo contra un determinado factor ambiental por lo general se obtiene una curva acampanada, como por ejemplo la que resulta de la respuesta de la tasa de crecimiento de microalgas con respecto a los cambios en la temperatura (Eppley, 1972). Para la respuesta a dos factores ambientales se obtendrá un volumen en un espacio tridimensional, y con la adición de más variables ambientales se incrementarían las dimensiones con la adición de un eje por cada variable. Basándose en la *Ley de la tolerancia*, Hutchison (1957) definió el nicho ecológico de un organismo como un hipervolumen n-dimensional que encierra los completos intervalos de condiciones ambientales bajo las cuales el organismo puede vivir y reproducirse exitosamente. Puede considerarse que el ambiente permanece relativamente estable para los organismos si las variaciones en los gradientes ambientales permanecen dentro de los intervalos óptimos para cada especie en particular. Cuando uno o más factores ambientales alcanzan valores tales que caen fuera de los intervalos óptimos de una especie, de acuerdo con la *Ley de la tolerancia* los factores ambientales actuarán como limitantes para el crecimiento poblacional en la medida de qué tan cercanos se encuentren a los límites de tolerancia para dicha especie. De tal manera, los valores de los factores ambientales cercanos a los límites de tolerancia se pueden concebir de un modo abstracto como los responsables fundamentales de la dinámica de la población. De la discusión anterior se desprende que nuestra conceptualización para obtener la estructura del modelo considerará que cuando

tratamos de describir el crecimiento poblacional en función de la variación de factores exógenos abióticos tendremos limitación por cada factor ambiental que se desvíe del intervalo óptimo para la especie; esto es, se tendrá limitación al crecimiento ya sea que dicha limitación se deba al mínimo o al máximo del gradiente ambiental.

Por otra parte, además de la limitación del crecimiento por factores exógenos abióticos, existe limitación por factores endógenos inherentes a la población. Al respecto se tienen efectos de inhibición de crecimiento debido al gradiente de densidad poblacional. Se emplea el término densodependencia para referirse a todos los procesos que modifican el crecimiento de una población en función del gradiente de su densidad. Tratándose de valores mínimos del gradiente, existen situaciones para las cuales la baja densidad poblacional es desfavorable para la especie. En poblaciones animales con reproducción sexual, un número reducido de individuos limitará el crecimiento de la población al no propiciar un número adecuado de encuentros, lo cual se traduce en una tasa reducida de apareamientos (Alle, 1931). A la declinación de la reproducción per capita a bajos niveles poblacionales se le conoce como el efecto de Alle. El efecto de Alle se ha reportado ampliamente en la literatura en muchas poblaciones animales (se proporciona una revisión en Fouler y Baker, 1991). Por ejemplo, se propone el efecto de Alle como explicación para los bajos niveles poblacionales de la mosca *Hexagenia bilineata* en el río Fox en Wisconsin después de la disminución de su población en 1991 (Cochran y Kinziger, 1997). Tratándose de invertebrados marinos, la lejanía entre individuos que implica la baja densidad poblacional limita la posibilidad de que el esperma alcance la vecindad de un huevo, por

ejemplo esto se ha reportado como factor limitante para la reproducción en erizos (Pfister y Bradbury, 1996) y abulones (Sheperd, 1986, Babcock y Keesing, 1999), pudiendo contribuir al colapso de una población sobreexplotada (Davis *et al.*, 1996). En pesquerías para referirse al efecto de Alle se utiliza el término depensación, introducido por Neave (1953). La depensación, al influir sobre el reclutamiento, puede disminuir las probabilidades de supervivencia de un stock poblacional pequeño y llevarlo rápidamente a la extinción (Routledge e Irvine, 1999). En años recientes se ha discutido sobre la existencia de la depensación. Myers (1993) analizó datos de 105 poblaciones de peces encontrando que sólo una mostró efectos significativos de depensación. Más aún, Myers *et al.* (1995) analizaron datos de 15 años o más de reclutamiento de 128 poblaciones de peces, mostrando que sólo en tres de ellas hubo evidencia significativa de depensación. Con base en el análisis de Myers *et al.* (1995), Myers *et al.* (1997) predijeron, en ausencia de depensación, la recuperación del stock poblacional del bacalao norteamericano *Gadus morhua* en la costa de Labrador el cual, después del colapso de su pesquería, ha estado en moratoria de pesca comercial desde 1992. Sin embargo, la recuperación prevista por Myers *et al.* (1997) no ocurrió (Shelton y Healey, 1999). La depensación es una posible explicación para la falta de recuperación de dicha población de bacalao norteamericano (Shelton y Healey, 1999). Shelton y Healey (1999) mostraron que la elección de la forma del modelo para depensación construido por Myers *et al.* (1995) exageró el poder de detección de la depensación. En general, independientemente de la posibilidad de recuperación de una población después de haber llegado a niveles mínimos de densidad, la disminución de una

población conlleva a la potencial pérdida de diversidad genética lo cual es invaluable (Colaninno, 1996).

Los efectos de inhibición del crecimiento debido a la baja densidad poblacional implican que una mayor densidad favorecerá a los individuos, teniéndose una respuesta positiva a la densodependencia. Por ejemplo, se ha reportado densodependencia positiva para el erizo rojo *Strongylocentrotus franciscanus*, lo cual obedece tanto a la disminución del efecto de Alle sobre la tasa de fertilización como al agrupamiento de los individuos ya que las espinas de los adultos protegen a los juveniles (Ebert *et al.*, 1998). Cuando el hábitat es abierto es común que las especies recurran al agrupamiento como respuesta al riesgo de depredación (Bertram, 1978; Hobson, 1978). En cambio los animales que ocupan un hábitat estructurado suelen dispersarse para reducir la capacidad de ser detectados y atrapados por los depredadores (Sih, 1987, Lima y Dill, 1990). Un ejemplo de comportamiento en hábitat abierto o estructurado lo proporcionan los juveniles del pez *Pollachius virens*, los cuales habitan junto a la costa. En marea baja tienen que distribuirse sobre la arena y presentan agrupamientos para protegerse de la depredación por aves, mientras que en marea alta pueden distribuirse entre mantos de algas y se dispersan para buscar refugio (Rangeley y Kramer, 1998).

Del estudio de poblaciones cerradas, en las cuales los individuos permanecen en su sitio natal y no pueden recurrir a la migración, proviene el concepto de regulación del tamaño de la población por respuesta negativa a la densodependencia (por ejemplo MacArthur *et al.*, 1966, Cody 1968). En poblaciones cerradas en general la alta densidad

poblacional es desfavorable ya que provoca escasez de alimento y deterioro ambiental lo cual induce altas tasas de mortalidad. La respuesta negativa a la densodependencia y la competencia intraespecífica están ligadas tanto en poblaciones vegetales como animales (Begon y Mortimer, 1986). La densodependencia negativa es común en poblaciones de parásitos (Kedy 1989) debido a la competencia intraespecífica por el consumo o control de un recurso limitado (por ejemplo Tripet y Richner, 1999), o por respuesta densodependiente de las defensas del huésped (por ejemplo Randolph, 1994). Se ha encontrado que la mayoría de las poblaciones de peces demersales se regulan a través de la densodependencia negativa durante los estadios juveniles (Myers y Cadigan, 1993). Por ejemplo, Bjørnstad *et al.* (1999) reportan que la supervivencia de los juveniles del bacalao *Gadus morhua* frente a las costas noruegas es afectada por la alta densidad poblacional, probablemente debido a la limitación del alimento, a la competencia por el hábitat y al canibalismo. En general, el canibalismo y la competencia por el alimento son dos procesos que producen mortalidad densodependiente y que parcialmente controlan el reclutamiento de poblaciones de peces, ya sean marinos o dulceacuícolas (Cushing, 1988, Frank y Leggett, 1994, Dong y De Angelis, 1998, Persson *et al.*, 2000). El canibalismo es una interacción común en comunidades ecológicas, y se conoce que se presenta en un amplio margen de filos animales desde protozoarios hasta vertebrados (Polis, 1981, Elgar y Crespi, 1992); puede servir como un mecanismo que permita que las poblaciones puedan sobrevivir por periodos de falta de alimento (Van den Bosch *et al.*, 1988), aunque se sugiere como una forma de competición intraespecífica ya que los caníbales se benefician tanto al alimentarse de las víctimas como al reducir la competencia por los recursos (Polis,

1988). El canibalismo reduce el máximo nivel de reclutamiento, a altas densidades provoca mortalidad por respuesta negativa a la densodependencia y acelera la mortalidad cuando ocurre a bajas densidades (Dong y De Angelis, 1998). El comportamiento canibalístico es entonces un proceso endógeno que intensifica la mortalidad a altas y bajas densidades y que está ligado a la competencia por el alimento.

En ecología de poblaciones y comunidades se maneja el concepto de regulación del tamaño poblacional a través de la limitación de los recursos y la competencia por los mismos (Lack, 1954, Hairson *et al.*, 1960). La limitación por los recursos es una condición indispensable para que exista la competencia. Una población está limitada por recursos si un incremento en la disponibilidad de los recursos provoca un incremento en su tasa de crecimiento. El principal recurso para la subsistencia de todo organismo consiste en la fuente de energía exterior. Los organismos autótrofos obtienen esta energía por fotosíntesis o quimiosíntesis, pudiendo entrar en competencia por el recurso de la energía como es el caso de la competencia por la luz entre especies de fitoplancton (Huisman y Weissing, 1994, Huisman *et al.*, 1999). Para los heterótrofos la energía proviene del alimento. La cantidad de alimento disponible es una variable biótica exógena a la población, sin embargo si dicha cantidad es limitada se comporta como un proceso que induce la respuesta negativa a la densodependencia. En muchos experimentos se ha encontrado crecimiento poblacional limitado por el alimento (Martin, 1987, Osemberg 1989, Boutin, 1990, Williamson *et al.*, 1996, Merrimnan y Kirk, 2000)., La limitación por alimento puede hacerse evidente después de la eliminación de una especie competidora, por ejemplo en

Panamá después de la mortalidad masiva del erizo *Diadema antillarum* en 1983-1984 se incrementaron las poblaciones de peces hervívoros, ya que estos peces se alimentaron de las algas que dejaron de consumir los erizos (Robertson, 1991). En ocasiones se observan variaciones en el tamaño poblacional después de variaciones en los factores ambientales abióticos, sin embargo el origen del cambio en el número de individuos puede deberse al cambio en la disponibilidad de alimento y no al cambio del factor ambiental mismo. Por ejemplo durante el evento El Niño de 1982-1984 disminuyó la población de la anchoveta norteña en el sur de California, esto probablemente no se debió al efecto del incremento de la temperatura sobre la anchoveta sino a la reducción en el nivel de zooplancton que le sirve de presa (Fiedler *et al.*, 1986). Otra situación de este tipo se presenta en los efectos de los eventos El niño sobre las poblaciones de roedores de las regiones semiáridas del oeste de Sudamérica: los altos niveles de precipitación pluvial incrementan las fuentes de alimento lo cual provoca notables incrementos en las poblaciones de roedores hasta que se alcanzan los límites impuestos por la respuesta negativa a la densodependencia para cada población (Lima *et al.*, 1999). Tratándose de situaciones de estrés ambiental, la limitación de alimento puede disminuir los niveles de tolerancia de los individuos, por ejemplo se ha encontrado que con limitación de alimento el díptero *Chironomus riparius* se vuelve más sensible a la toxicidad del cadmio (Postma *et al.*, 1994).

Otro proceso de mortalidad ligado a la densodependencia es la mortalidad por depredación. Por ejemplo, se ha encontrado densodependencia de la mortalidad por depredación en los juveniles del pez de arrecife *Acanthochromis polyacanthus* (Connell, 1998). La mortalidad por depredación, aunque se debe a un factor biótico exógeno a la población, es también un proceso densodependiente ya que a medida que se incrementa la población de la presa se incrementa también la depredación debido al incremento de la población del predador. Un ejemplo de ello se tiene en los resultados de los experimentos IRONEX II de fertilización en el océano. Estos se realizaron en respuesta a la hipótesis de limitación por hierro para el fitoplancton (Martin, 1991). En estos experimentos se fertilizaron en el océano áreas de 64 km² con la adición de solución de sulfato de hierro. Después de las fertilizaciones, inmediatamente se duplicaron las tasas de crecimiento del fitoplancton, resultando un incremento de la concentración de clorofila de 27 veces de su valor original (Frost, 1996). El incremento del alimento provocó un incremento en las poblaciones del zooplancton con lo cual se incrementó el pastoreo, por lo que después de una semana de la adición final de hierro las poblaciones de fitoplancton llegaron hasta los niveles que había antes de la fertilización (Cooper *et al.*, 1996). Por otra parte en poblaciones animales la depredación no sólo puede alterar el número actual de individuos, también puede alterar el tamaño futuro de la población ya que a altas presiones de depredación las presas pueden evitar la reproducción inmediata como un mecanismo adaptativo para evadir a los predadores (Magnhagen, 1991, Kokko y Ruxton, 2000).

De estas consideraciones sobre inhibición del crecimiento poblacional en función de su gradiente de densidad se tiene que en general los valores extremos del gradiente podrán limitar su crecimiento. Valores mínimos del gradiente afectarán a la población debido al efecto de Alle o al encontrarse la población en desventaja frente a poblaciones más numerosas de especies que compitan por los mismos recursos. Valores máximos del gradiente inhibirán el crecimiento poblacional a través de procesos de respuesta negativa a la densodependencia y limitación de recursos. Entonces, volviendo a la estructura que deseamos para nuestro modelo tenemos que cuando intentemos describir el comportamiento de una población en función de procesos endógenos y de variables exógenas bióticas serán determinantes los mínimos de densidad que permitan el mantenimiento de la población y los máximos de densidad que puedan alcanzarse en función de la disponibilidad de recursos.

De todo lo anterior expuesto sobre limitaciones al crecimiento de una población podemos resumir que el crecimiento poblacional está limitado por los mínimos y los máximos de los procesos, ya sean de origen exógeno o endógeno, que influyan sobre la población. De ello se deduce que todos los procesos que determinan la acción vital de una población, se presentarán en intensidades que se rigen por los mínimos o los máximos de los factores que alimentan los procesos que determinan su crecimiento. Con base en esta consideración, se aprecia que para la elaboración de un modelo de crecimiento para una población no es necesario tomar en cuenta todas las variables ambientales o demasiada información biológica. El problema se reduce a una búsqueda de aquellos procesos claves

que rigen el comportamiento de la dinámica de la interacción ecológica que nos interesa estudiar, a fin de mantener el modelo con la mayor simplicidad posible sin perder información relevante. Podemos entonces proseguir con el planteamiento del modelo de la ecuación (4), y definir los $\Omega(N)$ y $\Omega(M)$ de (5).

CAPÍTULO II. UNA CARACTERIZACIÓN DE LOS FACTORES LIMITANTES PARA EL CRECIMIENTO DE UNA POBLACIÓN

Para proponer una posible caracterización para $\Omega(N)$ (véase ecuación (2)) seguiremos el concepto de Polietayev (1971), e interpretaremos el forzamiento ambiental $F_n(t)$ en términos de la energía exterior que sirve como alimento. Su valor al tiempo t se denota por medio de $E(t)$. La energía – alimento $E(t)$ puede interpretarse como un factor limitante. De hecho los periodos de escasez de alimento promueven la inanición induciendo bajas tasas de natalidad. Supondremos que $E(t)$ se expresa en las mismas unidades que $x(t)$. Podremos entonces obtener la relación de orden entre estas dos variables. Invocando la ley del mínimo (Polyetayev, *op. cit.*), supondremos que siempre que $x(t)$ sea menor que $E(t)$, habrá suficiente energía disponible para que la población aumente su biomasa a una tasa proporcional a su tamaño $x(t)$. Si por el contrario la comparación de $x(t)$ y $E(t)$ arroja $x(t)$ mayor que $E(t)$, la energía estará limitando y la población sólo podrá incrementar su tamaño en una cantidad proporcional a $E(t)$. En este caso la intensidad de $N(x(t), t)$ es controlada por $E(t)$. En estas situaciones $E(t)$ y $x(t)$ son factores limitantes por lo que los periodos de escasez de alimento o los bajos tamaños poblaciones pueden inhibir las tasas de natalidad. La cooperación entre individuos necesaria para la reproducción podría concebirse como otra limitación al proceso de natalidad. De hecho los efectos de Alle (Alle, 1931) podrían limitar el crecimiento de la población. Estos se asocian con densidades de población inferiores a un valor crítico, lo cual inhibe el apareamiento. En otros términos, si un organismo requiere de otros de su especie para reproducirse, las

densidades bajas podrían hacer que el éxito reproductor dependiera de la probabilidad de encuentro entre dos individuos (Alle, *op. cit.*). Para representar este proceso suponemos que la limitación por apareamiento para la tasa de nacimientos puede incorporarse suponiendo que tal reproducción es proporcional a la frecuencia de encuentros entre dos individuos (Dennis, 1989). Según Volterra (1926) esto puede considerarse como proporcional al cuadrado del tamaño de la población. Entonces podremos escoger $\lambda_n = 3$ y:

$$\omega_{n1}(x(t), E(t)) = E(t) \quad (8)$$

$$\omega_{n2}(x(t), E(t)) = x(t) \quad (9)$$

$$\omega_{n3}(x(t), E(t)) = \alpha x^2(t), \quad (10)$$

siendo α una constante positiva. El parámetro $a = 1/\alpha$ será denominado como el umbral de cooperación intraespecífica. La cooperación determinada por el número de encuentros entre individuos estaría controlando el proceso de natalidad en el caso $x(t) < a$.

