

# Efecto de una mortalidad diferenciada por rasgos fenotípicos sobre la distribución genotípica: un modelo impulsivo para el caso mendeliano.

## Effect of a differentiated mortality by phenotypic traits on genotypic distribution: an impulsive model for the Mendelian case.

Héctor Rojas-Castro<sup>1</sup> and Fernando Córdova-Lepe<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Departamento de Matemática, Física y Estadística, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile*

Fecha de recepción del manuscrito: 30/10/2021

Fecha de aceptación del manuscrito: 08/12/2021

Fecha de publicación: 30/12/2021

**Resumen**—Una población diploide, cerrada, panmíctica y que admite un modelo de crecimiento malthusiano es compartimentada según su genotipo, para un locus en específico, en tres subpoblaciones: dos homocigotas y una heterocigota. Bajo el supuesto de que la población se extrae alternando tiempos constantes de veda con instantes de captura comparativamente más cortos, se modela impulsivamente las frecuencias genotípicas de cada subpoblación, suponiendo que cada genotipo expresa una característica fenotípica que diferencia las tasas de mortalidad por captura. A partir de este modelo se obtienen resultados respecto de la distribución genotípica a largo plazo.

**Palabras clave**—distribución genotípica, mortalidad diferenciada, ecuaciones diferenciales impulsivas, modelo matemático genético

**Abstract**—A diploid, closed, panmictic population that supports a Malthusian growth model is compartmentalized according to its genotype, for a specific locus, into three subpopulations: two homozygous and one heterozygous. Under the assumption that the population is extracted by alternating constant closure times with comparatively shorter capture instants, the genotype frequencies of each subpopulation are impulsively modeled, assuming that each genotype expresses a phenotypic characteristic that differentiates the mortality rates per capture. From this model, results are obtained regarding the long-term genotypic distribution.

**Keywords**—genotypic distribution, differentiated mortality, impulsive differential equations, genetic mathematical model

## INTRODUCCIÓN

La variabilidad genética y la pérdida de biodiversidad resulta un tema de particular interés para biólogos y genetistas que enfocan sus esfuerzos en la conservación -ver Allendorf y Luikart (2007)-. Es así como una gran cantidad de estudios han puesto su atención en la diversidad genética de poblaciones concretas y proponen, o buscan poner a prueba, distintas estrategias de manejo, con el fin de que el acervo genético de la población, y con ello su diversidad, se mantenga, o se recupere -ver Benevides et al. (2014); Leary et al. (1993); Li et al. (2013); Siler et al. (2014)-.

En cuanto a la conservación de la biodiversidad a nivel genético, ya es sabido -ver González y Mena (1994)- que

uno de los principales factores que influyen en la pérdida de variabilidad genética es la selección (no necesariamente natural) que favorece a los individuos más aptos, e implícitamente a su información genética, pudiendo esta última ser transmitida (como alelos y siguiendo las leyes de la genética mendeliana) a las generaciones siguientes en mayor proporción que la que es propia de los individuos menos aptos -ver Templeton (2006)-.

El presente trabajo tiene como objeto de estudio una población, que consideraremos como un recurso natural autorregenerativo, la cual es capturada y extraída periódicamente, a intervalos constantes y muy breves de tiempo. La variabilidad genética se expresa a través de las frecuencias genotípicas, y se estudia su comportamiento al paso del tiempo,

considerando la explotación de este recurso como un proceso de selección, en el sentido evolutivo, tal como se plantea en Beacham (1983); Ricker (1980, 1982), y donde se establece, además, que el método de extracción puede facilitar la captura de ciertos individuos que manifiestan determinadas características fenotípicas, convirtiéndose en un tipo de selección que favorece a los individuos que son más difíciles de capturar, o que son descartados por el método empleado para llevar a cabo la extracción.

Los procesos de pesca son un muy buen ejemplo de la situación que se busca describir. En ellos, el método usado en el proceso de pesca puede ser más efectivo en algunos individuos que en otros, en función de ciertas características, particularmente relacionadas con el tamaño.

En Hindar *et al.* (1991); Silliman (1975); Sandlund y Naesje (1989) se pueden revisar ejemplos de diferentes poblaciones de peces que experimentan cambios en su variabilidad genética a causa de los procesos de captura y su manejo.

En la búsqueda de la simplicidad del modelo matemático que se establecerá, se supondrá que el proceso de extracción tiene dos escalas de tiempo diferentes. Por un lado, un intervalo de tiempo sin capturas (por ejemplo, una veda), donde la población aumenta naturalmente y, por otro lado, un breve período de cosecha que se modela como un pulso -ver Córdova *et al.* (2012)-. Para la primera escala, el crecimiento de la población se modela mediante un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, considerando para ello las frecuencias genotípicas, mientras que, dado que las capturas tienen una duración considerablemente más corta, los instantes en que esta se lleva a cabo serán considerados pulsos (a intervalos constantes de tiempo) dentro de la dinámica. Esto determina un segundo sistema discreto de ecuaciones, el que definirá la segunda escala de tiempo. Por lo tanto, la dinámica de las frecuencias genotípicas se modelará mediante el acoplamiento de los dos sistemas de ecuaciones que acabamos de mencionar, es decir, se modelará mediante un sistema impulsivo -ver Haddad *et al.* (2006); Samoilenko y Perestyuk (1995)-.

