

Modelo cuadrático para simular el crecimiento de una población de peces

Oscar A. G. Chong¹, Dagoberto A. Iglesias²
Matemática, UPR, 20.100, Pinar del Río, Cuba

Geraldo L. Diniz³,
DMAT, ICET – UFMT, 78.060-900, Cuiabá/MT.

Resumen: Para simular el crecimiento de una biomasa de peces se propone un modelo con una tasa de crecimiento tipo cuadrático. El modelo presentado se resuelve por el método de los elementos finitos usando técnicas upwind y el método de Newton para linealizarlo. Se analiza la existencia e unicidad de la solución, finalmente se realiza una simulación numérica de tres casos con parámetros empíricos los cuales son discutidos y se hace una valoración de la importancia del modelo para estudios ecológicos en general.

Palabras-clave: Peces; dispersión; simulación computacional; método de los elementos finitos; SUPG.

1. Introducción

Existen diferentes modelos matemáticos recientes para estudiar la dinámica poblacional en general, entre ellos tenemos: Pregnolato (2002) para capybaras con epizootia, Sossae et al. (1999) para multiespecies en competencia por espacio, Cantrell y Cosner (1999, 1998); Cantrell et al. (1998); Cantrell y Ward Jr (1997); Cantrell y Cosner (1996); Cosner (1996); Cacho (1990); Kareiva (1983); Gurney

¹oscar@mat.upr.edu.cu

²dago@mat.upr.edu.cu

³geraldo@cpd.ufmt.br

y MacCamy (1977) que presentan modelos mas generales, y especificamente para peces tenemos: Chong et al. (2005); Meyer y Diniz (1997); Welcomme (1985).

El modelo de Meyer y Diniz (1997) propone un crecimiento Maltusiano (con tasa de crecimiento constante), lo que limita el modelo a un estudio en intervalos iniciales cuando no hay obstaculos al crecimiento, ya Chong et al. (2005) estudiaron modelos tipo Verhulst para peces y Sossae et al. (1999) para poblaciones en general, que presupone una tasa de crecimiento lineal y permite estudiar en intervalos mayores de tiempo a partir de una condición inicial, estos modelos no permiten estudiar el efecto Allee por el cual las poblaciones alcanzan una etapa optima de reproducción y después empiezan a decrecer hasta alcanzar el punto de equilibrio. Nuestro trabajo parte de resultados alcanzados por Iglesias (2002) al partir de un modelo tipo Gompertz, donde utilizo malla rectangular con función de teste tipo lineal y técnica upwind. En nuestro caso a diferencia de Iglesias (2002) utilizaremos malla triangular por los buenos resultados demostrados en su uso en lo articulo de Chong et al. (2005), de los cuales consideramos este una generalización y demostramos en el análisis numérico final.

2. Modelo Matemático

Los términos que describen de forma general, el fenómeno estudiado de crecimiento de una biomasa b , en un intervalo de tiempo $(0, T]$ y en una región Ω del plano, considerado como una porción del río o hábitat de la especie. Así, denotando por $b = b(x, y, t)$ la biomasa específica en lo punto (x, y) y en el momento t , tenemos:

$$\frac{\partial b}{\partial t} = \left\{ \begin{array}{c} \text{Dispersión} \\ \text{Poblacional} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{c} \text{Efectos de} \\ \text{Migración} \end{array} \right\} \\ - \left\{ \begin{array}{c} \text{Decrecimiento} \\ \text{Poblacional} \\ \text{(Mortalidad)} \end{array} \right\} + \left\{ \begin{array}{c} \text{Crecimiento} \\ \text{Poblacional} \end{array} \right\}$$

- ✓ Dispersión Poblacional: $-\text{div}(-\alpha \nabla b)$, para el caso en que α , el coeficiente de dispersión es constante.
- ✓ Decrecimiento Poblacional: σb , donde σ , es el coeficiente de mortalidad.

- ✓ Efectos de Migración: $div(\vec{V}b)$, donde \vec{V} representa la dirección e intensidad del proceso migratorio.
- ✓ Crecimiento Poblacional: $F(b) = bf(b)$, en que $f(b)$ es la tasa intrínseca de crecimiento de la población.