Para proporcionar una caracterización para $\Omega(M)$ nos referiremos a los trabajos de Echavarría Heras y Gómez Alcaraz (1979a) y Echavarría Heras *et al.* (1994) y consideraremos que a bajas densidades de población la mortalidad se determina principalmente por propiedades individuales. Podría entonces asumirse como proporcional al tamaño de la población. Por el contrario, debido a la competencia intraespecífica, las densidades por encima de una alta densidad crítica promueven deterioro ambiental y el incremento de las tasas de mortalidad (Nicholson, 1954). En tal caso puede suponerse que

la mortalidad depende del número de encuentros entre individuos. Suponemos nuevamente que eso puede ser representado en términos del cuadrado de la población. Por consiguiente podremos escoger $\lambda_m = 2$ (Echavarría Heras y Gómez Alcaraz, 1979a) y Echavarría Heras *et al.* (*op. cit.*)), con:

$$\omega_{m1}(x(t), E(t)) = x(t) \quad (11)$$

$$\omega_{m2}(x(t), E(t)) = \beta x^2(t) \quad (12)$$

donde β es una constante positiva. En lo siguiente designaremos al parámetro $b = 1/\beta$ como el umbral de competencia intraespecífica. El dominio $x(t) > b$ induce un control del proceso de mortalidad dado por el número de encuentros entre individuos.

Las ecuaciones (8) a (12) producen un total de seis formas particulares que caracterizan $f(x, t)$ sobre intervalos disjuntos contenidos en el dominio $x(t) \geq 0$. Estos modos de crecimiento particular serán denotados por medio del símbolo $f_{n(i)m(j)}(x, t)$ con $1 \leq i \leq 3$, $1 \leq j \leq 2$, y formalmente definidos por:

$$f_{n(i)m(j)}(x, t) = n\omega_{ni}(x, t) - m\omega_{mj}(x, t) \quad (13)$$

Siempre que un modo de crecimiento particular $f_{nm}(x, t)$ defina la ecuación (4) habrá una solución asociada $x_{nm}(t)$ que corresponderá al segmento de la trayectoria general $x(t)$, el cual es válido sobre el dominio sostenido por $f_{nm}(x, t)$. Cada una de las seis posibles formas para la ecuación (13) es determinada por la relación de orden entre los

parámetros a , b , y las funciones $E(t)$ y $\sqrt{aE(t)}$. Supongamos que $E(t) < a$. Entonces $E(t) < \sqrt{aE(t)} < a$, y siempre que $\sqrt{aE(t)} < x(t)$, $N(x(t), t)$ será controlada por $E(t)$. El número de encuentros entre individuos determinará las dinámicas de $N(x(t), t)$ siempre que $x(t) < \sqrt{aE(t)}$. Por otro lado para $a < E(t)$ tenemos $a < \sqrt{aE(t)} < E(t)$, y $E(t)$ controlará la natalidad si $E(t) < x(t)$. Para $a < E(t)$ el número de encuentros entre individuos controlará el proceso de la natalidad si $x(t) < a$. El tamaño de la población determinará la dinámica del proceso de natalidad sólo sobre el dominio $a < x(t) < E(t)$. La transición entre un régimen donde $M(x(t), t)$ se controla por el tamaño de la población y otro donde es determinado por los encuentros entre los individuos se dará por la ecuación $x(t) = \beta x^2(t)$. Siempre que $E(t)$ tome valores bajos el valor $\sqrt{aE(t)}$ separará el espacio fase en dos regiones diferentes. Una donde la descendencia está limitada por la inanición. Una segunda bajo el dominio de los efectos de Alle. Además la proporción ma/n será conocida como el umbral de densidad crítica (Odum y Alle, 1954, Dennis, 1989). La condición $x_0 < ma/n$ implicará la extinción de la población.

CAPÍTULO III. UN MODELO DE HETEROGENEIDAD FUNCIONAL DEFINIDO POR UN UMBRAL DE ENERGÍA- ALIMENTO E

En este trabajo nos concretamos al estudio del caso estacionario para la variación de $E(t)$. Esto lleva a considerar el caso $E(t) = E$ siendo E una constante positiva. Los casos de estudio muestran que es factible la identificación empírica de E . De acuerdo al teorema de Gauss-Markov (Walter y Pronzato, 1997) el promedio de una colección de dimensiones de $E(t)$ provee el mejor candidato para la constante E . La consideración del caso estacionario para $E(t)$ nos permitirá analizar las propiedades del MHF. Además podría considerarse que E representa el umbral para la fuente de energía externa. Definirá un régimen donde la escasez de alimento será el factor determinante que controlará la tasa de natalidad. Esto ocurrirá siempre que $E < x(t)$, mientras que para $x(t) \leq E$ la energía – alimento estará disponible para todos los individuos en la población (Polyetayev, 1971). El umbral E puede ser considerado como un valor medio para la función $E(t)$ tomado a través de un largo periodo de tiempo. Por otra parte muchas situaciones experimentales proporcionan ejemplos donde la energía – alimento se mantiene a un nivel constante. Una descripción detallada de las propiedades de la forma resultante para el MHF se proporciona a continuación. Se describirán configuraciones del espacio fase, los modos de crecimiento asociados, las condiciones paramétricas que dan lugar a estos ordenamientos, la existencia y singularidad de soluciones y el análisis cualitativo del comportamiento de las trayectorias. El juego completo de condiciones paramétricas que sostienen este último análisis se encuentra en el apéndice.

Considérese al modelo de las ecuaciones (4) – (13) para el caso donde $E(t) = E$. En la Tabla I se presentan los modos de crecimiento $f_{nm}(x, t)$ y los segmentos de trayectorias $x_{nm}(t)$ asociados y determinados por la ecuación $\dot{x}_{nm}(t) = f_{nm}(x, t)$. Denotaremos por medio de $\Theta(p_1 \dots p_s)$, $1 \leq s \leq 4$ el juego completo de parámetros, definiendo $\Omega(N)$ y $\Omega(M)$. Las desigualdades que dan $N(x(t), t)$ y $M(x(t), t)$ determinan un juego de relaciones de orden para los parámetros en Θ . Consideraremos la k -ésima relación de orden y denotémosla por medio de $\mathcal{O}_k(p_{1k}, \dots, p_{qk})$ siendo p_{ik} para $1 \leq i \leq q$ y $1 \leq k \leq 4$, la i -ésima selección de un parámetro en Θ que se ha incluido en \mathcal{O}_k . Por otra parte un ordenamiento particular \mathcal{O}_k induce una partición del dominio $x(t) \geq 0$ dentro de regiones disjuntas en la forma:

$$R_l(\mathcal{O}_k) = \{x(t) | p_{lk} \leq x(t) < p_{l+1,k}\} \quad (14)$$

para $0 \leq l \leq q \leq s$ con $R_0(\mathcal{O}_k) = [0, p_{1k})$ y $R_q(\mathcal{O}_k) = [p_{qk}, \infty)$. La Tabla II presenta la serie de ordenamientos $\Pi(\mathcal{O}_k) = U_i R_i(\mathcal{O}_k)$, los cuales definen las posibles configuraciones del espacio fase. Una región particular $R_l(\mathcal{O}_k)$ es el dominio de un modo de crecimiento asociado $f_{nm}(x, t)$ con su correspondiente segmento de trayectoria $x_{nm}(t)$. La Tabla II incluye las secuencias de segmentos de trayectorias $x_{nm}(t)$ para cada representación de la relación $\Pi(\mathcal{O}_k)$. La figura 1 proporciona ejemplos de configuraciones del espacio fase asociados a relaciones de orden paramétricas. A partir del valor inicial x_0

y a medida que t tiende a infinito, una trayectoria para el FDM estará dada por una sucesión característica de segmentos $x_{nm}(t)$. Ejemplos típicos de estos arreglos se muestran en las figuras 1b), 1d).

Concerniendo a la existencia y unicidad de soluciones notamos que $N(x(t), t)$ y $M(x(t), t)$ son continuas en R^2 . Entonces entre las fronteras de las regiones adyacentes $R_\bullet(\mathcal{O}_\bullet)$ tenemos transiciones continuas entre los diferentes modos de crecimiento $f_{nm}(x, t)$. Considere una clasificación particular \mathcal{O}_k . La condición inicial x_0 necesariamente pertenecerá a uno de los intervalos en $\Pi(\mathcal{O}_k)$ que se supone está ligado a $R_l(\mathcal{O}_k)$. Subsecuentemente $N(x, t)$, $M(x, t)$ y sus derivadas parciales con respecto a x son continuos en el interior de $R_l(\mathcal{O}_k) \times R$, entonces sobre este dominio particular hay una única trayectoria que satisface la condición inicial dada (Sánchez, 1968). Sin pérdida de generalidad suponemos también que la trayectoria está aumentando y que $R_l(\mathcal{O}_k)$ no contiene una solución de equilibrio (vea figura 1 b)). Entonces las propiedades de continuidad invocadas implicarían la existencia de un punto t_l para el cual tendríamos $x(t_l) = p_{l+1,k}$. Esto definirá una condición inicial para el modo de crecimiento asociado a la región $R_{l+1}(\mathcal{O}_k)$. Ahora las propiedades de continuidad mencionadas también serán válidas al interior de $R_{l+1}(\mathcal{O}_k) \times R$. Consecuentemente hay una única trayectoria que no sólo satisface la condición inicial $x(0) = x_0$ sino que también se acerca a una solución de equilibrio en $R_{l+1}(\mathcal{O}_k)$, o de la misma manera, cruzará la frontera superior de esa región a

cierto tiempo t_{l+1} para lo cual debemos tener $x(t_{l+1}) = p_{l+2,k}$ (véase figura 1 b)). El argumento se repite de nuevo, y consecuentemente existe una única solución al modo de MHF considerado que satisface la condición inicial $x(0) = x_0$.

Dependiendo de la relación de orden \mathcal{O}_k considerada son posibles los equilibrios estables o inestables. La solución también podría acercarse a cero de manera asintótica en los casos con dinámica de extinción. Generalmente el comportamiento cualitativo de las trayectorias es determinado por \mathcal{O}_k , la relación de orden entre n y m , y otras condiciones concomitantes satisfechas por las soluciones de equilibrio. Estas condiciones están asociadas al equilibrio estable o inestable, así como a la dinámica de extinción. El apéndice contiene 82 condiciones paramétricas etiquetadas, las cuales determinan todos los posibles comportamientos de las trayectorias. El elemento puesto entre paréntesis en cada etiqueta **(ai)**, **(bi)**, **(ci)** o **(di)**, $1 \leq i \leq 4$, liga la condición paramétrica a una de cuatro posibles configuraciones del espacio fase. Estas configuraciones se muestran en la figura 2. A continuación se proporciona una descripción general de estos casos.

La figura 2 a) muestra la configuración del espacio fase definida por las condiciones paramétricas con un elemento entre paréntesis en la forma **(ai)** para $1 \leq i \leq 3$. Todas las trayectorias con x_0 mayor que la densidad crítica ma/n se aproximarán a un punto de equilibrio estable. Para el caso donde el equilibrio estable corresponde al modo de crecimiento $f_{n(1)m(1)}(x, t)$ (véase Tabla I) asociamos el elemento **(a1)**. Emplearemos **(a2)** para identificar el caso donde la solución de equilibrio estable se asocia al modo de

crecimiento $f_{n(1)m(2)}(x, t)$. Finalmente la etiqueta (a3) identificará la situación donde la solución de equilibrio corresponde al modo de crecimiento $f_{n(2)m(2)}(x, t)$. Para esta configuración la densidad crítica ma/n correspondiente a la solución de equilibrio para el modo de crecimiento $f_{n(3)m(1)}(x, t)$, representa un umbral de extinción. Todas las trayectorias con $ma/n < x_0$ se acercan a la solución de equilibrio mientras la condición $x_0 < ma/n$ determina la extinción para todas las relaciones de orden \mathcal{O}_k .

La figura 2 b) ilustra una configuración de espacio fase para la cual asociamos los elementos entre paréntesis (b1) o (b2) $i=1,2$ en las etiquetas del apéndice. Esta configuración separa el espacio fase en tres regiones adyacentes. Un dominio $ma/n \leq x_0 \leq p$ con trayectorias que permanecen en x_0 . La frontera superior p representa un equilibrio inestable. La frontera inferior del dominio referido se define por la densidad crítica ma/n . Esta define un régimen de extinción. Para el caso donde tenemos la coexistencia de la condición $n = m$ y el modo de crecimiento $f_{n(2)m(1)}(x, t)$, asociamos el indicador (b1). La entrada (b2) es similarmente asociada a la coexistencia de la condición $nb = ma$ y el modo de crecimiento $f_{m(3)m(2)}(x, t)$.

La figura 2 c) muestra una configuración del espacio fase identificada por las etiquetas del apéndice con el elemento (c). La razón ma/n representa un punto de equilibrio inestable. Las trayectorias se aproximan de manera asintótica a ma/n por arriba.

Las trayectorias para la dinámica de extinción ocurren siempre que x_0 es menor que ma/n .

La figura 2 d) ilustra un caso de dinámica de extinción pura. Todas las etiquetas del apéndice con un elemento **(di)** $i = 1, \dots, 4$ identifican este comportamiento. Este ocurre siempre que $n < m$, una condición etiquetada con el elemento entre paréntesis **(d1)**. Una segunda condición de extinción toma lugar siempre que $b < ma/n$. Esto es etiquetado por medio del indicador **(d2)**. Un tercer caso tendrá lugar cuando $\sqrt{aE} < ma/n$. Para esta situación asociamos la entrada **(d3)**. El parámetro \sqrt{aE} representa un umbral de inanición, los tamaños poblacionales por debajo de \sqrt{aE} determinarán la extinción. Finalmente puede tenerse la ocurrencia simultánea de las condiciones **(d2)** y **(d3)** para llevar la población a la extinción. Esta situación es identificada por el campo **(d4)**.

Tabla I. Modos de crecimiento $f_{n(i)m(j)}(x, t)$, segmentos de trayectoria asociados $x_{nm}(t)$ y soluciones de equilibrio para el MHF en el caso $E(t) = E$.

Modo de crecimiento $f_{nm}(x, t)$:	Segmento de trayectoria asociado $x_{nm}(t)$	Solución de equilibrio
$f_{n(1)m(1)}(x, t) = nE - mx(t)$	$x(t) = x_0 e^{-mt} + \frac{nE}{m} (1 - e^{-mt})$	$\frac{nE}{m}$
$f_{n(1)m(2)}(x, t) = nE - \left(\frac{m}{b}\right)x^2(t)$	$x(t) = \frac{\sqrt{nm b E} + \sqrt{nm b E} C e^{-2\frac{t}{b}\sqrt{nm b E}}}{m - m C e^{-2\frac{t}{b}\sqrt{nm b E}}}$ $C = \frac{x_0 m - \sqrt{nm b E}}{x_0 m + \sqrt{nm b E}}$	$\sqrt{\frac{nEb}{m}}$
$f_{n(2)m(1)}(x, t) = (n - m)x(t)$	$x(t) = x_0 e^{(n-m)t}$	
$f_{n(2)m(2)}(x, t) = nx(t) - \left(\frac{m}{b}\right)x^2(t)$	$x(t) = \frac{nb}{m - \left(m - \frac{nb}{x_0}\right)e^{-nt}}$	$\frac{nb}{m}$
$f_{n(3)m(1)}(x, t) = \frac{n}{a}x^2(t) - mx(t)$	$x(t) = \frac{ma}{n - \left(n - \frac{ma}{x_0}\right)e^{mt}}$	$\frac{ma}{n}$
$f_{n(3)m(2)}(x, t) = \left(\frac{n}{a} - \frac{m}{b}\right)x^2(t)$	$x(t) = \frac{x_0}{1 - x_0 \left(\frac{n}{a} - \frac{m}{b}\right)t}$	

Tabla II. Relaciones de orden entre los parámetros básicos a , b , E y \sqrt{aE} , configuraciones asociadas del espacio fase $\Pi(\mathcal{O}_k)$ y las correspondientes secuencias de segmentos de trayectoria $x_{n(i)m(j)}(t)$ para la forma expuesta del MHF. En los casos donde se tiene una dinámica de extinción el orden de los segmentos de trayectoria es a la inversa iniciando desde el que está asociado a la condición inicial x_0 (para detalles véase el apéndice).