## EL MODELO

Consideremos una población cerrada, diploide y panmíctica, que obedece a un modelo de crecimiento maltusiano. Las letras  $A$  y  $a$  denotarán los dos posibles alelos para un locus específico dado, sin que esto implique, necesariamente, que existe algún tipo de dominancia entre ellos. De esta manera, es posible compartimentar la población en tres tipos de individuos por genotipo para el locus en estudio:  $AA$ ,  $Aa$  y  $aa$ .

Las funciones  $P_{AA}(t)$ ,  $P_{Aa}(t)$  y  $P_{aa}(t)$  representan las abundancias de las respectivas subpoblaciones genotípicas en el instante  $t$ . Por lo tanto,  $P(t) = P_{AA}(t) + P_{Aa}(t) + P_{aa}(t)$  corresponde a la abundancia de la población total.

Las *frecuencias genotípicas* -ver Templeton (2006)- corresponden a la proporción relativa de los genotipos existentes en una población, es decir,  $P_{AA}(\cdot)/P(\cdot)$ ,  $P_{Aa}(\cdot)/P(\cdot)$  y  $P_{aa}(\cdot)/P(\cdot)$ , que denotamos respectivamente por  $x(\cdot)$ ,  $y(\cdot)$  y  $z(\cdot)$ . Notemos que  $x(t) + y(t) + z(t) = 1$  para todo  $t$ .

De manera similar, las *frecuencias alélicas* son las frecuencias de cada alelo específico, respecto del conjunto de posibles alelos para un locus dado -ver Templeton (2006)-.

**TABLA 1:** PROPORCIÓN DE DESCENDIENTES PERTENECIENTES A CADA SUBPOBLACIÓN GENOTÍPICA

Tipo	Apareos	AA	Aa	aa
$AA \times AA$	$(q/P)P_{AA}P_{AA}$	1	0	0
$AA \times Aa$	$(q/P)P_{AA}P_{Aa}$	1/2	1/2	0
$AA \times aa$	$(q/P)P_{AA}P_{aa}$	0	1	0
$Aa \times AA$	$(q/P)P_{Aa}P_{AA}$	1/2	1/2	0
$Aa \times Aa$	$(q/P)P_{Aa}P_{Aa}$	1/4	1/2	1/4
$Aa \times aa$	$(q/P)P_{Aa}P_{aa}$	0	1/2	1/2
$aa \times AA$	$(q/P)P_{aa}P_{AA}$	0	1	0
$aa \times Aa$	$(q/P)P_{aa}P_{Aa}$	0	1/2	1/2
$aa \times aa$	$(q/P)P_{aa}P_{aa}$	0	0	1

Si  $f_A(t)$  y  $f_a(t)$  son las frecuencias alélicas para los alelos  $A$  y  $a$ , respectivamente, en el instante  $t$ , entonces es posible calcularlas como:

$$\begin{cases} f_A(t) = x(t) + \frac{1}{2}y(t) = \frac{1}{2}(x(t) + 1 - z(t)) \\ f_a(t) = z(t) + \frac{1}{2}y(t) = \frac{1}{2}(z(t) + 1 - x(t)), \end{cases} \quad (1)$$

Claramente,  $f_A$  y  $f_a$  tienen valores en el intervalo  $[0, 1]$ , y suman la unidad.

### Abundancia de las subpoblaciones genotípicas

Dado un par de progenitores en la población, los individuos de su progenie pueden formar parte de cualquiera de los grupos genotípicos  $AA$ ,  $Aa$  o  $aa$  que se están considerando, en función de las leyes de Mendel -ver Templeton (2006)-.

La Tabla 1 resume un método de conteo que nos permite distribuir a los descendientes entre los subgrupos genotípicos descritos, dependiendo del subgrupo de sus padres, donde  $q = \rho/2$ , con  $\rho$  el número de apareamientos en los que puede participar un individuo.