Si consideramos el modelo de Gompertz para el crecimiento poblacional, se tiene:

$$F(b) = \lambda b(a_1 - \gamma b + \gamma_1 b^2)$$

asi, nuestro modelo resulta en:

$$\frac{\partial b}{\partial t} = \alpha \Delta b + V_x \frac{\partial b}{\partial x} + V_y \frac{\partial b}{\partial y} - \sigma b + \lambda b(a_1 - \gamma b + \gamma_1 b^2). \quad (2.1)$$

Además, para este modelo se le imponen las condiciones de frontera:

$$\left. \frac{\partial b}{\partial \eta} \right|_{\Gamma_0 \cup \Gamma_2} = 0 \quad (\text{Margen}); \quad (2.2)$$

$$-\alpha \left. \frac{\partial b}{\partial \eta} \right|_{\Gamma_1 \cup \Gamma_3} = \beta (b - \mathcal{B}_e) \quad (\text{Bajante y Subiente}). \quad (2.3)$$

en que β es el coeficiente de permeabilidad en esta parte de la frontera¹ y \mathcal{B}_e es la biomasa externa (para una condición de Fick). En fin, para la condición inicial tenemos:

$$b_0(x, y) = b(x, y, 0) \quad \text{con } (x, y) \in \Omega. \quad (2.4)$$

Donde la region en estudio se muestra en la figura 1:

3. Formulación variacional

Consideraremos una formulación variacional (o débil) del problema dado en las equaciones (2.1)–(2.4), encontrando del mismo una solución débil, en el sentido de las distribuciones, optando por el método de Elementos Finitos, las soluciones débiles serán construidas usando una base de funciones en un espacio de Sobolev.

¹Las fronteras Γ_0 , Γ_1 , Γ_2 y Γ_3 son disjuntas y $\Gamma_0 \cup \Gamma_1 \cup \Gamma_2 \cup \Gamma_3 = \partial\Omega = \Gamma$.



Figura 1: La región en estudio

$$\mathcal{V} = \left\{ \nu \in \mathcal{L}^2((0, T], A) : \frac{\partial \nu}{\partial t} \in \mathcal{L}^2(\Omega) \right\}, \text{ con } A = \left\{ b \in H^1(\Omega) : \frac{\partial b}{\partial \eta} \Big|_{\Gamma_0 \cup \Gamma_2} = 0 \right\}$$

y denotando

$$\left(f \Big| g \right)_{\Omega} = \iint_{\Omega} f \cdot g \, d\mu \quad \text{y} \quad \left\langle f \Big| g \right\rangle_{\Gamma} = \int_{\Gamma} f \cdot g \, ds \quad (3.5)$$

Multiplicando por ν , integrando en el sentido de Lebesgue y utilizando la primera identidad de Green (Wikimedia, 2006), obtenemos la siguiente formulación variacional del problema (2.1)–(2.4):

$$\begin{aligned} & \left(\frac{\partial b}{\partial t} \Big| \nu \right)_{\Omega} + \left(\alpha \nabla b \Big| \nabla \nu \right)_{\Omega} + \left(\vec{V} \cdot \nabla b \Big| \nu \right)_{\Omega} + \beta_B \left\langle b \Big| \nu \right\rangle_{\Gamma_1} \\ & + \beta_S \left\langle b \Big| \nu \right\rangle_{\Gamma_3} + \left((\sigma - \lambda(a_1 - \gamma b + \gamma_1 b^2)) b \Big| \nu \right)_{\Omega} \\ & = \beta_B \left\langle \mathcal{B}_B \Big| \nu \right\rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \left\langle \mathcal{B}_S \Big| \nu \right\rangle_{\Gamma_3} \quad \forall \nu \in \mathcal{V}, \forall t \in (0, T] \end{aligned} \quad (3.6)$$

con la condición inicial dada por $b(x, y, 0) = b_0(x, y)$. Donde buscamos $b \in \mathcal{V}$.