Relación de orden	Configuración $\Pi(\mathcal{O}_k)$	Secuencia de segmentos de trayectoria
$\mathcal{O}_1(a, \sqrt{aE}, E, b)$	$0 < a < \sqrt{aE} < E < b < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(1)m(1)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_2(a, \sqrt{aE}, E = b)$	$0 < a < \sqrt{aE} < E = b < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_3(a, \sqrt{aE}, b, E)$	$0 < a < \sqrt{aE} < b < E < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_4(a, \sqrt{aE} = b, E)$	$0 < a < \sqrt{aE} = b < E < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_5(a, b, \sqrt{aE}, E)$	$0 < a < b < \sqrt{aE} < E < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(2)m(1)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_6(b = a, \sqrt{aE}, E)$	$0 < b = a < \sqrt{aE} < E < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_7(b, a, \sqrt{aE}, E)$	$0 < b < a < \sqrt{aE} < E < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(2)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(2)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_8(a = \sqrt{aE} = E, b)$	$0 < a = \sqrt{aE} = E < b < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(1)m(1)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_9(a = \sqrt{aE} = E = b)$	$0 < a = \sqrt{aE} = E = b < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.
$\mathcal{O}_{10}(b, a = \sqrt{aE} = E)$	$0 < b < a = \sqrt{aE} = E < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t)$.

Tabla II (continuación). Relaciones de orden entre los parámetros básicos a , b , E y \sqrt{aE} , configuraciones asociadas del espacio fase $\Pi(\mathcal{O}_k)$ y las correspondientes secuencias de segmentos de trayectoria $x_{n(i)m(j)}(t)$ para la forma expuesta del MHF. En los casos donde se tiene una dinámica de extinción el orden de los segmentos de trayectoria es a la inversa iniciando desde el que está asociado a la condición inicial x_0 (para detalles véase el apéndice).

Relación de orden	Configuración $\Pi(\mathcal{O}_k)$	Secuencia de segmentos de trayectoria
$\mathcal{O}_{11}(E, \sqrt{aE}, a, b)$	$0 < E < \sqrt{aE} < a < b < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(1)m(1)}(t),$ $x_{n(1)m(1)}(t), x_{n(1)m(2)}(t).$
$\mathcal{O}_{12}(E, \sqrt{aE}, b = a)$	$0 < E < \sqrt{aE} < a = b < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(1)m(1)}(t),$ $x_{n(1)m(2)}(t).$
$\mathcal{O}_{13}(E, \sqrt{aE}, b, a)$	$0 < E < \sqrt{aE} < b < a < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(1)m(1)}(t),$ $x_{n(1)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t).$
$\mathcal{O}_{14}(E, b = \sqrt{aE}, a)$	$0 < E < \sqrt{aE} = b < a < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(1)m(2)}(t),$ $x_{n(1)m(2)}(t).$
$\mathcal{O}_{15}(E, b, \sqrt{aE}, a)$	$0 < E < b < \sqrt{aE} < a < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(2)}(t),$ $x_{n(1)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t).$
$\mathcal{O}_{16}(b = E, \sqrt{aE}, a)$	$0 < E = b < \sqrt{aE} < a < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t),$ $x_{n(1)m(2)}(t).$
$\mathcal{O}_{17}(b, E, \sqrt{aE}, a)$	$0 < b < E < \sqrt{aE} < a < \infty$	$x_{n(3)m(1)}(t), x_{n(3)m(2)}(t), x_{n(3)m(2)}(t),$ $x_{n(1)m(2)}(t), x_{n(1)m(2)}(t).$

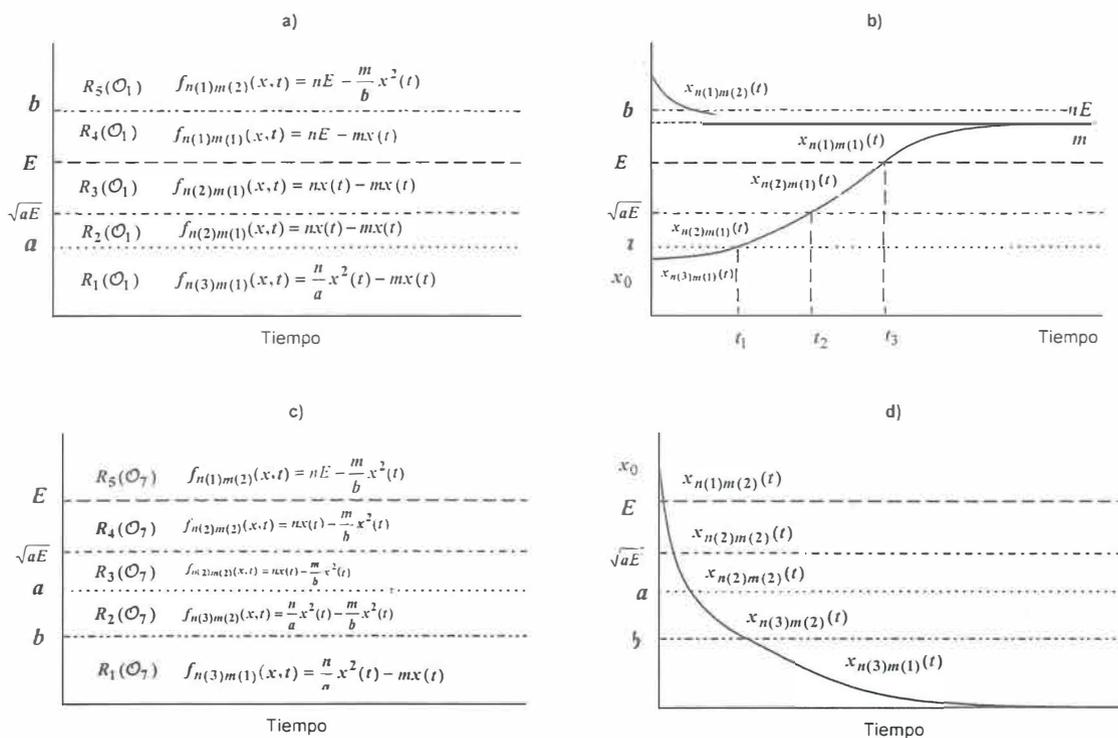


Figura 1. Configuraciones del espacio fase $\Pi(\mathcal{O}_k)$ para los órdenes paramétricos \mathcal{O}_1 (en a)) y \mathcal{O}_7 (en c)). También se muestran las regiones involucradas $R_l(\mathcal{O}_k)$ con sus correspondientes modos de crecimiento $f_{nm}(x,t)$. Se ejemplifican las trayectorias para las condiciones paramétricas A3(a5) (en b)) y G13(d2) (en d)). Estas ilustraciones muestran la secuencia de los segmentos de trayectoria, los cuales conforman una trayectoria completa $x(t)$ para $t \geq 0$. La trayectoria mostrada en b) cambia sus modos de crecimiento a los tiempos t_i $i = 1, 2, 3$.

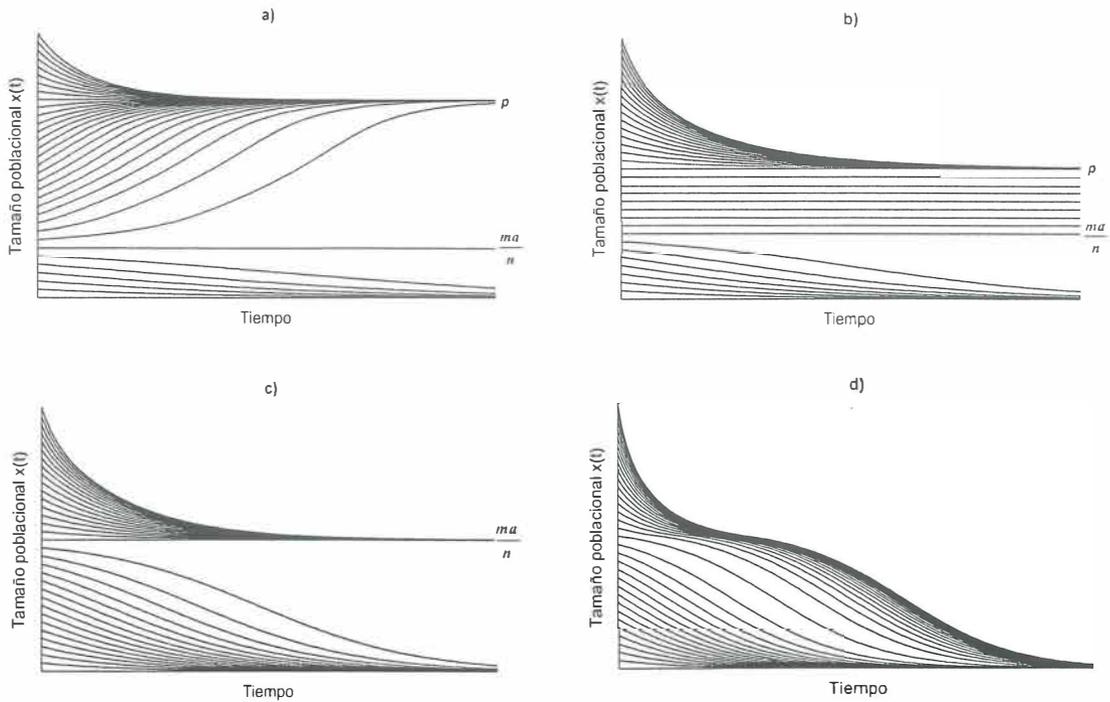


Figura 2. Comportamientos de las trayectorias como lo determinan las condiciones paramétricas para el MHF en el caso $E(t) = E$. **a)** Tendencia hacia un punto de equilibrio estable, con un umbral de extinción para bajas densidades. **b)** Existencia de un intervalo de estabilidad neutral $p \leq x_0 \leq ma/n$, donde las trayectorias permanecen en el tamaño inicial de la población x_0 . La extinción ocurre cuando x_0 está situada por debajo de la frontera inferior de tal intervalo. **c)** Tendencia hacia un punto de equilibrio inestable. Tamaños poblacionales por debajo de ese punto determinan la extinción. **d)** Dominio de extinción total cuando la población es llevada a la extinción para cualquier valor inicial de tamaño poblacional.

CAPÍTULO IV. CASOS DE ESTUDIO

Para el primer ejemplo se usaron datos del trabajo de Gause (1934), tomados de Krebs (1994). Gause estudió el crecimiento de poblaciones de *Paramecium aurelia*. Los datos corresponden a una de sus poblaciones experimentales. Al inicio del experimento se colocaron 20 paramecios en un tubo con 5 cc de solución salina. Cada día se agregó una cantidad constante de bacterias para que sirvieran de alimento, las cuales no podían multiplicarse en la solución salina. El cultivo se incubó a 20°C por 16 días, y cada dos días se lavó con solución salina para remover los productos de desecho. El ajuste del MHF, con $r^2 = 0.99$, se muestra en la figura 3. Los datos se expresaron en: No. *Paramecium* / 0.5 cc. La escala de tiempo está en días. La relación de orden paramétrica obtenida fue $x_0 < a < \sqrt{aE} < E < b$, con $m < n$. Se tiene una secuencia de modos de crecimiento $\mathcal{O}_1(a, \sqrt{aE}, E, b)$ (Tabla II). El comportamiento de las trayectorias es de acuerdo a la condición **A1(a2)** (véase el apéndice). El crecimiento de la población inició en la región $R_0(\mathcal{O}_1) = [0, a)$ con limitación por baja densidad poblacional siguiendo el modo de crecimiento $f_{n(3)m(1)}(x, t)$, pero por encima de la densidad crítica ma/n , por lo que el tamaño de la población se incrementó. Para el día 2 el crecimiento de la población fue ilimitado en la región $R_1(\mathcal{O}_1) = [a, \sqrt{aE})$ y de acuerdo al $f_{n(2)m(1)}(x, t)$. Por la mitad del día 2 se alcanzó el umbral \sqrt{aE} y $x(t)$ entró en la región de crecimiento $R_2(\mathcal{O}_1) = [\sqrt{aE}, E)$. Sin embargo esto no implicó una transición en el modo de crecimiento (Tabla I). La limitación por energía se alcanzó al día 3 teniéndose el

crecimiento de la población en la región $R_3(\mathcal{O}_1)=[E, b)$ y de acuerdo al modo $f_{n(1)m(1)}(x, t)$. Por el fin del día 4 el crecimiento de la población alcanzó el umbral b y el crecimiento comenzó a ser limitado por la mortalidad densodependiente en la región del espacio fase $R_4(\mathcal{O}_1)=[b, \infty)$ asociada al modo de crecimiento $f_{n(1)m(2)}(x, t)$. La solución de equilibrio en esta región en el valor de $\sqrt{(nEb)/m}$ fue prácticamente alcanzada por el fin del día 14. El ajuste muestra que el control del crecimiento fue principalmente debido al factor energía (alimento), con limitación por mortalidad densodependiente.

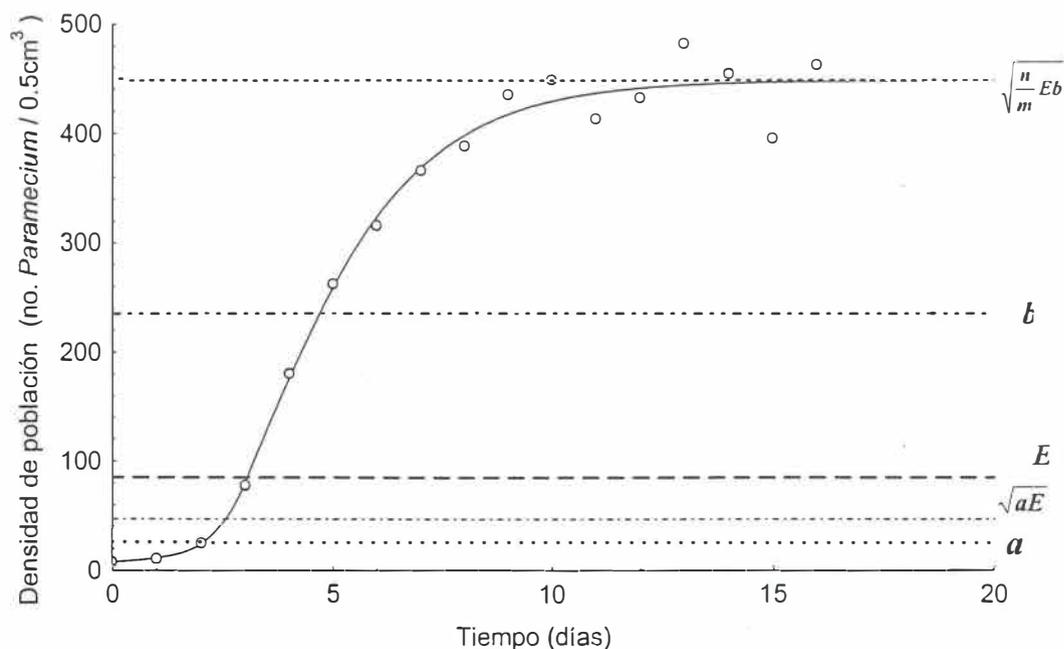


Figura 3. Ajuste del MHF a datos tomados de Gause (1934) del crecimiento de una población experimental de *Paramecium aurelia*.

Un segundo ejemplo se basó en el estudio de Armstrong (1964). Él mantuvo en recipientes poblaciones asexuales de la planaria *Dugdesia tigrina*. Cada recipiente contenía 120 cc de agua y fueron mantenidos a una temperatura de aproximadamente 25°C por 102 días. Cada dos días se proporcionó a cada población una cantidad constante de alimento, al terminar los periodos de alimentación se limpiaron los recipientes y se contabilizaron los organismos. Cada población inició con 35 gusanos planos. La reproducción fue sólo por fisión transversal, consistiendo en la división del organismo para producir una cola que posteriormente se desarrolla hasta convertirse en un nuevo individuo. Para los censos se consideraron colas a todos los organismos productos de fisión reciente que aún no tenían suficiente desarrollo como para alimentarse. En el experimento se agregaron colas a las poblaciones para incrementar artificialmente la eficiencia de reproducción. Debido a que este método representa una adición exógena de biomasa, para ajustar el MHF se utilizaron datos de la población control denominada 1-0 a la cual no se le agregaron colas. El ajuste a los datos expresados en número de gusanos capaces de alimentarse, con el cual se obtuvo $r^2 = 0.98$, se muestra en la figura 4. El tiempo está en días. La relación paramétrica obtenida fue $a < \sqrt{aE} < x_0 = b < E$ con $m < n$. Entonces tenemos un modelo tipo $\mathcal{O}_3(a, \sqrt{aE}, b, E)$ (Tabla II). El comportamiento de la trayectoria fue de acuerdo a la condición $C1(a2)$ (véase el apéndice). En este ejemplo, el crecimiento de la población inició en la región $R_3(\mathcal{O}_3) = [b, E)$ donde el control se mantiene por la mortalidad densodependiente y la dinámica está dada por el modo $f_{n(2)m(2)}(x, t)$. La limitación de la natalidad por el factor energía fue alcanzada al día 64 cuando $x(t)$ entró en la región

$R_4(\mathcal{O}_3) = [E, \infty)$, donde la dinámica permanece bajo el control del modo $f_{n(1)m(2)}(x, t)$.