Con base en la Tabla 1, es posible calcular el número de apareos que generan descendencia con algún genotipo dado. Denotemos por  $h_{AA}$  (respectivamente  $h_{Aa}$  o  $h_{aa}$ ) al número de apareos que generan descendientes de genotipo  $AA$  (respectivamente  $Aa$  o  $aa$ ). Así,

$$h_{AA} = \frac{q}{P} \left( P_{AA}^2 + \frac{1}{2}P_{AA}P_{Aa} + \frac{1}{2}P_{Aa}P_{AA} + \frac{1}{4}P_{Aa}^2 \right),$$

que, usando (1), se puede reescribir como

$$h_{AA} = \frac{q}{P} \left( P_{AA} + \frac{1}{2}P_{Aa} \right)^2 = qf_A^2P. \quad (2)$$

De manera análoga, obtenemos

$$h_{Aa} = \frac{q}{P} 2 \left( P_{AA} + \frac{1}{2}P_{Aa} \right) \left( P_{aa} + \frac{1}{2}P_{Aa} \right) = 2qf_Af_aP \quad (3)$$

y

$$h_{aa} = \frac{q}{P} \left( P_{aa} + \frac{1}{2}P_{Aa} \right)^2 = qf_a^2P. \quad (4)$$

Luego, si  $v$  es el número promedio de descendientes por apareamiento y  $\mu$  es la tasa de mortalidad natural de la población, entonces el número de individuos incorporados a cada subgrupo genotípico, por unidad de tiempo, será:

$$\begin{cases} P'_{AA}(t) = v h_{AA}(t) - \mu P_{AA}(t), \\ P'_{Aa}(t) = v h_{Aa}(t) - \mu P_{Aa}(t), \\ P'_{aa}(t) = v h_{aa}(t) - \mu P_{aa}(t). \end{cases} \quad (5)$$

Reemplazando (2), (3) y (4) en (5), y definiendo  $\alpha = v \cdot q$ , se da lugar al siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{cases} P'_{AA}(t) = \alpha f_A^2(t)P(t) - \mu P_{AA}(t), \\ P'_{Aa}(t) = 2\alpha f_A(t)f_a(t)P(t) - \mu P_{Aa}(t), \\ P'_{aa}(t) = \alpha f_a^2(t)P(t) - \mu P_{aa}(t). \end{cases} \quad (6)$$

Nótese que a partir del sistema (6), obtenemos  $P' = P'_{AA} + P'_{Aa} + P'_{aa} = (\alpha - \mu)P$ , lo que da cuenta del carácter maltusiano supuesto para la abundancia de la población.

### Frecuencia de las subpoblaciones genotípicas

Nos interesa conocer cómo varían en el tiempo las frecuencias genotípicas de la población. Como  $x(\cdot) = P_{AA}(\cdot)/P(\cdot)$ , tenemos que  $P^2(t)x'(t)$  es igual a  $P'_{AA}(t)P(t) - P_{AA}(t)P'(t)$ ,  $t \geq 0$ . Sustituyendo  $P'_{AA}$  por la primera igualdad en (6), obtenemos que  $x'(t) = \alpha f_A^2(t) - \alpha x(t)$ . Y procediendo de forma análoga para  $y(\cdot)$  y  $z(\cdot)$ , se obtiene el sistema:

$$\begin{cases} x'(t) = \alpha [f_A^2(t) - x(t)], \\ y'(t) = \alpha [2f_A(t)f_a(t) - y(t)], \\ z'(t) = \alpha [f_a^2(t) - z(t)], \end{cases} \quad (7)$$

donde  $f_A(\cdot)$  y  $f_a(\cdot)$ , como funciones de  $x(\cdot)$ ,  $y(\cdot)$  y  $z(\cdot)$ , están dadas por (1), mientras que  $\alpha$  es la constante definida en (6).

### Un modelo para la captura diferenciada por genotipo

Como se explicó anteriormente, la población supuesta se considera como un recurso de consumo humano. Una parte de ella es capturada en instantes que forman una secuencia uniformemente distribuida, por ejemplo, lo que ocurre con una población de peces cuya captura y extracción se hace entre cierres consecutivos de igual duración (vedas). En atención al modelo matemático final que se busca establecer, supongamos que el número de individuos capturados por unidad de tiempo es diferente para cada una de las subpoblaciones genotípicas,  $P_{AA}$ ,  $P_{Aa}$  y  $P_{aa}$ , entendiendo que cada genotipo expresa una característica fenotípica que facilita o dificulta la captura. Se pueden encontrar algunos ejemplos de esta situación en Smith (1994).

Consideraremos las siguientes hipótesis:

- (a) *Captura impulsiva entre vedas*: supondremos que las capturas ocurren en momentos que forman una sucesión creciente de instantes  $\{t_k\}$  igualmente espaciados, es decir,  $t_{k+1} - t_k = \tau$ , para algún  $\tau > 0$  y para cada  $k \geq 0$ .

Los tiempos de captura así definidos (a intervalos constantes de tiempo), obedecen a razones de conservación, pues permiten entregar al recurso extraído algún espacio de tiempo en el cual recuperarse, y, por otra parte, a razones económicas, que están relacionadas con la necesidad de capturar determinadas cantidades del recurso en tiempos breves. Algunos trabajos que desarrollan la necesidad y el sentido de una captura de este tipo son: Clark (1990), Córdova y Pinto (2002), Córdova et al. (2012).