Para analizar la existencia e unicidad de la solución, seguiremos las ideas de Chong et al. (2005) y Diniz (2003). Utilizando el operador de Lions (ver Lions, 1961, Cap. 4):

$$\hat{A} = \sum_{i,j=1}^2 \frac{\partial}{\partial x_j} \left(A_{ij}(x, t) \frac{\partial}{\partial x_i} \right) + \sum_{i=1}^2 A_i(x, t) \frac{\partial}{\partial x_i} + A_0 \quad (3.7)$$

el problema variacional (3.6) puede ser expresado como:

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial b}{\partial t}\right) \Big|_{\nu} &+ \left(\hat{A}(b)\right) \Big|_{\nu} + \beta_B \langle b \Big|_{\nu} \rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \langle b \Big|_{\nu} \rangle_{\Gamma_3} \\ &= \left(F(b)\right) \Big|_{\nu} + \beta_B \langle \mathcal{B}_B \Big|_{\nu} \rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \langle \mathcal{B}_S \Big|_{\nu} \rangle_{\Gamma_3} \quad \forall \nu \in \mathcal{V} \end{aligned} \tag{3.8}$$

dadas las escogencias en (3.7) de:

$$A_{ij} = \begin{cases} \alpha & \text{si } i = j \\ 0 & \text{si } i \neq j \end{cases}$$

$$A_i = \begin{cases} V_1 & \text{si } i = 1 \\ V_2 & \text{si } i = 2 \end{cases}$$

$$A_0 = \sigma$$

y llamando a $\delta_0(t)$ al operador de Dirac que “fija” la condición inicial, tenemos:

$$(b_0 | \nu) \delta_0(t)$$

Todas las condiciones del teorema de Lions son satisfechas exceptuando la de continuidad que necesita de consideraciones especiales. Veamos:

$$|A(t, u, v)| \leq M \| u \|_{H^1(\Omega)} \| v \|_{H^1(\Omega)} .$$

Donde

$$M = \mu + \lambda(\gamma \| w_1 \| + \gamma_1 \| w_1 \| \| w_2 \|) + |V_1| + |V_2| + C,$$

en que $\mu = \max \{ \alpha, |\sigma - \lambda a_1| \}$ y $C \leq |\beta_1| + |\beta_2|$.

El teorema de Lions demanda que el término M sea independiente de w_1 y w_2 , pero tomando estas funciones convenientemente, es decir:

$$\|w_i\|_{\mathcal{L}}^2 < \{ \text{medida}(\Omega) \}^{1/2} b(\infty) < \infty, \text{ para } i = 1,2;$$

tendríamos una garantía para el funcionamiento numérico de nuestros algoritmos.

4. Modelo discreto

Con las técnicas Streamline Upwind Petrov-Galerkin (SUPG) construimos el modelo discreto, usando funciones de forma y peso pertenecientes a diferentes sub-espacios finitos de \mathcal{V} .

La aproximación espacial b_h , pertenece a un subespacio lineal \mathcal{V}_h de dimensión finita, en el que se puede representar b_h , como sigue:

$$b_h = \sum_{i=1}^{N_h} b_i(t) \varphi_i(x, y) \quad (4.9)$$

Para la solución del problema variacional construiremos una malla triangular con funciones de forma lineales y funciones de peso cuadráticas siguiendo De Oliveira (2003); Diniz (2003); Brooks y Hughes (1982).

La ecuación variacional (3.8), en el subespacio V_h , considerando $\lambda = 1$ nos queda:

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^{N_h} \left\{ \frac{\partial b_j(t)}{\partial t} \left(\varphi_j \Big| \psi_i \right)_{\Omega} + b_j(t) \left[\alpha \left(\nabla \varphi_j \Big| \nabla \psi_i \right)_{\Omega} + V_1 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} \Big| \psi_i \right)_{\Omega} \right. \right. \\ \left. \left. + V_2 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} \Big| \psi_i \right)_{\Omega} + (\sigma - a_1) \left(\varphi_j \Big| \psi_i \right)_{\Omega} + \gamma_1 \sum_{k=1}^{N_h} b_k(t) \left(\varphi_k \varphi_j \Big| \psi_i \right)_{\Omega} \right. \right. \\ \left. \left. - \gamma \sum_{l=1}^{N_h} b_l(t) \sum_{k=1}^N b_k(t) \left(\varphi_l \varphi_k \varphi_j \Big| \psi_i \right)_{\Omega} \right] \right\} + \beta_B \sum_{j \in \Gamma_1} b_j(t) \left\langle \varphi_j \Big| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_1} \\ + \beta_S \sum_{j \in \Gamma_3} b_j(t) \left\langle \varphi_j \Big| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_3} = \beta_B \left\langle \mathcal{B}_B \Big| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \left\langle \mathcal{B}_S \Big| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_3} \end{aligned} \quad (4.10)$$