El experimento finalizó antes que el tamaño de la población se estabilizara en el valor de equilibrio asociado de $\sqrt{(nEb)/m}$. La mortalidad natural durante el periodo de estudio se debió al canibalismo de colas. El canibalismo puede ser considerado como una forma de mortalidad densodependiente inducida por una alta competencia intraespecífica. Esto es explicado por el valor de b , comparable al valor de x_0 (Tabla III). El autor conjeturó acerca de la escasez de alimento para la población cuando ésta alcanzó niveles cercanos al equilibrio. De hecho el MHF identifica un umbral de energía E muy similar al nivel de equilibrio. Como una conclusión la regulación de la población pudo deberse principalmente a la mortalidad densodependiente con poca limitación por alimento. La reproducción asexual resta importancia a la cooperación intraespecífica. Esto se corrobora por el bajo valor de umbral ma/n , el cual arroja un valor coherente de medio gusano.

Los datos para el siguiente ejemplo se tomaron del estudio de Huisman (1999) y corresponden al crecimiento de poblaciones experimentales del alga verde unicelular *Chlorella vulgaris*. Las poblaciones crecieron en cultivos continuos. Se incubaron por 20 días a 20°C, y se proveyeron con abundancia de nutrientes y una fuente suficiente de CO₂. La limitación al crecimiento se debió entonces exclusivamente a la energía luminosa incidente. Se seleccionaron los datos de la población designada como G. El ajuste resultante, con $r^2 = 0.99$, se muestra en la figura 5.

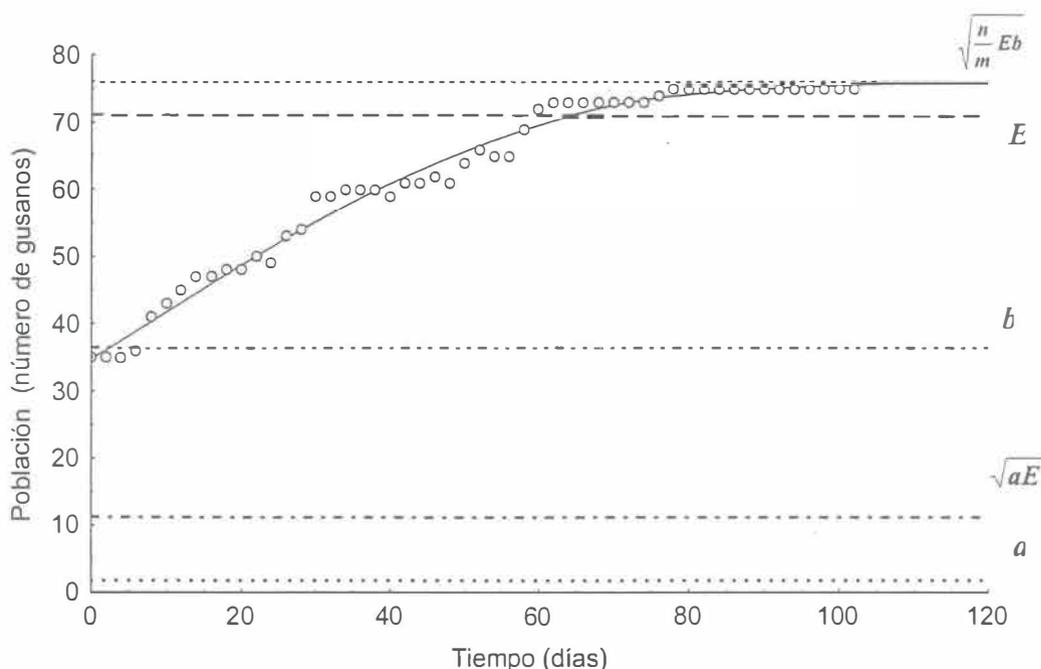


Figura 4. Ajuste del MHF a datos tomados de Armstrong (1964) del crecimiento de una población experimental de la planaria *Dugesia tigrina*.

La forma de la relación paramétrica obtenida fue $a < x_0 < \sqrt{aE} < E < b$, con $m < n$. La secuencia de modos de crecimiento correspondió entonces a $\mathcal{O}_1(a, \sqrt{aE}, E, b)$ (Tabla II). El comportamiento de la trayectoria estuvo de acuerdo a la condición **A3(a1)** (véase el apéndice). Debido a que x_0 estuvo colocada fuera de la región asociada a $f_{n(3)m(1)}(x, t)$, no se tuvieron efectos de limitación por baja densidad. Además la población inició en la región $R_2(\mathcal{O}_1) = [\sqrt{aE}, E)$ siguiendo el modo $f_{n(2)m(1)}(x, t)$ para la dinámica controlada solamente por el tamaño de la población.

Tabla III. Parámetros obtenidos, desviaciones estándar y coeficientes de determinación para el ajuste de la forma considerada del MHF a los casos de estudio considerados. Los números superiores corresponden a los parámetros ajustados y los números inferiores a sus desviaciones estándar. La última columna corresponde a los coeficientes de determinación.

Casos de estudio.	Parámetros ajustados.						r^2
	x_0	n	m	E	a	b	
Gause, 1934.	8.209	1.330	0.1320	85.14	25.94	235.2	0.99
	0.6469	0.0481	0.0192	3.391	2.955	31.21	
Armstrong, 1964.	34.78	0.03468	0.01555	71.09	1.774	36.48	0.98
	0.3598	0.0006	0.0014	0.2997	3.824	3.723	
Huisman, 1999.	0.3188	1.050	0.3200	5.170	0.2726	138.2	0.99
	0.0596	0.0455	0.0085	0.2501	0.0783	14.23	
Pearl, 1927.	9.347	0.2225	0.03577	1028	16.23	52.84	0.99
	0.4804	0.0080	0.0059	82.15	2.037	6.910	
Davidson, 1938.	148.7	0.5189	0.06090	234.9	697.6	1432	0.83
	3.716	0.0519	0.0063	21.84	47.88	22.62	
Southwick, 1955. Población C	168.3	0.01561	0.005165	2559	465.3	1105	0.99
	10.84	0.0004	0.0006	53.84	56.91	113.1	
Southwick, 1955. Población D	154.4	0.02742	0.004524	2569	861.3	550.3	0.99
	9.82	0.0012	0.0005	76.64	42.04	49.59	
Lidicker, 1966.	215.4	0.1151	0.02407	382.5	134.8	24.20	0.95
	0.3946	0.0059	0.0012	181.2	2.776	1.924	
Hughes y Tanner, 2000.	190.2	0.4483	0.2489	574.5	393.1	214.5	0.91
	5.581	0.0598	0.0194	33.21	20.10	35.66	

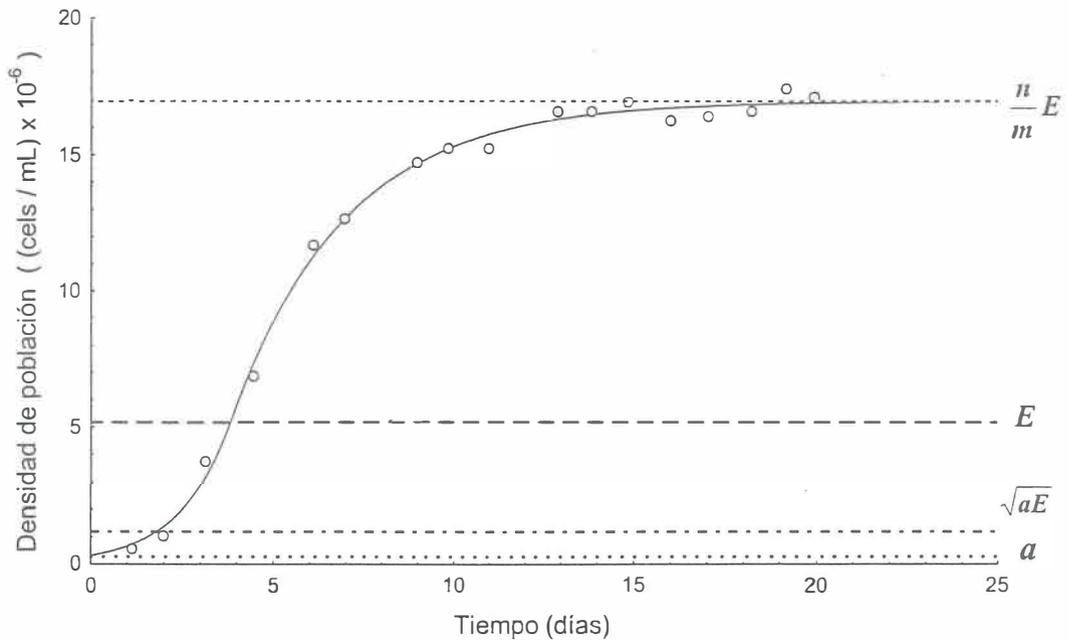


Figura 5. Ajuste del MHF a datos sobre el crecimiento de una población experimental del alga verde unicelular *Chlorella vulgaris* (Huisman, 1999).

La limitación por energía para la natalidad en la región $R_3(\mathcal{O}_1)=[E, b)$ y una dinámica dada por $f_{n(1)m(1)}(x, t)$ fue alcanzada al fin del día 3. El valor del equilibrio en nE/m se logró prácticamente al final del día 18, con regulación debida al factor energía y mortalidad dominada por propiedades individuales. Para este organismo fotosintético, la síntesis de biomasa requiere una combinación de factores como luz, CO_2 y nutrientes. El umbral E podría definirse ciertamente como la biomasa mínima equivalente de cualquiera de estos factores limitantes. Debido a que en este caso hubo suficientes CO_2 y nutrientes, el umbral E puede ser interpretado como un nivel de luz. De hecho el ajuste del MHF indicó

que la limitación al crecimiento solamente fue debida al factor energía. Esto corroboró la suposición de Huisman (*op. cit.*) que el crecimiento de la población estuvo limitado exclusivamente por la luz incidente.

Consideraremos ahora el ajuste del MHF a datos de Pearl (1927), tomados de Krebs (1994). Peral mantuvo poblaciones de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* en botellas con levadura como alimento. A los datos resultantes Pearl ajustó el modelo logístico. Este ajuste fue criticado por Sang (1950) argumentando que la levadura usada como alimento no permaneció constante sino que fue en sí misma una población creciente. Además la composición de la levadura varió con la edad del cultivo. Se aplicó el MHF considerando que la constante E representa un umbral que define un régimen de dominancia del proceso de natalidad por el factor energía. El ajuste, con $r^2 = 0.99$, se muestra en la figura 6. Los datos están expresados en número de moscas adultas. El tiempo está en días. La relación paramétrica obtenida fue $x_0 < a < b < \sqrt{aE} < E$ con $m < n$, por lo que se tiene una secuencia de modos de crecimiento $\mathcal{O}_5(a, b, \sqrt{aE}, E)$ (Tabla II). El comportamiento de la trayectoria estuvo determinado por la condición etiquetada como $E3(a3)$ (véase el apéndice). El crecimiento de la población inició en la región $R_0(\mathcal{O}_5) = [0, a)$ con natalidad bajo limitación por baja densidad y siguiendo el modo $f_{n(3)m(1)}(x, t)$. Dado que x_0 fue mayor que el umbral de densidad crítica ma/n , el tamaño de la población se incrementó. Este modo cambió por la mitad del día 4. Entonces el crecimiento pasó a ser geométrico dentro de la región $R_1(\mathcal{O}_5) = [a, b)$ donde sostiene el

modo $f_{n(2)m(1)}(x, t)$. Por la mitad del día 10 el tamaño de la población alcanzó la región $R_2(\mathcal{O}_5) = [b, \sqrt{aE}]$, donde las condiciones para la dominancia de $f_{n(2)m(2)}(x, t)$ son válidas con mortalidad densodependiente. El valor \sqrt{aE} fue rebasado al día 16 y $x(t)$ entró en la región $R_3(\mathcal{O}_5) = [\sqrt{aE}, E]$. Sin embargo esto no representó una transición para el modo de crecimiento (Tabla II). El experimento finalizó antes de que el tamaño de la población se estabilizara en esta región en el valor nb/m . El ajuste mostró que la población fue regulada exclusivamente por la mortalidad densodependiente. En contraposición a Sang (*op. cit.*) el ajuste del MHF muestra que la energía no fue un factor decisivo por lo que se puede concluir que las fluctuaciones en la energía – alimento no tuvieron una influencia determinante en la dinámica mostrada por la población. Además los bajos valores de a y b muestran que el crecimiento ocurrió principalmente en las regiones correspondientes al modo $f_{n(2)m(2)}(x, t)$, similar al modelo logístico. De hecho para $f_{n(2)m(2)}(x, t)$, el parámetro n es equivalente a r y el equilibrio nb/m es empíricamente equivalente a K . El ajuste original de Pearl (*op. cit.*) identifica un valor de 341.6 para el equilibrio asintótico K . Si se aplica el mismo método de regresión utilizado para ajustar el MHF al ajuste del modelo logístico a los datos considerados, se obtiene $K = 330$, $x_0 = 6.187$ y $r = 0.219$. Quizá la diferencia en el K se deba a ruido agregado a los datos obtenidos de la gráfica en Krebs (*op. cit.*). En todo caso el valor obtenido de K es similar al valor asintótico provisto por el ajuste del MHF. No obstante en este ajuste la energía no determina tal equilibrio.

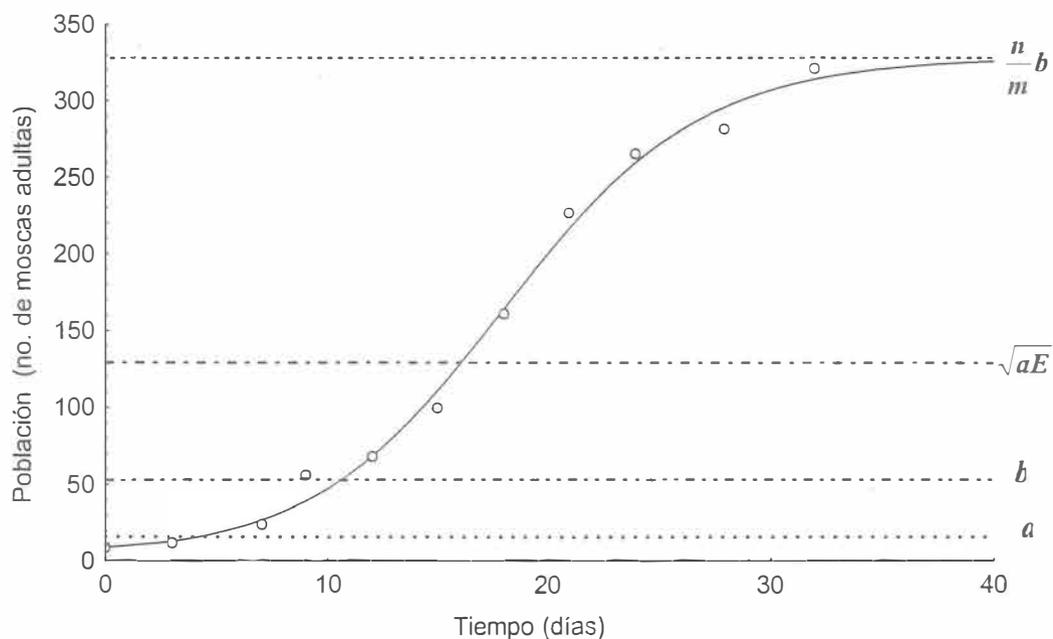


Figura 6. Ajuste del MHF a datos de Pearl (1927) sobre el crecimiento de una población experimental de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*.

La aplicación del MHF sostiene la suposición que en el experimento de Pearl la energía – alimento no provee un criterio para definir una capacidad de carga. Además el nivel de equilibrio es expresado como una función de los parámetros de escala m , n y el umbral b .

El siguiente ejemplo trata sobre datos de una población que creció en el medio natural. Se consideró el crecimiento de una población de ovejas introducida en Tasmania. Los datos provienen de Davidson (1938) y fueron tomados de Odum (1971), y representan los promedios del número de individuos para periodos de cinco años. El registro comprendió un total de 120 años. El primer promedio correspondió a los años 1814-1819,

se tomó 1819 como el año cero. El ajuste al MHF, con $r^2 = 0.83$, se muestra en la figura 7. La relación paramétrica obtenida fue en la forma $x_0 < E < \sqrt{aE} < a < b$, con $m < n$ y una secuencia de modos de crecimiento $\mathcal{O}_{11}(E, \sqrt{aE}, a, b)$ (Tabla II). La trayectoria siguió un comportamiento determinado por la condición $\mathbf{K1}(a2)$ (véase el apéndice).