- (b) *La Hipótesis de Schaefer*: en cada subpoblación genotípica, con capturabilidad diferenciada, asumimos que la extracción por unidad de biomasa es proporcional al esfuerzo de pesca ejercido en cada instante de captura. El esfuerzo de captura se denota mediante el parámetro  $E$ , y corresponde a un indicador de los insumos del proceso de producción, que es común a toda la población y que se diferencia en cada subpoblación genotípica únicamente por la capturabilidad de cada una de ellas -ver Clark (1990)-.

Con base en estas hipótesis, obtenemos que en la  $k$ -ésima extracción, el número de individuos de cada subpoblación genotípica, inmediatamente después (esto es, en el límite a  $t_k$  por la derecha), viene dado por:

$$\begin{cases} P_{AA}(t_k^+) = (1 - q_1 E)P_{AA}(t_k), \\ P_{Aa}(t_k^+) = (1 - q_2 E)P_{Aa}(t_k), \\ P_{aa}(t_k^+) = (1 - q_3 E)P_{aa}(t_k), \end{cases} \quad (8)$$

donde cada coeficiente  $q_i$ ,  $i \in \{1, 2, 3\}$ , se interpreta como una medida de la capturabilidad (determinada por las características fenotípicas que cada genotipo manifiesta) de los individuos con genotipo  $AA$ ,  $Aa$  y  $aa$ , respectivamente. Así,  $q_1 E P_{AA}(t_k)$  corresponderá al número de individuos pertenecientes a la subpoblación genotípica  $P_{AA}$  que son capturados en el instante  $t_k$ , de modo que  $P_{AA}(t_k^+) = P_{AA}(t_k) - q_1 E P_{AA}(t_k) = (1 - q_1 E)P_{AA}(t_k)$ . De manera análoga, obtenemos expresiones para  $P_{Aa}(t_k^+)$  y  $P_{aa}(t_k^+)$ .

Teniendo en cuenta lo anterior, tenemos que  $P(t_k^+) = (1 - q_1 E)P_{AA}(t_k) + (1 - q_2 E)P_{Aa}(t_k) + (1 - q_3 E)P_{aa}(t_k)$ . Y cuando  $q = q_1 = q_2 = q_3$ , tenemos  $P(t_k^+) = (1 - qE)P(t_k)$ , que da cuenta de la versión estándar de las hipótesis de Schaefer, recientemente explicadas.

Ahora, introduciendo el cambio de variables  $x(\cdot) = P_{AA}(\cdot)/P(\cdot)$ ,  $y(\cdot) = P_{Aa}(\cdot)/P(\cdot)$  y  $z(\cdot) = P_{aa}(\cdot)/P(\cdot)$ , obtenemos

$$\begin{cases} x(t_k^+) = Q_1 x(t_k) / \{Q_1 x(t_k) + Q_2 y(t_k) + Q_3 z(t_k)\}, \\ y(t_k^+) = Q_2 y(t_k) / \{Q_1 x(t_k) + Q_2 y(t_k) + Q_3 z(t_k)\}, \\ z(t_k^+) = Q_3 z(t_k) / \{Q_1 x(t_k) + Q_2 y(t_k) + Q_3 z(t_k)\}, \end{cases} \quad (9)$$

donde  $Q_i = 1 - q_i E$ ,  $i \in \{1, 2, 3\}$ . Las expresiones  $q_i$ ,  $i \in \{1, 2, 3\}$ , son conocidas como *coeficiente de capturabilidad*. Por lo tanto, vamos a nombrar a cada expresión  $Q_i$ ,  $i \in \{1, 2, 3\}$ , como *coeficiente de resistencia a la captura*, que puede interpretarse como una medida de la población que no

es capturada, y que por ende permanece luego del proceso de captura. Claramente,  $Q_i \in [0, 1]$ , para todo  $i \in \{1, 2, 3\}$ , y su valor depende únicamente del coeficiente de captura  $q_i$  y el esfuerzo de captura  $E$ . En términos de este coeficiente de resistencia a la captura, se presentarán los principales resultados de este trabajo.

Las expresiones en (9) representan las frecuencias genotípicas para cada genotipo del locus de interés en el instante  $t_k^+$ , es decir, exactamente después del proceso de captura y retiro. Después de este instante, la dinámica está definida por el sistema ordinario (7), hasta el instante  $t_{k+1}$  donde se vuelve a llevar a cabo el proceso de captura.

Los pares de ecuaciones (6)-(8) y (7)-(9) son ejemplos de ecuaciones diferenciales impulsivas a tiempos de impulso fijos.

Notemos que existen modelos de pesquería impulsivos en que los tiempos de impulso no están predeterminados -ver Castro-Santis *et al.* (2016)-.

## RESULTADOS PRINCIPALES

Una técnica utilizada para estudiar los sistemas impulsivos, es considerar algún mapeo estroboscópico discreto asociado. A partir de la dinámica de este mapeo, es posible analizar e interpretar la dinámica del sistema impulsivo original. Para entender el efecto que tienen las capturas en el sistema (7) - (9), queremos encontrar un mapeo estroboscópico que vincule el valor de una solución  $(x(\cdot), y(\cdot), z(\cdot))$ , en un instante  $t_k$ , con su valor en el tiempo sucesor  $t_{k+1}$ .