$\forall \psi_i \in \mathcal{V}_h$

La ecuación (4.10) es un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que siguiendo la idea de Chong et al. (2005) en que se hizo uso de una discretización

temporal de tipo Crank-Nicolson, obtenemos:

$$\begin{aligned}
 & \sum_{j=1}^{N_h} \left\{ \frac{b_j^{n+1} - b_j^n}{\Delta t} \left(\varphi_j \middle| \psi_i \right)_\Omega + \frac{b_j^{n+1} + b_j^n}{2} \left[\alpha \left(\nabla \varphi_j \middle| \nabla \psi_i \right)_\Omega \right. \right. \\
 & + V_1 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} \middle| \psi_i \right)_\Omega + V_2 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} \middle| \psi_i \right)_\Omega + (\sigma - a_1) \left(\varphi_j \middle| \psi_i \right)_\Omega \\
 & + \gamma \sum_{k=1}^{N_h} \frac{b_k^{n+1} + b_k^n}{2} \left(\varphi_k \varphi_j \middle| \psi_i \right)_\Omega \\
 & \left. - \gamma_1 \sum_{l=1}^{N_h} \frac{b_l^{n+1} + b_l^n}{2} \sum_{k=1}^{N_h} \frac{b_k^{n+1} + b_k^n}{2} \left(\varphi_l \varphi_k \varphi_j \middle| \psi_i \right)_\Omega \right\} \\
 & + \beta_B \sum_{j \in \Gamma_1} \frac{b_j^{n+1} + b_j^n}{2} \left\langle \varphi_j \middle| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \sum_{j \in \Gamma_3} \frac{b_j^{n+1} + b_j^n}{2} \left\langle \varphi_j \middle| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_3} \\
 & = \beta_B \left\langle \mathcal{B}_B \middle| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \left\langle \mathcal{B}_S \middle| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_3} \quad \forall \psi_i \in \mathcal{V}_h
 \end{aligned} \tag{4.11}$$

Este es un modelo no lineal, que pasaremos a continuación a proponer su linealización.

5. Linealización del modelo

Para la linealización utilizaremos lo mismo procedimiento de Chong et al. (2005); Sossae et al. (1999).

Los términos no lineales de la ecuación (3.6), tiene la siguiente forma:

$$-\lambda b(\gamma b - \gamma_1 b^2) = b^2(\gamma_1 b - \gamma).$$

una vez que suponemos $\lambda = 1$. Ahora, utilizando la formula de Taylor:

$$f(x) = f(x_0) + f'(x_0) + \mathcal{O}(\Delta x)^2$$

y tomando

$$x = \frac{b^{r+1} + b^r}{2}, \quad x_0 = \frac{b^r + b^r}{2} \quad \text{y} \quad \Delta x = \frac{b^{r+1} - b^r}{2},$$

linealizamos los términos cuadrático y cúbico, obteniendo finalmente el siguiente sistema lineal de ecuaciones algebraicas:

$$\mathbb{A}(b^r, b^n) b^{n+1} = \mathbb{B}(b^r, b^n) b^n + \mathbb{C}(b^r, b^n) b^n + d^{n+1/2} \quad (5.12)$$

Y los coeficientes de las matrices \mathbb{A} , \mathbb{B} y \mathbb{C} tienen la forma:

$$\begin{aligned} a_{ij} = & \left(1 + \frac{\Delta t}{2}(\sigma - a)\right) \left(\varphi_j \Big| \psi_i\right) + \frac{\Delta t}{2} \left[\alpha \left(\nabla \varphi_j \Big| \nabla \psi_i\right) \right. \\ & + V_1 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} \Big| \psi_i\right) + V_2 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} \Big| \psi_i\right) + \gamma \sum_{k=1}^{N_h} \left(\frac{b_k^r + b_k^n}{2}\right) \left(\varphi_k \varphi_j \Big| \psi_i\right) \\ & - \frac{3}{2} \gamma_1 \sum_{k=1}^{N_h} \sum_{l=1}^{N_h} \left(\frac{b_k^r + b_k^n}{2}\right) \left(\frac{b_{kl}^r + b_{kl}^n}{2}\right) \left(\varphi_k \varphi_l \varphi_j \Big| \psi_i\right) \\ & \left. + \beta_B \left\langle \varphi_j \Big| \psi_i \right\rangle_{j \in \Gamma_1} + \beta_S \left\langle \varphi_j \Big| \psi_i \right\rangle_{j \in \Gamma_3} \right]. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} b_{ij} = & \left(1 - \frac{\Delta t}{2}(\sigma - a)\right) \left(\varphi_j \Big| \psi_i\right) - \frac{\Delta t}{2} \left[\alpha \left(\nabla \varphi_j \Big| \nabla \psi_i\right) \right. \\ & + V_1 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} \Big| \psi_i\right) + V_2 \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} \Big| \psi_i\right) + \gamma \sum_{k=1}^{N_h} \left(\frac{b_k^r + b_k^n}{2}\right) \left(\varphi_k \varphi_j \Big| \psi_i\right) \\ & - \frac{\gamma_1}{2} \sum_{k=1}^{N_h} \sum_{l=1}^{N_h} \left(\frac{b_k^r + b_k^n}{2}\right) \left(\frac{b_{kl}^r + b_{kl}^n}{2}\right) \left(\varphi_k \varphi_l \varphi_j \Big| \psi_i\right) \\ & \left. + \beta_B \left\langle \varphi_j \Big| \psi_i \right\rangle_{j \in \Gamma_1} + \beta_S \left\langle \varphi_j \Big| \psi_i \right\rangle_{j \in \Gamma_3} \right]. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} c_{ij} = & \frac{\Delta t}{2} \left[\frac{\gamma}{2} \sum_{k=1}^{N_h} \left(\frac{b_k^r + b_k^n}{2}\right) \left(\varphi_k \varphi_j \Big| \psi_i\right) \right. \\ & \left. - \gamma_1 \sum_{k=1}^{N_h} \sum_{l=1}^{N_h} \left(\frac{b_k^r + b_k^n}{2}\right) \left(\frac{b_{kl}^r + b_{kl}^n}{2}\right) \left(\varphi_k \varphi_l \varphi_j \Big| \psi_i\right) \right]. \end{aligned}$$

Los elementos del vector d tienen la forma:

$$d_i = \beta_B \left\langle \mathcal{B}_B \Big| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_1} + \beta_S \left\langle \mathcal{B}_S \Big| \psi_i \right\rangle_{\Gamma_3}.$$

6. Resultados numéricos

Los datos para el estudio numérico fueron tomados de las mismas fuentes de Chong et al. (2005), y son analizados tres casos, en todos se consigue ver el efecto Allee, es decir el alcance del periodo de reproducción optima de la especie y su decrecimiento posterior hasta su punto de equilibrio, elementos que no se podían ver con el modelo de Chong et al. (2005).

Tabla 1: Parámetros utilizados en los ensayos

Parámetros bióticos			
Parámetros	Valores	Parámetros	Valores
α	0.014	σ	0.13
a	0.14	$V_1 = V_2$	0
$\beta_B = \beta_S$	0	$\mathcal{B}_B = \mathcal{B}_s$	0
γ	0.01	γ_1	0.003
Parámetros de la discretización			
Δx	0.1	Δy	0.1
Δt	0.5		

Caso a) Migración muy moderada con los valores presentados en la tabla 1, en la figura 1 se muestra una comparación entre nuestro modelo con tasa de crecimiento cuadrático y el de crecimiento lineal tipo Verhulst en un nodo intermedio. Las gráficas 3–6 muestran el comportamiento en la región de estudio en tres tiempos diferentes $t=0$, $t=60$ y $t=150$ días.

Caso b) Blackfish (Welcomme, 1985, 1979) los parámetros tomados son los mismos de la tabla 1, con excepción de $a = 0.145$, $V_2 = 0.01$, $\beta_s = 0.06$, $\mathcal{B}_s = 10$, $\gamma_1 = 0.004$. Se puede observar en la figura 6 el punto de máxima, en las figuras 7–8 se observa la población a los 60 y 150 días, en que su movimiento lateral es ligeramente mayor que en el caso a) y observamos la entrada de biomasa por la subiente del río.