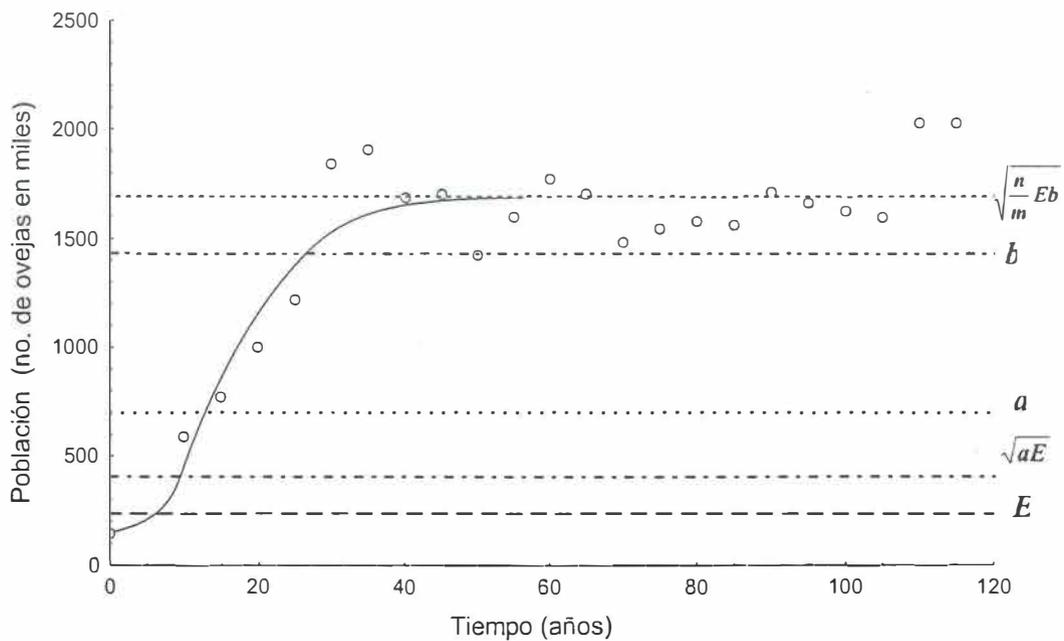


Figura 7. Ajuste del MHF a datos de Davidson (1938) del crecimiento de una población de ovejas introducida a la isla de Tasmania.

El ajuste mostró que el crecimiento de la población fue lento al inicio. Esto podría ser una indicación que la reproducción fue limitada por el bajo número de individuos. Entonces el crecimiento siguió el modo $f_{n(3)m(1)}(x, t)$ en la región $R_0(\mathcal{O}_{11}) = [0, E)$. El

tamaño de la población cruzó el umbral E al inicio del año 6 (1825). El crecimiento de la población pasó a la región $R_1(\mathcal{O}_{11})$, y cambió de la limitación por baja densidad a la limitación por la energía externa hasta que $x(t)$ alcanzó el valor \sqrt{aE} . Esto ocurrió al fin del año 9 (1828). El crecimiento bajo limitación sólo por alimento en la región $R_2(\mathcal{O}_{11}) = [\sqrt{aE}, a)$, y de acuerdo al $f_{n(1)m(1)}(x, t)$, fue mantenido aún después que $x(t)$ cruzó a en la frontera inferior de la región $R_3(\mathcal{O}_{11}) = [a, b)$, y continuó hasta que la dinámica alcanzó el umbral de limitación por mortalidad densodependiente b por el año 26 (1845). Después el crecimiento de la población continuó en la región $R_4(\mathcal{O}_{11}) = [b, \infty)$. El equilibrio $\sqrt{nEb/m}$ alcanzado por el año 50 (1869) fue alcanzado de acuerdo a la dinámica con limitación debida de manera simultánea por el factor energía y la mortalidad densodependiente, dominada por el modo $f_{n(1)m(2)}(x, t)$.

El siguiente ejemplo se basó en datos tomados de Southwick (1955). Corresponde al crecimiento de poblaciones experimentales del ratón casero *Mus musculus*. Su estudio se realizó para investigar el efecto de la distribución espacial del hábitat sobre el comportamiento de las poblaciones. Se estabilizaron seis poblaciones experimentales, cada una en un contenedor de 6 pies de ancho y 25 pies de largo. Cada contenedor tenía agua y alimento, y cajas y material para anidación. En tres contenedores (designados como A, C y E) las cajas para nidos fueron colocadas juntas en un extremo, y el agua y el alimento se colocaron cada uno en un solo contenedor grande en el extremo opuesto. En los otros contenedores (B, D y F) las cajas para nidos se dispersaron ampliamente alrededor de los

dos lados largos de los contenedores, y el agua y el alimento se colocaron en 24 tazones al centro del contenedor. El diseño experimental tuvo la finalidad de incrementar la competencia por agua y alimento y por los lugares para anidación en las poblaciones A, C y E. Las poblaciones iniciaron cada una con cuatro pares de ratones el 22 de noviembre de 1950. Las poblaciones se alimentaron a intervalos de dos, tres o cuatro días. El experimento finalizó el 17 de noviembre de 1952. En algunas poblaciones se tuvieron problemas debido a muertes accidentales, infestaciones, y la posible presencia de genes letales recesivos. Sin embargo para las poblaciones con mayores tamaños los resultados fueron similares. El autor concluyó que no hubo efectos notables debido a concentrar las facilidades de anidación y alimentación comparados con las facilidades dispersas. Se ajustó el MHF a los datos de las poblaciones C y D, estos ajustes se muestran en las figuras 8 a) y 8 b), respectivamente. Como el alimento se incrementó con el tamaño de la población, el valor de E puede ser interpretado en este caso como un umbral de energía, el cual define un régimen de escasez de alimento. Los datos se expresaron en biomasa en gramos. El tiempo se expresó en días. Para la población designada como C, el ajuste con $r^2 = 0.99$ produce una relación de orden paramétrica $x_0 < a < \sqrt{aE} < b < E$ con $m < n$ y una secuencia de modos de crecimiento $\mathcal{O}_5(a, b, \sqrt{aE}, E)$ (Tabla II). El comportamiento de la trayectoria siguió la condición **E1(a2)** (véase el apéndice). El crecimiento inició en la región $R_0(\mathcal{O}_5) = [0, a)$, de acuerdo a $f_{n(3)m(1)}(x, t)$. Ya que x_0 se encontró cerca del umbral de densidad crítica el crecimiento de la población inicialmente fue lento. La baja densidad limitó el crecimiento hasta el día 400 cuando el tamaño de la población alcanzó el umbral

a . Entonces cambió a ser ilimitado siguiendo el modo $f_{n(2)m(1)}(x, t)$ en la región $R_1(\mathcal{O}_5) = [a, \sqrt{aE})$. El umbral \sqrt{aE} fue alcanzado al día 478, pero esto no representó una transición en el modo de crecimiento (Tabla II). Por el día 480 el tamaño de la población alcanzó el umbral b y el crecimiento ahora en la región $R_3(\mathcal{O}_5) = [b, E)$ fue limitado por la mortalidad densodependiente de acuerdo al $f_{n(2)m(2)}(x, t)$. Al día 605 la población entró en la región $R_4(\mathcal{O}_5) = [E, \infty)$ para un régimen de limitación por alimento con dinámica dada por $f_{n(1)m(2)}(x, t)$. Finalmente después del día 700 el tamaño de la población comenzó a estabilizarse en el valor asintótico $\sqrt{(nEb)/m}$.

Para la población designada como D el ajuste, con $r^2 = 0.99$, dio la relación paramétrica $x_0 < b < a < \sqrt{aE} < E$, con $m < n$ y una secuencia de modos de crecimiento $\mathcal{O}_7(b, a, \sqrt{aE}, E)$ (Tabla II). Se obtuvo la condición paramétrica **G1(a2)** para el comportamiento de la trayectoria (véase el apéndice). Como en el caso de la población C, x_0 estuvo cerca del umbral de densidad crítica y el crecimiento inició con dinámica limitada por baja densidad en la región $R_0(\mathcal{O}_7) = [0, b)$ siguiendo el modo $f_{n(3)m(1)}(x, t)$. Antes de que el umbral a para limitación por baja densidad fuera alcanzado, el tamaño poblacional alcanzó el umbral b al día 490. Entonces el crecimiento estuvo bajo limitación a la natalidad por baja densidad y mortalidad densodependiente siguiendo $f_{n(3)m(2)}(x, t)$ en la región $R_1(\mathcal{O}_7) = [b, a)$.

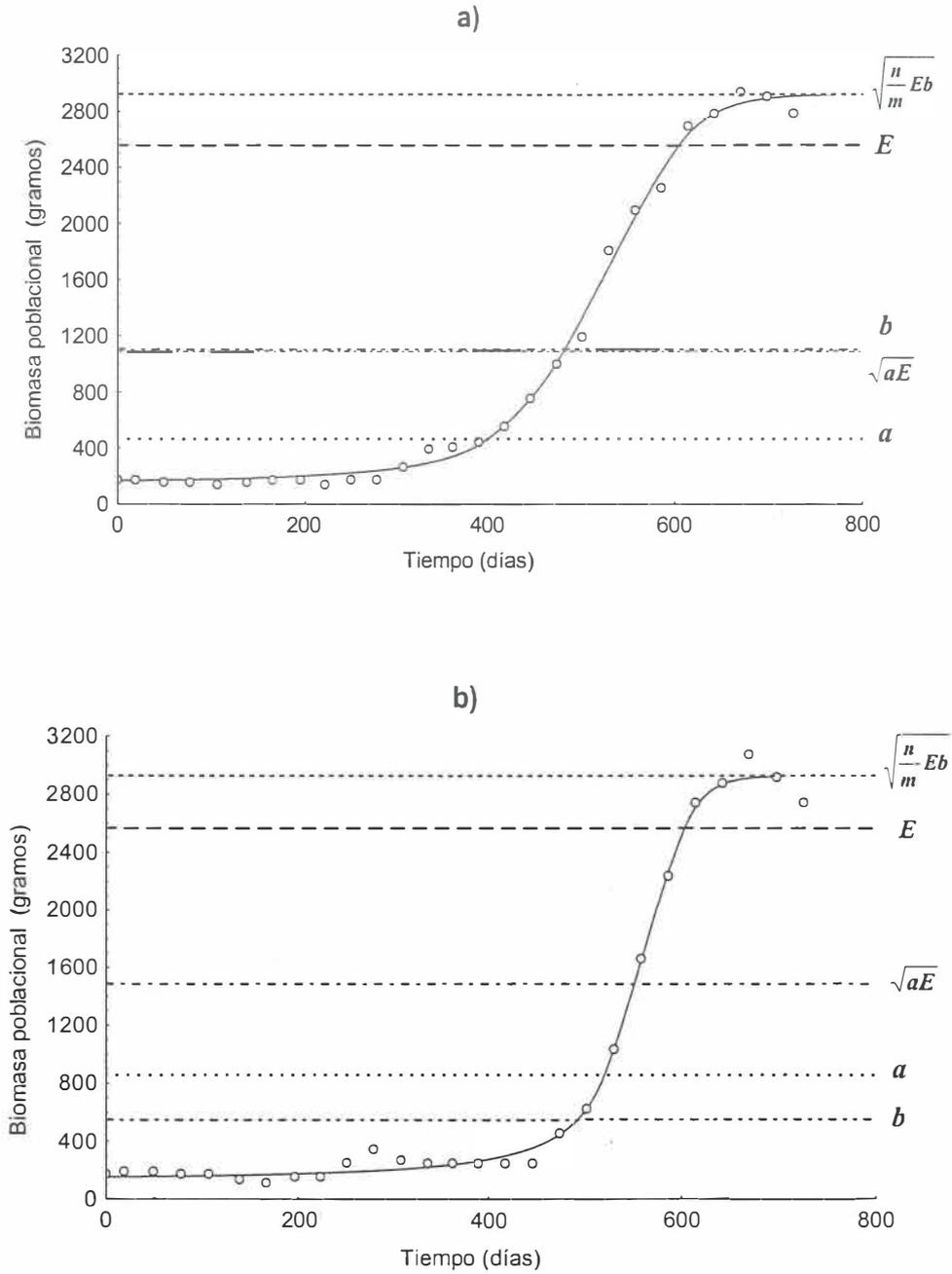


Figura 8. Ajuste del MHF a datos tomados de Southwick (1955) sobre el crecimiento de poblaciones experimentales del ratón casero *Mus musculus*. **a)** Población designada como C. **b)** Población designada como D.

Al día 518 el tamaño de la población llegó al umbral a y continuó creciendo en la región $R_2(\mathcal{O}_7) = [a, \sqrt{aE}]$, siendo gobernado por el tamaño de la población y la mortalidad densodependiente. Por el día 550 $x(t)$ cruzó el valor \sqrt{aE} manteniendo el mismo modo de crecimiento (Tabla II). Al día 600 la población entró el régimen con control por el alimento en la región $R_4(\mathcal{O}_7) = [E, \infty)$ dominada por $f_{n(1)m(2)}(x, t)$. Finalmente cerca del día 650 comenzó a estabilizarse en el valor asintótico de $\sqrt{(nEb)/m}$. El ajuste mostró diferencias entre las dos poblaciones. La dispersión del espacio de anidación incrementó el valor de a en la población D. Sin embargo fue mayor el valor de b en la población C, indicando menor competencia. Tal vez el menor valor de b en D fue debido a la aparición de adultos dominantes que limitaron al acceso al agua y alimento, a pesar de que los recipientes estuvieron dispersos. Los valores de E fueron similares en ambos casos. Este ajuste también mostró que los valores de los umbrales a y b pueden estar influenciados por la estructura del hábitat y la estructura social.

Un ejemplo de la aplicación del MHF al estudio de la extinción de una población natural fue tomado de Lidicker (1966). Este trabajo reportó los eventos ocurridos en un hábitat isleño para una población de ratón casero *Mus musculus*, la cual declinó hacia la extinción en un periodo de aproximadamente un año. Durante el estudio, unos cuantos individuos de *Microtus californicus*, otra especie de roedor, fueron introducidos accidentalmente por un islote surgido recientemente, y rápidamente colonizaron la isla entera. Las estimaciones de la densidad de la población se basaron en métodos de captura y

recaptura. El área considerada para las estimaciones comprendió una porción de 55 acres de la isla. Los censos para los ratones atrapados iniciaron en septiembre de 1958 y continuaron a través de noviembre de 1959, cuando se reportó que las densidades de *Mus musculus* en el área de estudio llegaron a niveles de extinción. En el trabajo se indica que la desaparición de la población en toda la isla ocurrió aparentemente por enero de 1960. Además al menos por los siguientes cinco años, no fue posible la estabilización de una población de *Mus musculus* en la isla.

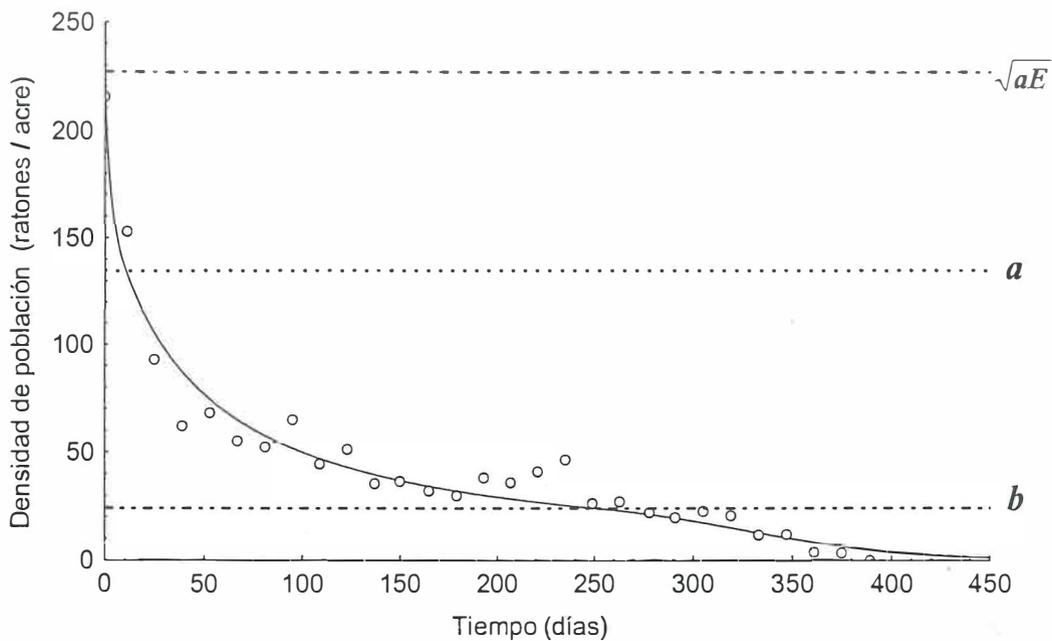


Figura 9. Ajuste del MHF a datos tomados de Lidicker (1966) sobre la extinción de una población natural de ratón casero *Mus musculus*.

Para producir el ajuste del MHF, con $r^2 = 0.95$, se utilizaron los datos basados en la suposición de alta eficiencia de captura. Esta fue considerado por el autor como la más

realista para bajas densidades. La relación paramétrica obtenida fue $b < a < x_0 < \sqrt{aE} < E$ con $m < n$ y una estructura $\mathcal{O}_7(b, a, \sqrt{aE}, E)$ (Tabla II). En este caso la extinción de la población fue debida a la ocurrencia de la condición $b < ma/n$. El comportamiento de la trayectoria se encontró determinado por la condición **G5(d2)** (véase el apéndice). El ajuste a los datos se muestra en la figura 9. El día cero correspondió al 28 de septiembre de 1958. La población inició sin limitación por alimento debido a que $x_0 < E$, pero sí bajo limitación por mortalidad densodependiente ya que $b < x_0$. El tamaño de la población declinó rápidamente siguiendo el modo $f_{n(2)m(2)}(x, t)$. Al día 11 el umbral a fue alcanzado y el declinamiento pasó hacia el modo $f_{n(3)m(2)}(x, t)$. La densidad crítica fue rebasada por el día 209, se cruzó por el umbral b hacia el día 250, siguiendo entonces el modo $f_{n(3)m(1)}(x, t)$. El MHF predice que la total extinción ocurrió después del día 450.