Para lo anterior, es necesario considerar los siguientes resultados preliminares:

**Lema 1** *Las frecuencias alélicas  $f_A(\cdot)$  y  $f_a(\cdot)$ , definidas en (1), son constantes como funciones del tiempo.*

**Demostración 1** *Sabemos que  $f_A(t) = x(t) + (1/2)y(t)$ ,  $t \geq 0$ , ver (1). Entonces  $f'_A(t) = x'(t) + (1/2)y'(t)$ . De las dos primeras igualdades en (7), obtenemos:*

$$\begin{aligned} \alpha^{-1} f'_A(t) &= f_A^2(t) - x(t) + \frac{1}{2}(2f_A(t)f_a(t) - y(t)) \\ &= f_A^2(t) + f_A(t)f_a(t) - (x(t) + \frac{1}{2}y(t)) \\ &= f_A(t)(f_A(t) + f_a(t)) - f_A(t) = 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto, se concluye que  $f_A(\cdot)$  es constante y, por ende,  $f_a(\cdot)$  también es constante.

**Nota 1** *El Lema 1 ofrece una demostración alternativa al primero de los resultados que forman parte del denominado principio de Hardy-Weinberg -ver Templeton (2006)-.*

**Lema 2** *La solución  $(x(t), y(t), z(t))$ ,  $t \geq 0$ , de (7), con condición inicial igual a  $(x_0, y_0, z_0)$ , viene dado por:*

$$\begin{cases} x(t) = f_A^2(1 - e^{-\alpha t}) + x_0 e^{-\alpha t}, \\ y(t) = 2f_A f_a(1 - e^{-\alpha t}) + y_0 e^{-\alpha t}, \\ z(t) = f_a^2(1 - e^{-\alpha t}) + z_0 e^{-\alpha t}. \end{cases} \quad (10)$$

**Demostración 2** *Nótese que, haciendo uso del Lema 1, las expresiones en (7) corresponden a un sistema diferencial de tres ecuaciones lineales no homogéneas y desacopladas, con coeficientes constantes. Por lo tanto, su solución es inmediata.*

**Nota 2** *Observemos que si  $t \rightarrow \infty$ , obtenemos asintóticamente el segundo resultado planteado en el principio de Hardy-Weinberg -ver Templeton (2006)-.*

Ahora, considerando estos dos resultados, podemos buscar el mapeo estroboscópico descrito anteriormente. Por (10), para  $t \in (t_k, t_{k+1}]$ , tenemos:

$$x(t) = \left( x(t_k^+) + \frac{1}{2}y(t_k^+) \right)^2 (1 - e^{-\alpha(t-t_k)}) + x(t_k^+) e^{-\alpha(t-t_k)}.$$

Evaluando en  $t = t_{k+1}$  e identificando  $u_j = u(t_j)$ ,  $u_j^+ = u(t_j^+)$ , para todo  $j \geq 0$  y  $u \in \{x, y, z\}$ , obtenemos:

$$x_{k+1} = \left( x_k^+ + \frac{1}{2}y_k^+ \right)^2 (1 - e^{-\alpha\tau}) + x_k^+ e^{-\alpha\tau}. \quad (11)$$

Considerando las expresiones como (11) para las variables  $y$  y  $z$ , y además los pulsos definidos en (9), se tiene que:

$$\begin{cases} x_{k+1} \sigma_k^2 = (Q_1 x_k + \frac{1}{2} Q_2 y_k)^2 (1 - e^{-\alpha\tau}) + Q_1 x_k \sigma_k e^{-\alpha\tau}, \\ y_{k+1} \sigma_k^2 = \begin{cases} 2(Q_1 x_k + \frac{1}{2} Q_2 y_k)(Q_3 z_k + \frac{1}{2} Q_2 y_k)(1 - e^{-\alpha\tau}) \\ + Q_2 y_k \sigma_k e^{-\alpha\tau}, \end{cases} \\ z_{k+1} \sigma_k^2 = (Q_3 z_k + \frac{1}{2} Q_2 y_k)^2 (1 - e^{-\alpha\tau}) + Q_3 z_k \sigma_k e^{-\alpha\tau}, \end{cases} \quad (12)$$

donde  $\sigma_k = Q_1 x_k + Q_2 y_k + Q_3 z_k$ ,  $k \geq 0$ .