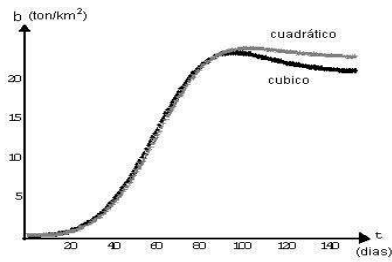


Figura 2: Comparación de resultados

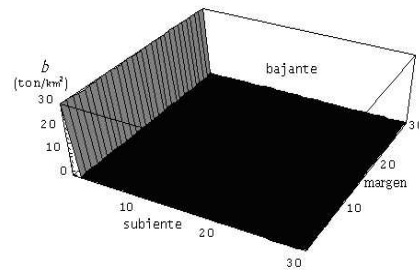
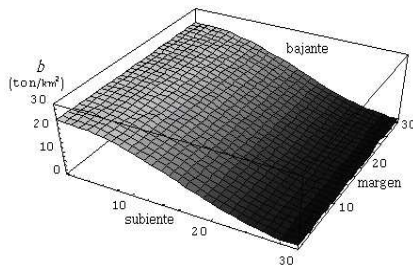
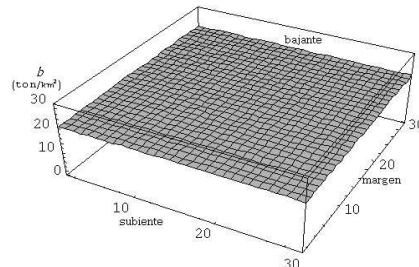
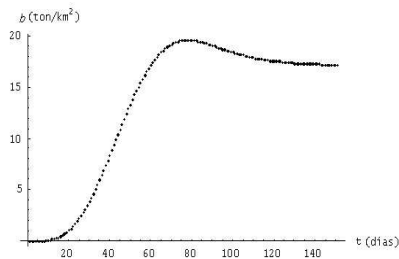
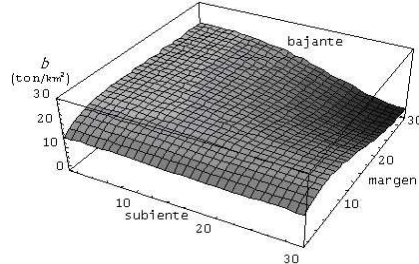
Figura 3: Caso a) $t = 0$ díasFigura 4: Caso a) $t = 60$ díasFigura 5: Caso a) $t = 150$ días

Figura 6: Resultado al largo del tiempo

Figura 7: Caso b) $t = 60$ días

Caso c) Peces con migración en dirección de la corriente del río – whitefish (Welcomme, 1985, 1979) – los datos aquí cambiaron de $a = 0.14$, $V_2 = 0$, $V_1 = 0.01$, $\gamma_1 = 0.005$. En este caso un aumento de γ_1 se observa un aumento del efecto Allee y una mayor diferenciación con el caso de tasa de crecimiento lineal (figura 10). En la simulación en la región rectangular se muestra a los 60 días (figura 11), el efecto de migración en la dirección de la corriente del río y la población en su punto de equilibrio a los 150 días (figura 9).

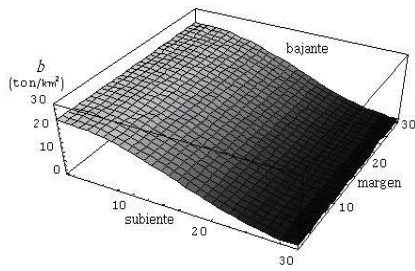


Figura 8: Caso b) $t = 150$ días

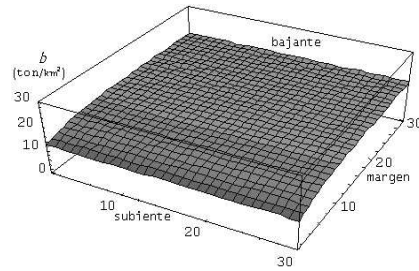


Figura 9: Caso c) $t = 150$ días

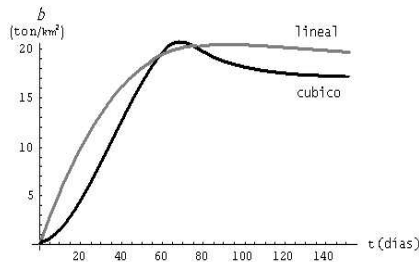


Figura 10: Comparación de resultados

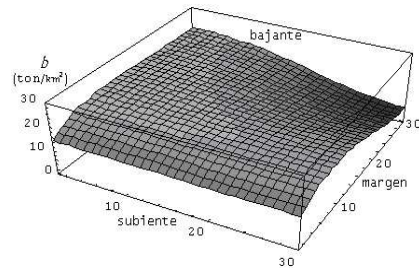


Figura 11: Caso c) $t = 60$ días

7. Comentarios finales

Este modelo permite a diferencia de los de tasa de crecimiento constante o lineal simular el periodo óptimo de reproducción de la especie y mejora la estimación de su punto de equilibrio, lo que es muy importante para el manejo sustentable de una especie.