La causa de la extinción no puede atribuirse a un único factor. El autor mencionó como una posible causa una reducción en la fuente de alimento después de un periodo de lluvias anormalmente intensas. Sin embargo los individuos capturados de *Mus musculus* fueron saludables, y no se observó que al parecer ocurriera competencia por el alimento con *Microtus*. Aparentemente el antagonismo entre las dos especies fue debido a la competencia por sitios de anidación. Esto fue observado en experimentos para el estudio de las interacciones *Mus-Microtus* reportado por el mismo autor. Es posible que el ratón casero no pudiera defender exitosamente sus nidos y sus crías de *Microtus*, el cual lo supera en tamaño. Otras posibles causas de extinción fueron la desintegración social de la

población de *Mus* y el fracaso de la reproducción (Lidicker, *op. cit.*). Por otra parte el ajuste del MHF indicó que la extinción pudiera ser explicada por la combinación de dos factores. Uno podría haber sido la reducción de los posibles sitios de anidación disponibles para *Mus* debido a la competencia por *Microtus*, la cual dio un alto valor para a . Una segunda, podría haber sido una alta desintegración social, la cual indujo un bajo valor para b . En el contexto del MHF estos eventos produjeron una densidad crítica localizada fuera de la región donde $f_{n(3)m(1)}(x, t)$ domina la dinámica y consecuentemente estas condiciones llevaron a la población a la extinción independientemente del valor de x_0 .

En nuestro último ejemplo también se consideró la extinción de una población natural. Los datos fueron obtenidos de Hughes y Tanner (2000). Ellos reportaron una lenta disminución de la población de corales en arrecifes de Jamaica, donde la cobertura decreció a través de un periodo de 16 años. Se ajustó el MHF a los datos de censos de colonias de *Agaricia agaricites*. El periodo de estudio fue 1977-1993. Los autores concluyeron que la extinción local fue debido al incremento de las tasas de mortalidad mas los efectos negativos de los huracanes Allen (en 1980) y Gilberto (en 1988), y la imposibilidad de recuperación debido a fallas en el reclutamiento. El ajuste a los datos, con $r^2 = 0.91$, se muestra en la figura 10. La relación paramétrica obtenida fue $x_0 < b < a < \sqrt{aE} < E$, con $n > m$, y una estructura $\mathcal{O}_7(b, a, \sqrt{aE}, E)$ (Tabla II). El comportamiento de las trayectorias fue dado nuevamente por la condición etiquetada como **G5 (d2)** (véase el apéndice). Dado que $x_0 < b < ma/n$, tenemos un dominio de $f_{n(3)m(1)}(x, t)$ con

dinámica de extinción (véase el apéndice). El alimento no fue limitante. De acuerdo a las conclusiones de Hughes and Tanner (*op. cit.*), el ajuste muestra que la extinción fue probablemente debido a la alta mortalidad, y a la limitación por bajas densidades que pudo haber sido la causa del reclutamiento fallido.

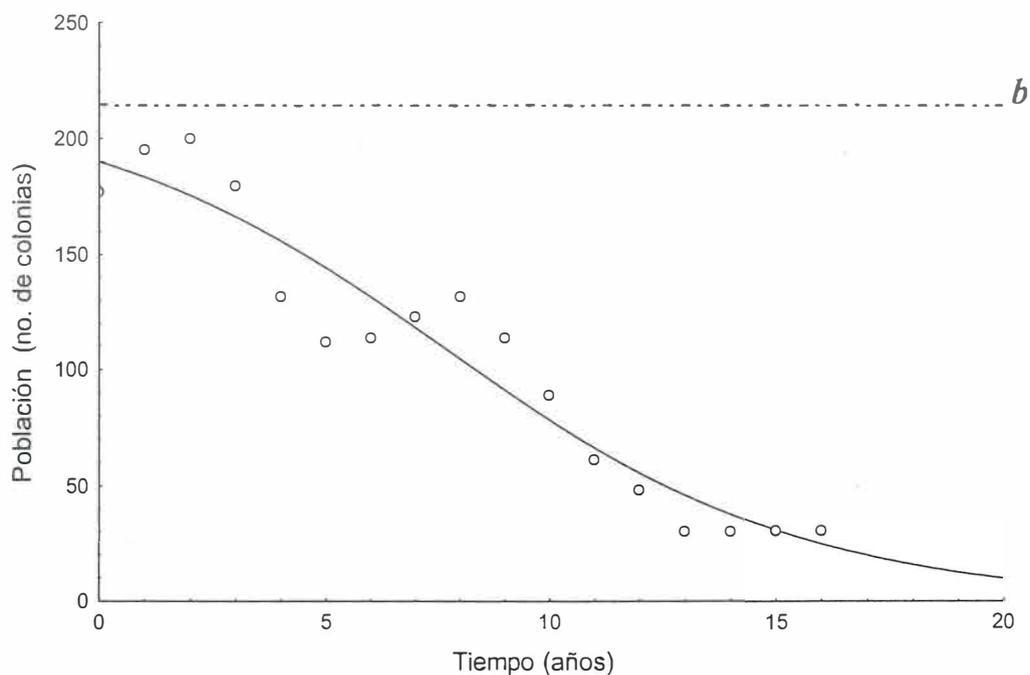


Figura 10. Ajuste del MHF a datos tomados de Hughes y Tanner (2000) sobre la extinción de una población natural del coral *Agaricia agaricities* en arrecifes de Jamaica.

V. DISCUSIÓN

El trabajo aquí presentado extiende la investigación iniciada por Polyetayev (1971), y extendida por Echavarría Heras y Gómez Alcaraz (1979a, 1979b), y Echavarría Heras *et al.* (1994). Muestra una formulación de un modelo de crecimiento poblacional cuya estructura permite el control de la tasa de cambio asociada en función de los valores extremos de factores limitantes. El primer esfuerzo por lograr tal estructura fue presentado en Polyetayev (*op. cit.*), en un modelo para interacciones predador – presa donde la tasa de natalidad para la población de la presa $x(t)$ es determinada por el mínimo entre el tamaño de la población y la cantidad de energía – alimento. Las generalizaciones de las ideas básicas en Polyetayev (*op. cit.*), condujeron a Echavarría Heras y Gómez Alcaraz (1979a) y a Echavarría Heras *et al.* (1994) a formular modelos donde la tasa de mortalidad de una determinada población es controlada por el valor máximo de factores que dependen del tamaño de la población. El modelo desarrollado en la presente contribución extiende los resultados presentados en Echavarría Heras y Gómez Alcaraz (1979a) para incluir un término asociado con los efectos de Allee (Allee, 1931, Dennis, 1989). Si bien es cierto que el análisis cualitativo de las trayectorias asociadas al modelo en Echavarría Heras y Gómez Alcaraz (1979a) revela la existencia de un umbral que limita superiormente una región de absorción en la cual la población permanece en un valor inicial x_0 . Aunque la región de absorción descrita se asemeja de una forma rudimentaria a una cuenca de efectos de Allee, la estructura adoptada aquí es capaz de producir un mejor paradigma para la extinción de la población bajo un umbral de densidad crítica. Por otra parte el poder predictivo de la

descendencia de modelos derivados de Polyetayev (op. cit.) nunca fue corroborado desde una perspectiva empírica. Los casos de estudio aquí presentados son un esfuerzo por cubrir esa necesidad.

Es un hecho bien conocido que la densidad de población es regulada por un complejo de factores que pertenecen en conjunto al sistema de la población y su ambiente, aunque en cualquier momento particular, uno o algunos de estos factores pueden estar jugando un papel decisivo en limitar el crecimiento de la población (Berryman, 1981). Este hecho importante fue considerado en el desarrollo del MHF. Su formulación se logró invocando principios ecológicos generales. Como resultado el MHF interpreta el crecimiento de la población en términos de valores extremos de factores limitantes para los procesos de natalidad y mortalidad asociados. El MHF permite la sucesión de las reglas que definen la tasa de cambio del tamaño de la población. Una gran heterogeneidad funcional caracteriza su respuesta para la interpretación de la dinámica pertinente. Desde un punto de vista empírico el MHF puede ser considerado como un tipo especial de método de spline. De hecho los segmentos $x_{nm}(t)$ son acomodados convenientemente para interpolar a través de altos coeficientes de determinación la variación observada del tamaño de la población. Es más, desde una perspectiva teórica el MHF proporciona un paradigma consistente por medio de cuáles parámetros importantes pueden ser empíricamente obtenidos. Están incluidos un umbral de cooperación densodependiente a (Odum y Allee, 1954), un umbral de competencia densodependiente b (Nicholson, 1954, Getz, 1984, 1996), un umbral de limitación de alimento E o \sqrt{aE} , y una densidad crítica o umbral de

extinción (Odum y Allee, 1954, Dennis, 1989). Este último es representado en esta formulación por la razón ma/n . El modelo logístico clásico corresponde a uno de los modos de crecimiento en la forma presentada del MHF. El correspondiente nivel de equilibrio es determinado por propiedades ambientales e individuales. Esto es expresado por la razón nb/m . Otros niveles de equilibrio son asociados a los restantes modos de crecimiento (véase Tabla II). Todos ellos admiten una interpretación directa en términos de los parámetros de escala m , n , y los umbrales a , b y E . Particularmente la densidad crítica ma/n varía inversamente con el parámetro de escala de la natalidad n y directamente con el umbral de cooperación a y el parámetro de escala de la mortalidad m .

En el marco analítico proporcionado por el MHF la extinción de la población toma lugar siempre que el tamaño inicial de la población x_0 esté situado bajo el umbral de densidad crítica ma/n , independientemente de la relación de orden entre m y n . Siempre que se tenga $n < m$ la extinción ocurrirá independientemente del valor inicial del tamaño de la población, una situación con dinámica controlada por altas tasas de mortalidad. Otro arreglo paramétrico que induce a la extinción ocurre siempre que $b < ma/n$. Esto lleva a un régimen deletéreo de alta competencia que incluso se manifiesta para tamaños poblacionales pequeños. Este caso incluso podría ocurrir bajo la condición $n > m$. Una última posibilidad para una condición de extinción toma lugar siempre que el umbral \sqrt{aE} sea más pequeño que la densidad crítica ma/n . Esto puede ser interpretado como la prevalencia de un régimen de alta limitación por alimento donde la inanición provoca la extinción.

Un estudio comparativo contrastó la actuación del MHF contra el modelo logístico (Verhulst, 1838), el modelo de Gompertz (1825), así como el modelo logístico extendido (Kostitzin, 1940). Esto se basó en los mismos juegos de datos de los casos de estudio, y se utilizó el mismo método de ajuste (Tabla IV). A pesar del hecho que para algunos de los juegos de datos otros modelos con una estructura más simple produjeron altos coeficientes de determinación, el MHF los supera en poder predictivo. De hecho los modelos tradicionales no podrían aislar los factores que a un momento particular tienen el control de la dinámica. Además el MHF no sólo satisface este importante requerimiento. También podría mantener una base cuantitativa del intervalo de tiempo donde tal dominación tuvo lugar (Tabla V).

Aunque la forma presentada del MHF es muy simple desde un punto de vista matemático, su desarrollo funcional genera una excelente serie de comportamientos de trayectorias. Esto eleva al MHF como una herramienta analítica flexible para la interpretación conceptual de dinámicas de poblaciones uniespecíficas. Esto fue corroborado en los casos de estudio, donde proveyó un marco de trabajo conveniente para el aislamiento de los agentes causales. Además la complejidad involucrada en la estructura del MHF fue manejada fácilmente usando el paquete de ajuste Berkley Madonna ver. 8.0.1 (Macey y Oster, 1997). Las incertidumbres paramétricas asociadas se obtuvieron por medio de las técnicas de Jackknife (Shao, 1995).

Tabla IV. Coeficientes de determinación para el ajuste de los modelos enunciados. Los datos corresponden a los casos de estudio considerados. La falta de ajuste se indica por el símbolo X. Todos los ajustes se realizaron usando el paquete Berkeley Madonna ver. 8.0.1.

r^2	Logístico (Pearl y Reed, 1920)	Gompertz (1825)	Kostitzin (1940)	MHF
Gause, 1934	0.98	0.98	0.98	0.99
Armstrong, 1964	0.98	0.98	0.98	0.98
Huisman, 1999	0.99	0.99	0.99	0.99
Pearl, 1927	0.94	0.98	0.99	0.99
Davidson, 1938	0.84	0.83	0.84	0.83
Southwick, 1955. Población C	0.98	0.97	0.99	0.99
Southwick, 1955. Población D	0.97	0.95	0.97	0.99
Lidicker, 1966	X	X	0.97	0.95
Hughes y Tanner, 2000	X	X	0.88	0.91

Tabla V. Tiempos de dominancia relativa para los factores controladores $\omega_{n\bullet}(x, f_n p_{ni})$ y $\omega_{m\bullet}(x, f_m p_{mj})$ (véase ecuaciones 7-11). Los periodos controlados se expresaron como porcentajes de los horizontes de tiempo de los diferentes casos de estudio. Los porcentajes se presentan entre paréntesis. El subíndice i del paréntesis indica el orden en el cual el factor correspondiente fue dominante.

Casos de estudio.	Factores que controlan las dinámicas para los procesos de natalidad y mortalidad respectivamente.					
	x^2/a y x	x^2/a y x^2/b	x y x	E y x	x y x^2/b	E y x^2/b
Gause, 1934.	(12.87) ₁		(6.20) ₂	(10.22) ₃		(70.71) ₄
Armstrong, 1964.					(63.13) ₁	(36.87) ₂
Huisman, 1999.			(19.06) ₁	(80.94) ₂		
Pearl, 1927.	(13.28) ₁		(19.76) ₂		(66.96) ₃	
Davidson, 1938.	(8.19) ₁			(14.72) ₂		(77.09) ₃
Southwick, 1955. Población C.	(54.96) ₁		(11.40) ₂		(16.69) ₃	(16.95) ₄
Southwick, 1955. Población D.	(67.94) ₁	(3.83) ₂			(11.39) ₃	(16.84) ₄
Lidicker, 1966.	(36.00) ₃	(61.37) ₂			(2.63) ₁	
Hughes y Tanner, 2000.	(100.00) ₁					

VI. CONCLUSIONES

El trabajo presentado extiende la investigación desarrollada en Polyetayev (1971), Echavarría Heras y Gómez Alcaraz (1979a, 1979b) y Echavarría Heras *et al.* (1994) para incluir un término asociado con los efectos de Allee (Allee, 1931, Dennis, 1989).

La estructura del modelo se basa en el control de la tasa de cambio del tamaño de la población debido a los valores extremos de los factores limitantes.

A diferencia de los modelos de crecimiento tradicionales, el MHF permite el cambio de las hipótesis que regulan el crecimiento poblacional mediante el acomodo de segmentos de trayectoria.

El MHF proporciona mayor información biológica a través de la obtención de los siguientes parámetros: un umbral de cooperación densodependiente, un umbral de competencia densodependiente, un umbral de limitación de alimento y una densidad crítica.

LITERATURA CITADA

- Allee W. C. 1931. "Animal aggregations, a study in general sociology". The University of Chicago Press. Chicago. 431pp.
- Armstrong J. T. 1964. "The population dynamics of the planarian *Dugesia tigrina*". Ecol. 45(2): 361-365 p.
- Arrigo K.R. y C.W. Sullivan. 1994. "A high resolution bio-optical model of microalgal growth: Test using sea-ice algal community time-series data". Limnol. Oceanogr. 39 (3): 609-631 p.
- Babcock R. Y J. Keesing. 1999. "Fertilization biology of the abalone *Haliotis laevis*: laboratory and field studies". Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 1668-1678 p.
- Begon M. y M. Mortimer. 1986. "Population ecology: a unified study of animal and plants". Segunda edición. Blackwell Scientific. Oxford. 220 pp.
- Berryman, A. 1981. "Population systems: a general introduction". Plenum Press. New York. 222 pp.
- Bertram B.C.R. 1978. "Living in groups: predators and prey". En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). "Behavioural ecology: and evolutionary approach". Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, 64-96 p.
- Boutin S. 1990. "Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future". Can. J. Zool. 68: 203-220 p.
- Brandt K. 1899. "Ueber den Stoffwechsel im Meere (Rektoratsrede). Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen", Abteilung Kiel, Neue Folge. 4: 215-230 p.
- Cabrera S., M. López y B. Tartarotti. 1997. "Phytoplankton and zooplankton response to ultraviolet radiation in a high-altitude Andean lake: short- versus long-term effects". J. Plankton Res. 19 (11): 1565-1582 p.
- Cheng T.C. y J.T. Sullivan. 1974. "Mode of entry, action y toxicity of cooper molluscicides". En: T.C. Cheng (ed.) "Molluscicides in Schistosomiasis Control". Academic Press, New York, 89-153 p.
- Cochran P.A. y A.P. Kinzinger. 1997. "*Hexagenia bilineata* (Ephemeroptera: Ephemeridae) persist at low levels of abundance in the lower Fox River, Wisconsin". Great Lakes Entomol. 30 (3): 89-92 p.