Ahora, usando  $y_{k+1} = 1 - x_{k+1} - z_{k+1}$ , el sistema (12) se puede reescribir con una dimensión menor como:

$$\begin{cases} x_{k+1} = F(x_k, z_k), \\ z_{k+1} = G(x_k, z_k), \end{cases} \quad (13)$$

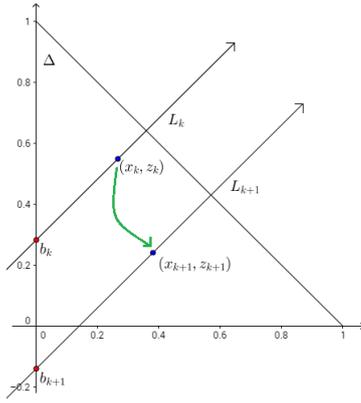
donde  $F, G : \Delta \rightarrow \Delta$  están definidas por:

$$\begin{aligned} F(x, z) &= \begin{cases} \frac{1}{4} \left( \frac{(2Q_1 - Q_2)x_k + Q_2(1 - z_k)}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} \right)^2 (1 - p) \\ + \left( \frac{Q_1 x_k}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} \right) p, \end{cases} \\ G(x, z) &= \begin{cases} \frac{1}{4} \left( \frac{(2Q_3 - Q_2)z_k + Q_2(1 - x_k)}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} \right)^2 (1 - p) \\ + \left( \frac{Q_3 z_k}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} \right) p, \end{cases} \end{aligned} \quad (14)$$

con  $\Delta = \{(x, z) / x \geq 0, z \geq 0, x + z \leq 1\}$ ,  $p = e^{-\alpha\tau}$  y  $\tau = t_{k+1} - t_k$ .

Claramente, el mapeo (13) está bien definido. Como  $x_k + y_k + z_k = 1$ , para todo  $k \geq 0$ , es muy sencillo demostrar que  $F(x, z) \geq 0$ ,  $G(x, z) \geq 0$  y  $F(x, y) + G(x, y) \leq 1$ .

Ahora bien, observemos que para cada punto  $P(x^*, z^*) \in \Delta$ , es posible asociar la línea:



**Figura 1:** Ejemplo de la relación entre la dinámica bidimensional  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  y la dinámica unidimensional  $\{b_k\}_{k \geq 0}$

$$L : z = x + b(x^*, z^*), \quad \text{where } b(x^*, z^*) = z^* - x^*. \quad (15)$$

Es decir, la recta de pendiente unitaria que contiene al punto  $P$ , y cuya intersección con la ordenada  $z$  es el punto  $(0, b(x^*, z^*))$ .

Así, dada una trayectoria  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  definida por el mapeo (13), y habiendo definido que  $b_k = b(x_k, z_k)$  para cada  $k \geq 0$ , podemos considerar las rectas paralelas:

$$L_k : z = x + b_k \quad \text{y} \quad L_{k+1} : z = x + b_{k+1}.$$

Entonces, basado en (15) y (14), obtenemos que  $b_k = z_k - x_k$ , mientras que

$$b_{k+1} = z_{k+1} - x_{k+1} = \frac{Q_3 z_k - Q_1 x_k}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2},$$

dando lugar a la sucesión de interceptos  $\{b_k\}_{k \geq 0}$ , cuyo comportamiento nos permitirá estudiar la dinámica definida por el sistema (13), a partir de una dinámica unidimensional, como se muestra en la Figura 1.

En orden a cumplir este objetivo, consideremos el siguiente lema:

**Lema 3** Considere la función  $\Phi : \Delta \rightarrow \mathbb{R}$  definida por:

$$\Phi(x, z) = (Q_3 - Q_2)z(1 - z + x) - (Q_1 - Q_2)x(1 - x + z) \quad (16)$$

Entonces, dado  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  una trayectoria de (13), se afirma que:

- (i)  $b_{k+1} > b_k$ , si y solo si  $\Phi(x_k, z_k) > 0$ .
- (ii)  $b_{k+1} < b_k$ , si y solo si  $\Phi(x_k, z_k) < 0$ .
- (iii) Si  $(x^*, z^*)$  es un punto fijo de (13), entonces  $\Phi(x^*, z^*) = 0$ .

**Demostración 3** Siendo  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  una trayectoria de (13). La diferencia  $b_{k+1} - b_k$  se puede calcular como

$$\begin{aligned} & b_{k+1} - b_k \\ &= \frac{Q_3 z_k - Q_1 x_k}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} - (z_k - x_k) \\ &= \frac{Q_3 z_k - Q_1 x_k - (z - x)[(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2]}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} \\ &= \frac{(Q_3 - Q_2)z_k - (Q_1 - Q_2)x_k - (z - x)[(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k]}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2} \\ &= \frac{(Q_3 - Q_2)z_k(1 - z_k + x_k) - (Q_1 - Q_2)x_k(1 - x_k + z_k)}{(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2}. \end{aligned}$$

Luego, usando el hecho de que  $(Q_1 - Q_2)x_k + (Q_3 - Q_2)z_k + Q_2$  es igual a  $Q_1 x_k + Q_3 z_k + Q_2(1 - x_k - z_k)$ , y que es positivo para todo  $k \geq 0$ , resulta sencillo demostrar que el signo de  $\Phi(x_k, z_k) = (Q_3 - Q_2)z_k(1 - z_k + x_k) - (Q_1 - Q_2)x_k(1 - x_k + z_k)$  es el mismo signo de  $b_{k+1} - b_k$ , para cada par  $(x_k, z_k)$  en la trayectoria de (13). Por lo tanto, se deducen los puntos (i), (ii) y (iii) del Lema 3.