El actual trabajo es una herramienta mas desde el punto de vista técnico-científico-metodológico para estudiar problemas del tipo (2.1)-(2.4) y otros similares.

Desarrollos futuros de este trabajo pueden ir encaminados a utilizar otros modelos con tasas de crecimiento no lineales diferentes, también sería interesante generalizar el modelo al caso de especies en competencia, por ejemplo presa-depredador, o simplemente competidores por el alimento.

Referencias

- Brooks, A. N. y Hughes, T. J. R. (1982). Streamline upwind/Petrov-Galerkin formulations for convection dominated flows with particular emphasis on incompressible Navier-Stokes equations. *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering*, 32:199–259.
- Cacho, O. J. (1990). Protein and fat dynamics in fish: A bioenergetic model applied to aquaculture. *Ecological Modelling*, 50:33–56.
- Cantrell, R. S. y Cosner, C. (1996). Spatially explicit models for the population dynamics of a species colonizing an island. *Math. Biosci.*, 136:65–107.
- Cantrell, R. S. y Cosner, C. (1998). On the effects of spatial heterogeneity on the persistence of interacting species. *J. Math. Biol.*, 37:103–145.
- Cantrell, R. S. y Cosner, C. (1999). A comparison of foraging strategies in patchy environment. *Math. Biosci.*, 160:25–46.
- Cantrell, R. S., Cosner, C., y Fagan, W. F. (1998). Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. *J. Math. Biol.*, 37:491–533.
- Cantrell, R. S. y Ward Jr, J. R. (1997). On the effects of spatial heterogeneity on the persistence of interacting species. *SIAM J. Appl. Math.*, 57:1311–1327.
- Chong, O. A. G., Diniz, G. L., y Villatoro, F. R. (2005). Dispersal of fish populations in dams: modelling and simulation. *Ecological Modelling*, 186:290–298.
- Cosner, C. (1996). Variability vagueness and comparison methods for ecological models. *Bulletin of Math. Biology*, 58(2):207–246.
- De Oliveira, R. F. (2003). *O comportamento evolutivo de uma mancha de óleo na Baía de Ilha Grande/RJ: modelagem, análise numérica e simulações*. PhD thesis, IMECC–Unicamp, Campinas/SP.
- Diniz, G. L. (2003). *Dispersion of pollutant in an air/water system: modelling, approximation and applications*. PhD thesis, FEEC – Unicamp, Campinas/SP.

- Gurney, W. S. C. y MacCamy, R. C. (1977). On the diffusion of biological populations. *Math. Biosci.*, 33:35–49.
- Iglesias, D. A. (2002). Modelo matemático tipo cuadrático para simular el crecimiento dinámico de una biomasa. Master's thesis, ISPJAE, Habana, Cuba.
- Kareiva, P. M. (1983). Local movement in herbivorous insects: applying a passive diffusion model to mark-recapture field experiments. *Oecologia*, 57:327–332.
- Lions, J. L. (1961). *Equations Differentielles Operationelles*. Springer.
- Meyer, J. F. C. A. y Diniz, G. L. (1997). Changes of habitat of fish populations: a mathematical model. *Int. J. Math. Educ. Sci. Technol.*, 28 (4):519–529.
- Pregnoatto, S. A. (2002). *A cyclic epizootie in capivaras (Hydrochoerus hydrocaeris): study, modelling and simulation of case*. PhD thesis, FEEC – UNICAMP, Campinas/SP.
- Sossae, R. C., Meyer, J. F. C. A., Loiselle, S., y Rossi, C. (1999). Mathematical modeling and numerical simulation of space-dependent multispecies interactions. *Annals of the N. York Academy of Sciences*, 879:440–443.
- Welcomme, R. L. (1979). *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman Inc., N. York.
- Welcomme, R. L. (1985). *River Fisheries*, volume 262 de *Fish. Tech. Pop.* FAO, Rome.
- Wikimedia (2006). Green's identities. in: Webpage of Wikipedia – The Free Encyclopedia, dirección url: http://en.wikipedia.org/wiki/Green's_identities; acceso en: 22/04/2006.