- Cody M. 1968. "On the methods of resource division in grassland bird communities". *Am. Nat.* 102: 107-147 p.
- Colanino A. 1996. "What's the big deal? Putting extinction in perspective". *J. For.* 94: 60 p.
- Connell S.D. 1998. "Effects of predators on growth, mortality and abundance of a juvenile reef-fish: evidence from manipulations of predator and prey abundance". *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 169: 251-261 p.
- Cooper D.J., A.J. Watson y P.D. Nightingale. 1996. "Large decreases in ocean surface CO₂ fugacity in response to in situ fertilization". *Nat.* 383: 511-513 p.
- Cushing D.H. 1988. "The study of stock and recruitment". En: J.A. Gulland (ed.). "Fish population dynamics". Segunda edición. Wiley, New York, 105-128 p.
- Davidson J. 1938. "On the growth of the sheep population in Tasmania". *Tr. Roy. Soc. S. Australia.* 62: 342-346 p.
- Davis G.E., P.L. Haaker y D.V. Richards. 1996. "Status and trends of white abalone at the California Channel islands". *Trans. Am. Fish. Soc.* 125: 42-48 p.
- De Baar H.J.W. 1994. "Von Liebig's Law of the minimum and plankton ecology (1899-1991)". *Prog. Oceanog.* 33: 347-386 p.
- Denny, M.W. y S. Gaines. 1990. "On the prediction of maximum intertidal wave forces". *Limnol. Oceanogr.* 55: 1-15 p.
- Dennis B. 1989. "Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction". *Nat. Res. Mod.* 3(4): 481-538 p.
- Dong Q. Y DeAngelis D.L. "Consequences of cannibalism and competition for food in a smallmouth bass population: An individual-based modeling study". *Trans. Am. Fish. Soc.* 127: 174-191 p.
- Dugdale R.C. 1967. "Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance". *Limnol. Oceanogr.* 12: 685-695 p.
- Ebert T.A., S.C. Schroeter y J.D. Dixon. 1998. An analysis of the importance of Allee effects in management of red sea urchins: Differences between Oregon/Washington and southern California. En: O.R. Magoon, H. Converse, B. Baird, M. Miller-Henson (eds.). "Taking a look at California's Ocean Resources: An agenda for the future". ASCE, Reston, VA USA, Vol. 1, 856 p.

- Echavarría Heras, H.A. y A. G. Gómez Alcaraz. 1979a. "El principio de los factores limitantes y el crecimiento de poblaciones". Serie Matemáticas en Provincia. Comunicación Interna No. 13. Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 34 pp.
- Echavarría Heras, H.A. y A. G. Gómez Alcaraz. 1979b. "Modelos tipo depredador-presa y el principio ecológico de los factores limitantes". Comunicación Interna No. 62. Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 123 pp.
- Echavarría Heras H. A., E. Solana Arellano y H. Madrid. 1994. "A functional density model for predator prey systems". En: H.A. Echavarría Heras, y R.H. Lamberson, (eds). "Natural Resource Modeling and Management I". International Workshop on Natural Resource Modeling and Analysis. CICESE y The Resource Modelers Association. Ensenada, México, 47-58 p.
- Elgar M.A. y B.J. Crespi. 1992. "Ecology and evolution of cannibalism". En: M.A. Elgar y B.J. Crespi (eds.). "Cannibalism-ecology and evolution among diverse taxa". Oxford Science Publications, Oxford, U.K. 361 pp.
- Eppley R.W. 1972. "Temperature and phytoplankton growth in the sea". Fish. Bull. 70 (4): 1063-1085 p.
- Evans, A. S., K. L. Webb, y P. A. Penhale. 1986. "Photosynthetic temperature acclimation in two coexisting seagrasses, *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima*. L". Aquat. Bot., 24:185-197 p.
- Falkowski P.G., R.M. Greene y R.J. Geider. 1992. "Physiological limitations on phytoplankton productivity in the ocean". Oceanogr. 5 (2): 84-96 p.
- Fiedler P.C., R.D. Methot y R.P. Hewitt. 1986. "Effects of California El Niño 1982-1984 on the northern anchovy". J. Mar. Res. 44: 317-338 p.
- Fitzwater S.E. y S. Hunter. 1994. "John Martin's legacy: an open-ocean test of the iron hypothesis". US JFOFS News. 5: 12-14 p.
- Fouler C.W. y J.D. Baker. 1991. "A review of animal populations dynamics at extremely reduced populations levels". Rep. Int. Whaling Comm. 41: 545-554 p.
- Frank K.T. y Leget 1994. "Fisheries ecology in the context of ecological and evolutionary theory". Ann. Rev. Ecol. Sys. 25:401-422 p.
- Frost B.W. 1996. "Phytoplankton bloom on iron rations". Nat. 383: 475-476 p.

- Gaines S. O. y M. W. Denny. 1993. "The largest, smallest highest, lowest, longest and shortest: Extremes in ecology". *Ecol.* 74(6): 1677-1692 p.
- Gause G. F. 1934. "The struggle for existence". Macmillian Hafner Press. New York. 163 pp.
- Getz W. M. 1984. "Population dynamics: a resource per capita approach". *J. Theor. Biol.* 108: 623-644 p.
- Getz W. M. 1996. "A hypothesis regarding the abruptness of density dependence and the growth rate of populations". *Ecol.* 77(7): 2014-2026 p.
- Gompertz, B. 1825. "On the nature of the function expresse of the law of human mortality". *Trans. Royal Soc. London.* 115: 513-585 p.
- Hairston N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. 1960. "Community structure, population control and competition". *Am. Nat.* 94: 421-425 p.
- Henry J.P., C. Monny y A.M. Michelson. 1975. "Characterization and properties of *Pholas* luciferase as a metalloglycoprotein". *Biochem.* 14, 3458-3466 p.
- Hobson, E.S. 1978. "Aggregating as a defense against predators in aquatic and terrestrial environments". En: E.S. Reese y F.J. Lighter (eds.). "Contrasts in behavior: adaptations in the aquatic and terrestrial environments". John Wiley & Sons, New York, USA, 219-234 p.
- Hughes T. P. y J. E. Tanner. 2000. "Recruitment failure, life histories and long-term decline of Caribbean corals". *Ecol.* 81(8): 2250-2263 p.
- Huisman J. 1999. "Population dynamics of light-limited phytoplankton: microcosm experiments". *Ecol.* 80(1): 202-210 p.
- Huisman J., R.R. Jonker, C. Zonneveld y F.J. Weissing. 1999. "Competition for light between phytoplankton species: Experimental test of mechanistic theory". *Ecol.* 80(1): 211-222 p.
- Huisman J. y F.J. Weissing. 1994. "Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: an elementary model". *Ecol.* 75 (2): 507-520 p.
- Huisman J. y F.J. Weissing. 1999. "Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos". *Nat.* 402: 407-410 p.
- Hutchison G.E. 1957. "Concluding remarks". *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427 p.

- Keddy P.A. 1989. "Competition". Chapman and Hall. London, UK. 202 pp.
- Keleher C.J. y F.J. Rahel. 1996. "Thermal limits to salmonid distributions in the Rocky Mountain Region and potential habitat loss due to global warming: A geographic information system (GIS) approach". *Trans. Am. Fish. Soc.* 125(1): 1-13 p.
- Kiefer D.A. y B.G. Mitchell. 1983. "A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency". *Limnol. Oceanogr.* 28: 770-776 p.
- Kokko H. y G.D. Ruxton. 2000. "Breeding suppression and predator-prey dynamics". *Ecol.* 81(1): 252-260 p.
- Kolbert Z.S., R.T. Barber, K.H. Coale, S.E. Fitzwater, R.M. Greene, K.S. Johnson, S. Lindley y P.G. Falkowski. 1994. "Iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific". *Nat.* 371: 145-149 p.
- Kostitzin V. A. 1940. "Sur la loi logistique et ses generalizations". *Acta Biotheor.* 5: 155-159 p.
- Krebs C. J. 1994. "Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance". Cuarta edición. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc. New York. 801 pp.
- Lack D. L 1954. "The natural regulation of animal numbers". Clarendon Press. Oxford. 343 pp.
- Laws y Bannister 1980. "Nutrient and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean". *Limnol. Oceanogr.* 25: 457-473 p.
- Lidicker W. Z. 1966. "Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction". *Ecol. Monographs.* 36(1): 27-50 p.
- Liebig J. Von. 1855. "Principles of agricultural chemistry with special reference to the late researches made in England". Reimpreso en: L.R. Pomeroy. 1974. "Cycles of essential elements (Benchmark papers in Ecology)". Vol. I. Dordrecht, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, 11-28 p.
- Lima S.L. y L.M. Dill. 1990. "Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus". *Can. J. Zool.* 68: 619-640 p.
- Lima M., J.E. Keimer y F.M. Jaksic. 1999. "El Niño-Southern Oscillation driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in Western South America: Linking demography and population dynamics". *Am. Nat.* 153(5): 476-491 p.

- MacArthur R.H., H. Recher y M. Cody. 1966. "On the relation between habitat selection and species diversity". *Am. Mat.* 100: 319-332 p.
- Macey R. I. y G. F. Oster. 1997. "Berkeley Madonna" Ver. 8.0.1.
- Magnhagen C. 1991. "Predation risk as a cost of reproduction". *Trends Ecol. Evol.* 6: 183-186 p.
- Martin T.E. 1987. "Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective". *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 18: 453-487 p.
- Martin J.H. 1991. "Iron, Liebig's law and the greenhouse". *Oceanogr.* 4(2): 52-55 p.
- Merriman J.L. y K.L. Kirk. 2000. "Temporal patterns of resource limitation in natural populations of rotifers". *Ecol.* 81(1): 141-149 p.
- Myers R.A. 1993. "Depensatory recruitment and the collapse of fisheries". Sixth Interdisciplinary Conference on Natural Resources Modelling and Analysis. Minist. Agricoltore e Foreste. Rome, Italy.
- Montealegre R.J., J. Verreth, K. Steenbergen, J. Moed, y M. Machiels. 1995. "A dynamic simulation model for the blooming of *Oscillatoria agardhii* in a monomictic lake". *Ecol. Mod.* 78: 17-24 p.
- Myers R.A. y N.G. Cadigan. 1993 "Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1576-1590 p.
- Myers R.A., N.J. Barrowman, J.A. Hutchings y A.A. Rosenberg. 1995. "Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels". *Sci. Whas.* 269 (5227): 1106-1108 p.
- Myers R.A., G. Mertz y P.S. Fowlow. 1997. "Maximum population growth rates and recovery times for Atlantic cod, *Gadus morhua*". *Fish. Bull. U.S.* 95: 762-772 p.
- Nathansohn, A. 1908. "Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere. Beiträge zur Biologie des Planktons". *Internationale Revueder gesamten Hydrobiologie.* 1: 38-72 p.
- Neave F. 1953. "Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia". *J. Fish. Res. B. Can.* 9: 450-491 p.

- Nicholson A. J. 1954. "An outline of the dynamics of populations". Australian J. Zool. 2: 9-65 p.
- Odum, E. P. 1963. "Ecology". Holt, Rine Hart and Winston, Inc. New York. 152 pp.
- Odum, E. P. 1971. "Fundamentals of ecology". Tercera edición. W. B. Saunders Co. Philadelphia. 574 pp.
- Odum, H. T. y W. C. Allee. 1954. "A note on the stable point of populations showing both intraespecific cooperation and disoperation". Ecol. 35(1): 95-97 p.
- Osemberg C.W., 1989. "Resource limitation, competition and the influence of life history in a freshwater snail community". Oecol. 79: 512-519 p.
- Pearl, R. y L.J. Reed. 1920. "On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation". Proc. Nat. Acad. Sci. (USA) 6: 275-288 p.
- Pearl R. 1927. "The growth of populations". Quart. Rev. Biol. 2: 532-548 p.
- Penhale, P. A. 1977. "Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina*) community". J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 26: 211-224 p.
- Persson L., P. Bysrtöm y E. Wahlström. 2000. "Cannibalism and competition in eurasian perch: population dynamics of an ontogenic omnivore". Ecol. 81(4): 1058-1071 p.
- Pfister C.A. y A. Bradbury. 1996. "Harvesting sea urchins: recent effects and future predictions". Ecol. App. 6(1): 298-310 p.
- Polyetayev, I. A. 1973. "Modeli Volterra, Jishnir-Zhertva y Nekotorye ij obobschenyas Ispolzovainien Printsipa Liebija". Zhurnal Obshei Biologii 34(1): 43-57 p.
- Polis G.A. 1981. "The evolution and dynamics of intraspecific predation". Ann. Rev. Ecol. Sys. 12: 225-251 p.
- Polis G.A. 1988. "Exploitation competition and the evolution of interference, cannibalism, and intraguild predation in age/size structured populations". En: B. Ebenman y L. Persson (eds.). "Size-structured populations – ecology and evolution". Springer-Verlag, Berlin, 185-202 p.
- Poole, R.W. 1974. "An introduction to quantitative ecology". McGraw-Hill series in population biology. New York. 532 pp.

- Postma J.F., M.C. Buckert de Jong, N. Staats y C. Davis. 1994. "Chronic toxicity of cadmium to *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae) at different food levels". Arch. Environ. Contam. Toxicol. 26(2): 143-148 p.
- Randolph S.E. 1994. "Density-dependent acquired resistance to ticks in natural host, independent of concurrent infection with *Babesia microti*". Parasitol. 108: 413-419 p.
- Rangeley R.W. y D. Kramer. 1998. "Density-dependent antipredator tactics and habitat selection in juvenile pollock". Ecol. 73 (3): 943-952 p.
- Rask M., J. Mannio, M. Forsius, M. Posch y P.J. Vuorien. 1995. "How many fish populations in Finland are affected by acid precipitation?" Environ. Biol. Fish, 42 (1): 51-63 p.
- Rasmussen E. 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna. En C. P. McRoy & C. Helffrich. (eds.). "Seagrass ecosystems, a scientific perspective". Marcel Dekker, New York. 1-51 p.
- Richards F. J. 1959. "A flexible growth function for empirical use". J. Exp. Botany. 10: 290-300 p.
- Robertson D.R. 1991. "Increases in surgeonfish populations after mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* in Panamá indicate food limitation". Mar. Biol. 111: 437-444 p.
- Routledge R.D. y J.R. Irvine. 1999. "Chance fluctuations and the survival of small salmon stocks". Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 1512-1519 p.
- Royden H.L. 1988. Real analysis. Tercera edición. Macmillan. New York. 444 pp.
- Sánchez D. A. 1968. "Ordinary differential equations and stability theory; an introduction". Dover Books, New York. 164 pp.
- Sang J. H. 1950. "Population growth in *Drosophila* cultures". Biol. Rev. 25: 188-219 p.
- Shao J. y T. Dongsheng. "The jackknife and bootstrap" Springer Verlag. New York. 516 pp.
- Shelford V.E. 1913. "Animal communities in temperate North America, as illustrated in the Chicago region; a study in animal ecology". Univ. Chicago Press. Chicago. 362 pp.
- Shelton P.A. y B.P. Healey. 1999. "Should depensation be dismissed as a possible explanation for the lack of recovery of the northern cod (*Gadus morhua*) stock?" Can. J. Fish Aquat. Sci. 56: 1521-1524 p.

- Shepherd S.A. 1986. "Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). VII. Aggregative behavior of *H. laevigata* in relation to spawning". *Mar. Biol.* 90: 231-236 p.
- Shuter B. 1979. "A model of physiological adaptation in unicellular algae". *J. Theor. Biol.* 78:519-552 p.
- Sih A. 1987. "Prey refuges and predator-prey stability". *Theor. Population Biol.* 31: 1-12 p.
- Southwick C. H. 1955. "The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food". *Ecol.* 36(2): 212-225 p.
- Stenson, J.A.E., J.E. Svensson y G. Cronberg. 1993. "Changes and interactions in the pelagic community in acidified lakes in Sweden". *Ambio.* 22 (5): 277-282 p.
- Sverdrup H.U. 1953. "On conditions for the vernal blooming of phytoplankton". *J. Cons. Explor. Mer.*, 18: 287-295 p.
- Tartarotti B., S. Cabrera, R. Psenner y R. Sommaruga. 1999. "Survivorship of *Cyclops abyssorum tatricus* (Cyclopoida, Copepoda) and *Boeckella gracipes* (Calanoida, Copepoda) under ambient levels of solar UVB radiation in two high-mountain lakes". *J. Plankton Res.* 21 (3): 549-560 p.
- Tripet F. Y H. Richner. 1999. "Density-dependent processes in the population dynamics of a bird ectoparasite *Ceratophyllus gallinae*". *Ecol.* 80 (4): 1267-1277 p.
- Van den Bosch F., A.M. De Roos y W. Gabriel. 1988. "Cannibalism as a life boat mechanism". *J. Math. Biol.* 26: 619-633 p.
- Verhulst, P.F. 1838. "Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement". *Correspondances mathématiques et physiques.* 10: 113-126 p.
- Verschuren D., J. Tibby, K. Sabbe, y N. Roberts. 2000. "Effects of depth, salinity and substrate on the invertebrate community of a fluctuating tropical lake". *Ecol.* 81(1): 164-182 p.
- Volterra V. 1926. "Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically". *Nat.* 118: 558-560 p.
- Walter E. y L. Pronzato. 1997. "Identification of parametric models from experimental Data". Springer. New York. 413 pp.
- Wetzel, R. L., and P. A. Penhale. 1983. "Production ecology of an eelgrass community in the lower Chesapeake Bay". *Mar. Tech. Soc.*, 19:22-31 p.