### Igual capturabilidad para todas las subpoblaciones genotípicas

Supongamos que la estrategia de extracción no hace ninguna diferencia en la capturabilidad de los individuos, siendo igualmente probable capturar a cualquiera de ellos, independiente del grupo genotípico al que pertenece. Es decir, incorporamos al sistema (13) el supuesto de que  $q_1 = q_2 = q_3$ . Este hecho es equivalente, en términos de los coeficientes de resistencia de captura, a suponer que  $Q_1 = Q_2 = Q_3$ . Utilizaremos este último hecho, con el fin de facilitar el cálculo y la interpretación de los resultados que se obtendrán. De esta manera, el sistema (13) se puede reescribir como:

$$\begin{cases} x_{k+1} &= \frac{1}{4}(x_k + 1 - z_k)^2(1 - p) + px_k, \\ z_{k+1} &= \frac{1}{4}(z_k + 1 - x_k)^2(1 - p) + pz_k p, \end{cases} \quad (17)$$

obteniendo el siguiente resultado:

**Teorema 1** Supongamos  $Q_1 = Q_2 = Q_3$ . Entonces, dada una condición inicial  $(x_0, z_0)$ , cada solución  $(x(t), z(t))$ ,  $t \geq 0$ , del sistema (13) satisface que  $f_A(\cdot)$  y  $f_a(\cdot)$ , definidas en (1), son constantes. Además  $x_\infty = (f_A(0))^2$  y  $z_\infty = (f_a(0))^2$ , donde el subíndice  $\infty$  indica el límite cuando  $k \rightarrow +\infty$ .

**Demostración 4** Usando el resultado expuesto en el Lema 1 tenemos que en cada intervalo  $(t_k, t_{k+1}]$ ,  $k \geq 0$ , las frecuencias alélicas son constantes. Además, usando (1), tenemos que:

$$f_A(t_k) = \frac{1}{2}(x_k + 1 - z_k) \quad \text{and} \quad f_a(t_k) = \frac{1}{2}(z_k + 1 - x_k).$$

Entonces, el sistema (17) se puede reescribir como:

$$\begin{cases} x_{k+1} &= f_A^2(t_k)(1 - p) + px_k, \\ z_{k+1} &= f_a^2(t_k)(1 - p) + pz_k. \end{cases} \quad (18)$$

Pero, haciendo uso de las igualdades expuestas en este último sistema, podemos notar que para todo  $k \geq 0$  se cumple que:

$$\begin{aligned}
 f_A(t_{k+1}) &= \frac{1}{2} [x_{k+1} + 1 - z_{k+1}] \\
 &= \begin{cases} \frac{1}{2} [f_A^2(t_k)(1-p) + (x_k)p + 1 \\ -f_a^2(t_k)(1-p) - (z_k)p] \end{cases} \\
 &= \frac{1}{2}(1-p)[f_A(t_k) - f_a(t_k) + 1] + f_A(t_k)p \\
 &= (1-p)f_A(t_k) + f_A(t_k)p \\
 &= f_A(t_k).
 \end{aligned}$$

De manera análoga, es posible probar que  $f_a(t_{k+1}) = f_a(t_k)$ , para todo  $k \geq 0$ . Es decir, las frecuencias alélicas son constantes en la sucesión  $\{t_k\}_{k \geq 0}$ . Luego, definiendo las constantes  $f_A = f_A(0)$  y  $f_a = f_a(0)$ , el sistema (18) se puede reescribir como:

$$\begin{cases} x_{k+1} = f_A^2(1-p) + px_k, \\ z_{k+1} = f_a^2(1-p) + pz_k. \end{cases} \quad (19)$$

Así, resolviendo cada una de las ecuaciones en diferencias que forman parte del sistema (19) obtenemos:

$$\begin{cases} x_k = (1-p^k)f_A^2 + x_0p^k, \\ z_k = (1-p^k)f_a^2 + z_0p^k. \end{cases}$$

Para finalmente, calculando el límite cuando  $k \rightarrow +\infty$  ( $0 < p < 1$ ), demostrar el Teorema.

**Nota 3** El resultado probado en el Teorema 1 implica que, si no hay diferencia en la resistencia a la captura entre cada subpoblación genotípica, entonces el principio de Hardy-Weinberg sigue siendo válido, a pesar de que hemos considerado un proceso de captura.