Williamson C.E., R.W. Saunders, R.E. Moeller y P.L. Stutzman. 1996. "Utilization of food resources for zooplankton reproduction: implications for diel vertical migration theory". *Limnol. Oceanogr.* 41: 224-233 p.

Woodcock A. y M. Davis. 1978. "Catastrophe theory". E. P. Dutton. New York. 152 pp.

APÉNDICE

Este apéndice contiene una colección de arreglos paramétricos etiquetados, los cuales determinan los diferentes comportamientos de trayectoria asociados al MHF para el caso $E(t) = E$. Cada ordenamiento básico $\mathcal{O}_k(p_1 \dots p_s)$ tiene un juego de condiciones asociadas. La pertenencia a un orden particular es indicada por la primera letra mayúscula de la **A** a la **N** y de la **P** a la **R**, como corresponde a los 17 órdenes diferentes. El entero positivo $k \leq 15$ que sigue inmediatamente a la letra mayúscula indica la asociación dentro de los órdenes. Hay cuatro equivalentes configuraciones del espacio fase. Cada una está identificada por los elementos entre paréntesis **(ai)**, **(bi)**, **(ci)** y **(di)** ($1 \leq i \leq 7$). Un arreglo paramétrico proporciona la posición relativa de un umbral o una solución de equilibrio. También se hace la clasificación entre equilibrio estable o inestable, intervalo de comportamiento neutral y régimen de extinción, y se denota por el símbolo $XY\mathcal{O}_k(z)$. Las letras **XY** indican la naturaleza del punto entre paréntesis z según las posibilidades referidas. A continuación se presenta el resumen de la anotación referida:

Símbolo	Significado
$Se\mathcal{O}_k(p)$	Punto de equilibrio estable p .
$Ue\mathcal{O}_k(p)$	Punto de equilibrio inestable p .
$NB\mathcal{O}_k(ma/n < x_0 < p)$	Región de comportamiento neutral $ma/n < x_0 < p$.

Símbolo	Significado
$eX\mathcal{O}_k(x_0 < p)$	Régimen de extinción para $x_0 < p$.
$eX\mathcal{O}_k(x_0)$	Régimen de extinción para todos los tamaños iniciales de población x_0 .

La porción restante de cada condición etiquetada aparece después del indicador $XY\mathcal{O}_k(z)$ y corresponde a una expresión entre paréntesis cuadrados. Estos símbolos presentan la condición necesaria para la ocurrencia del comportamiento $XY\mathcal{O}_k(z)$.

$$\mathcal{O}_1(a, \sqrt{aE}, E, b)$$

$$A1(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_1(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(b < \sqrt{nEb/m} < nE/m) eX\mathcal{O}_1(x_0 < ma/n < a)]$$

$$A2(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_1(b = \sqrt{nEb/m}) [(m < n)(ma/n < x_0)(b = nE/m) eX\mathcal{O}_1(x_0 < ma/n < a)]$$

$$A3(a1) \text{ Se } \mathcal{O}_1(nE/m) [(m < n)(ma/n < x_0)(E < nE/m < b) eX\mathcal{O}_1(x_0 < ma/n < a)]$$

$$A4(b1) \text{ Ue } \mathcal{O}_1(E) [(m = n)(E < x_0) NB(a < x_0 < E) eX(x_0 < a)]$$

$$A5(d1) eX\mathcal{O}_1(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_2(a, \sqrt{aE}, E = b)$$

$$B1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_2(\sqrt{nEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(b < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_2(x_0 < ma/n < a)]$$

$$B2(b1) \text{ Ue}\mathcal{O}_2(E = b)[(m = n)(E < x_0)NB(a < x_0 < E = b)eX\mathcal{O}_2(x_0 < a)]$$

$$B3(d1) eX\mathcal{O}_2(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_3(a, \sqrt{aE}, b, E)$$

$$C1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_3(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(E < \sqrt{nEb/m} < nb/m)eX\mathcal{O}_3(x_0 < ma/n < a)]$$

$$C2(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_3(E = \sqrt{nEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(E = nb/m)eX\mathcal{O}_3(x_0 < ma/n < a)]$$

$$C3(a3) \text{ Se}\mathcal{O}_3(nb/m)[(m < n)(ma/n < x_0)(b < nb/m < E)eX\mathcal{O}_3(x_0 < ma/n < a)]$$

$$C4(b1) \text{ Ue}\mathcal{O}_3(b)[(m = n)(b < x_0)NB(a < x_0 < b)eX\mathcal{O}_3(x_0 < a)]$$

$$C5(d1) eX\mathcal{O}_3(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_4(a, \sqrt{aE} = b, E)$$

$$D1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_4(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(E < \sqrt{nEb/m} < nb/m)eX\mathcal{O}_4(x_0 < ma/n < a)]$$

$$D2(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_4(E = \sqrt{nEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(E = nb/m)eX\mathcal{O}_4(x_0 < ma/n < a)]$$

$$D3(a3) \text{ Se}\mathcal{O}_4(nb/m)[(m < n)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} = b < nb/m < E)eX\mathcal{O}_4(x_0 < ma/n < a)]$$

$$D4(b1) \text{ Ue}\mathcal{O}_4(b)[(m = n)(b < x_0)NB(a < x_0 < b)eX\mathcal{O}_4(x_0 < a)]$$

$$D5(d1) eX\mathcal{O}_4(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_5(a, b, \sqrt{aE}, E)$$

$$E1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_5(\sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n)(ma/n < x_0)(E < \sqrt{nEb/m} < nb/m) eX\mathcal{O}_5(x_0 < ma/n < a) \right]$$

$$E2(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_5(E = \sqrt{nEb/m}) \left[(m < n)(ma/n < x_0)(E = nb/m) eX\mathcal{O}_5(x_0 < ma/n < a) \right]$$

$$E3(a3) \text{ Se}\mathcal{O}_5(nb/m) \left[(m < n)(ma/n < x_0)(b < nb/m < E) eX\mathcal{O}_5(x_0 < ma/n < a) \right]$$

$$E4(b1) \text{ Ue}\mathcal{O}_5(b) \left[(m = n)(b < x_0) NB(a < x_0 < b) eX\mathcal{O}_5(x_0 < a) \right]$$

$$E5(d1) eX\mathcal{O}_5(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_6(a = b, \sqrt{aE}, E)$$

$$F1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_6(\sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n)(ma/n < x_0)(E < \sqrt{nEb/m} < nb/m) eX\mathcal{O}_6(x_0 < ma/n < a = b) \right]$$

$$F2(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_6(E = \sqrt{nEb/m}) \left[(m < n)(ma/n < x_0)(E = nb/m) eX\mathcal{O}_6(x_0 < ma/n < a = b) \right]$$

$$F3(a3) \text{ Se}\mathcal{O}_6(nb/m) \left[(m < n)(ma/n < x_0)(a = b < nb/m < E) eX\mathcal{O}_6(x_0 < ma/n < a = b) \right]$$

$$F4(c) \text{ Ue}\mathcal{O}_6(a = b) \left[(m = n)(a = b < x_0) eX\mathcal{O}_6(x_0 < a = b) \right]$$

$$F5(d1) eX\mathcal{O}_6(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_7(b, a, \sqrt{aE}, E)$$

G1(a2)

$$Se\mathcal{O}_7(\sqrt{NEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(E < \sqrt{NEb/m} < nb/m)eX\mathcal{O}_7(x_0 < ma/n < b)]$$

$$G2(a2) Se\mathcal{O}_7(E = \sqrt{NEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(E = nb/m)eX\mathcal{O}_7(x_0 < ma/n < b)]$$

$$G3(a3) Se\mathcal{O}_7(nb/m)[(m < n)(ma/n < x_0)(a < nb/m < E)eX\mathcal{O}_7(x_0 < ma/n < b)]$$

$$G4(b2) Ue\mathcal{O}_7(a)[(m < n)(ma/n = b)(a < x_0)NB(b < x_0 < a)eX\mathcal{O}_7(x_0 < b)]$$

$$G5(d2) eX\mathcal{O}_7(x_0)(m < n)(b < ma/n)$$

$$G6(d2) eX\mathcal{O}_7(x_0)(m = n)$$

$$G7(d1) eX\mathcal{O}_7(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_8(a = \sqrt{aE} = E, b)$$

$$H1(a2) Se\mathcal{O}_8(\sqrt{NEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(b < \sqrt{NEb/m} < nE/m)eX\mathcal{O}_8(x_0 < ma/n < a = E)]$$

$$H2(a2) Se\mathcal{O}_8(b = \sqrt{NEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(b = nE/m)eX\mathcal{O}_8(x_0 < ma/n < a = E)]$$

$$H3(a1) Se\mathcal{O}_8(nE/m)$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(a = E < nE/m < b)eX\mathcal{O}_8(x_0 < ma/n < a = E)]$$

$$H4(c) Ue\mathcal{O}_8(a = E)[(m = n)(a = E < x_0)eX\mathcal{O}_8(x_0 < a = E)]$$

$$H5(d1) eX\mathcal{O}_8(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_9(a = \sqrt{aE} = E = b)$$

$$I1(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_9(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(a = E = b < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_9(x_0 < ma/n < a = E = b)]$$

$$I2(c) \text{ Ue } \mathcal{O}_9(a = E = b)[(m = n)(a = E = b < x_0)eX\mathcal{O}_9(x_0 < a = E = b)]$$

$$I3(d1) eX\mathcal{O}_9(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_{10}(b, a = \sqrt{aE} = E)$$

$$J1(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_{10}(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < b)(ma/n < x_0)(a = E < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_{10}(x_0 < ma/n < b)]$$

$$J2(b2) \text{ Ue } \mathcal{O}_{10}(a = E)$$

$$[(m < n)(ma/n = b)(a = E < x_0)NB(b < x_0 < a = E)eX\mathcal{O}_{10}(x_0 < b)]$$

$$J3(d2) eX\mathcal{O}_{10}(x_0)(m < n)(b < ma/n)$$

$$J4(d2) eX\mathcal{O}_{10}(x_0)(m = n)$$

$$J5(d1) eX\mathcal{O}_{10}(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_{11}(E, \sqrt{aE}, a, b)$$

$$K1(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_{11}(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < x_0)(b < \sqrt{nEb/m} < nE/m)eX\mathcal{O}_{11}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE})]$$

$$K2(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_{11}(b = \sqrt{nEb/m})[(m < n)(ma/n < x_0)(b = nE/m)eX\mathcal{O}_{11}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE})]$$

$$K3(a1) \text{ Se } \mathcal{O}_{11}(nE/m)[(m < n)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} < nE/m < b)eX\mathcal{O}_{11}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE})]$$

$$\text{K4(c)} \quad Ue\mathcal{O}_{11}(\sqrt{aE}) \left[(m < n) (\sqrt{aE} = nE/m) (\sqrt{aE} < x_0) eX\mathcal{O}_{11}(x_0 < \sqrt{aE}) \right]$$

$$\text{K5(d3)} \quad eX\mathcal{O}_{11}(x_0) (m = n)$$

$$\text{K6(d1)} \quad eX\mathcal{O}_{11}(x_0) (n < m)$$

$$\mathcal{O}_{12}(E, \sqrt{aE}, a = b)$$

$$\text{L1(a2)} \quad Se\mathcal{O}_{12}(\sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n) (ma/n < x_0) (b < \sqrt{nEb/m} < nE/m) eX\mathcal{O}_{12}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE}) \right]$$

$$\text{L2(a2)} \quad Se\mathcal{O}_{12}(b = \sqrt{nEb/m}) \left[(m < n) (ma/n < x_0) (b = nE/m) eX\mathcal{O}_{12}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE}) \right]$$

$$\text{L3(a1)} \quad Se\mathcal{O}_{12}(nE/m)$$

$$\left[(m < n) (ma/n < x_0) (\sqrt{aE} < nE/m < b) eX\mathcal{O}_{12}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE}) \right]$$

$$\text{L4(c)} \quad Ue\mathcal{O}_{12}(\sqrt{aE}) \left[(m < n) (\sqrt{aE} = nE/m) (\sqrt{aE} < x_0) eX\mathcal{O}_{12}(x_0 < \sqrt{aE}) \right]$$

$$\text{L5(d3)} \quad eX\mathcal{O}_{12}(x_0) (m = n)$$

$$\text{L6(d1)} \quad eX\mathcal{O}_{12}(x_0) (n < m)$$

$$\mathcal{O}_{13}(E, \sqrt{aE}, b, a)$$

$$\text{M1(a2)} \quad Se\mathcal{O}_{13}(\sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n) (ma/n < x_0) (b < \sqrt{nEb/m} < nE/m) eX\mathcal{O}_{13}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE}) \right]$$

$$\text{M2(a2)} \quad Se\mathcal{O}_{13}(b = \sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n) (ma/n < x_0) (b = nE/m) eX\mathcal{O}_{13}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE}) \right]$$

$$M3(a1) \text{ Se}\mathcal{O}_{13}(nE/m)$$

$$\left[(m < n)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} < nE/m < b)eX\mathcal{O}_{13}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE}) \right]$$

$$M4(c) \text{ Ue}\mathcal{O}_{13}(\sqrt{aE}) \left[(m < n)(\sqrt{aE} = nE/m)(\sqrt{aE} < x_0)eX\mathcal{O}_{13}(x_0 < \sqrt{aE}) \right]$$

$$M5(d3) \text{ eX}\mathcal{O}_{13}(x_0)(m = n)$$

$$M6(d1) \text{ eX}\mathcal{O}_{13}(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_{14}(E, \sqrt{aE} = b, a)$$

$$N1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_{14}(\sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n)(ma/n < b)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} = b < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_{14}(x_0 < ma/n < \sqrt{aE} = b) \right]$$

$$N2(c) \text{ Ue}\mathcal{O}_{14}(\sqrt{aE} = b) \left[(m < n)(ma/n = b)(\sqrt{aE} = b < x_0)eX\mathcal{O}_{14}(x_0 < \sqrt{aE} = b) \right]$$

$$N3(d4) \text{ eX}\mathcal{O}_{14}(x_0)(m = n)$$

$$N4(d1) \text{ eX}\mathcal{O}_{14}(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_{15}(E, b, \sqrt{aE}, a)$$

$$P1(a2) \text{ Se}\mathcal{O}_{15}(\sqrt{nEb/m})$$

$$\left[(m < n)(ma/n < b)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_{15}(x_0 < ma/n < b) \right]$$

$$P2(b2) \text{ Ue}\mathcal{O}_{15}(\sqrt{aE}) \left[(m < n)(ma/n = b)(\sqrt{aE} < x_0)NB(b < x_0 < \sqrt{aE})eX\mathcal{O}_{15}(x_0 < b) \right]$$

$$P3(d4) \text{ eX}\mathcal{O}_{15}(x_0)(m = n)$$

$$P4(d1) \text{ eX}\mathcal{O}_{15}(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_{16}(E = b, \sqrt{aE}, a)$$

$$Q1(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_{16}(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < b)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_{16}(x_0 < ma/n < E = b)]$$

$$Q2(b2) \text{ Ue } \mathcal{O}_{16}(\sqrt{aE})$$

$$[(m < n)(ma/n = b)(\sqrt{aE} < x_0)NB(E = b < x_0 < \sqrt{aE})eX\mathcal{O}_{16}(x_0 < E = b)]$$

$$Q3(d4) \text{ eX } \mathcal{O}_{16}(x_0)(m = n)$$

$$Q4(d1) \text{ eX } \mathcal{O}_{16}(x_0)(n < m)$$

$$\mathcal{O}_{17}(b, E, \sqrt{aE}, a)$$

$$R1(a2) \text{ Se } \mathcal{O}_{17}(\sqrt{nEb/m})$$

$$[(m < n)(ma/n < b)(ma/n < x_0)(\sqrt{aE} < \sqrt{nEb/m})eX\mathcal{O}_{17}(x_0 < ma/n < b)]$$

$$R2(b2) \text{ Ue } \mathcal{O}_{17}(\sqrt{aE})[(m < n)(ma/n = b)(\sqrt{aE} < x_0)NB(b < x_0 < \sqrt{aE})eX\mathcal{O}_{17}(x_0 < b)]$$

$$R3(d4) \text{ eX } \mathcal{O}_{17}(x_0)(m = n)$$

$$R4(d1) \text{ eX } \mathcal{O}_{17}(x_0)(n < m)$$