### Capturabilidad diferenciada para una subpoblación homocigota

Supongamos que la capturabilidad en una de las subpoblaciones homocigotas es diferente a la capturabilidad del resto de las subpoblaciones genotípicas. Sin pérdida de generalidad, podemos considerar que la subpoblación con genotipo *aa* (homocigoto) es la que tiene una capturabilidad diferente (la situación para el genotipo *AA* es totalmente análoga). Este mismo supuesto, en términos de coeficiente de resistencia a la captura, implica que  $Q_1 \neq Q_1$ . Por lo tanto, al definir  $\eta = Q_3/Q_1$ , el sistema (13) se representa de la siguiente manera:

$$\begin{cases} x_{k+1} = \frac{1}{4} \left( \frac{1+x_k-z_k}{1+(\eta-1)z_k} \right)^2 (1-p) + \left( \frac{x_k}{1+(\eta-1)z_k} \right) p, \\ z_{k+1} = \frac{1}{4} \left( \frac{1+x_k-z_k}{1+(\eta-1)z_k} \right)^2 (1-p) + \left( \frac{\eta z_k}{1+(\eta-1)z_k} \right) p, \end{cases} \quad (20)$$

mientras que la función  $\Phi$ , definida en (16), se puede reescribir como:

$$\Phi_{1,2}(x, z) = (Q_3 - Q_1)z(1 - z + x).$$

En orden a obtener los puntos fijos del sistema (20), debemos resolver el sistema de ecuaciones  $x_k = x_{k+1}$  y  $z_k = z_{k+1}$ . Según el Lema 3, una condición necesaria para que un punto  $(x^*, z^*) \in \Delta$  sea un punto fijo es que  $\Phi_{1,2}(x^*, z^*) = 0$ . Entonces, los puntos fijos del sistema (20) están en la línea  $z = 0$ , o  $z = x + 1$ . Por lo tanto, los puntos fijos del sistema (20) son:

$$P_x(1, 0), P_z(0, 1) \text{ and } P \left( \frac{p-\eta}{\eta-1}, \frac{p-1}{\eta-1} \right).$$

Sin embargo, el punto  $P$  se descarta porque no está en el dominio de definición  $\Delta$  del mapeo discreto (13). De hecho, si  $\eta > 1$ , entonces  $(p-1)/(\eta-1) < 0$ , descartando automáticamente el punto  $P$ . Por otro lado, si  $0 < \eta < 1$ , podemos notar que:

- Si  $\eta < p$ , entonces  $(p-\eta)/(\eta-1) < 0$ .
- Si  $\eta = p$ , entonces  $(p-\eta)/(\eta-1) = 0$  y  $(p-1)/(\eta-1) = 1$ , que corresponde a un punto ya existente.
- Si  $\eta > p$ , entonces  $(p-\eta)/(\eta-1) + (p-1)/(\eta-1)$  es igual a  $(2p-\eta-1)/(\eta-1)$ , que es mayor que 1.

Así, los únicos puntos fijos posibles para el sistema (20) son  $P_x(1, 0)$  y  $P_z(0, 1)$ . Entonces, si las trayectorias de (20) convergen a un punto, este punto debe ser  $P_x$  o  $P_z$ , lo que lleva al siguiente resultado:

**Teorema 2** Supongamos  $Q_1 = Q_2$  y  $Q_3 \neq Q_1$ . Entonces, las trayectorias  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  del sistema (13) son convergentes y se tiene que  $(x_{+\infty}, z_{+\infty}) = (1, 0)$  si  $Q_3 < Q_1$ , mientras que  $(x_{+\infty}, z_{+\infty}) = (0, 1)$  si  $Q_3 > Q_1$ . Donde el subíndice  $\infty$  indica el límite cuando  $k \rightarrow +\infty$ .

**Demostración 5** Para una mejor comprensión de la demostración, se invita al lector a tener siempre a la vista la Figura 1.

Supongamos  $Q_3 < Q_1$ . Entonces  $\Phi_{1,2}(x, z) = (Q_3 - Q_1)z(1 - z + x) < 0$ ,  $\forall (x, y) \in \Delta$ . Por lo tanto, la sucesión de interceptos  $\{b_k\}_{k \geq 0}$  es una sucesión estrictamente decreciente que está acotada inferiormente por  $b(1, 0) = -1$ , por lo tanto, es convergente.

Sea  $b_\infty$  el límite de sucesión  $\{b_k\}$ . Si  $b_\infty > -1$ , entonces los puntos de acumulación de la trayectoria  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$ , definida por el mapeo (20) pertenecen al segmento de recta  $I_\infty = L_\infty \cap \Delta$ , donde  $L_\infty : z = x + b_\infty$ .

Consideremos  $(x_\omega, z_\omega)$  algunos de estos puntos de acumulación. Luego, por el mapeo continuo (20), el punto  $(x_\omega^1, z_\omega^1)$ , el iterado de  $(x_\omega, z_\omega)$ , es también un punto de acumulación. Pero, si  $(x_\omega^1, z_\omega^1) \neq (x_\omega, z_\omega)$ , entonces  $b(x_\omega^1, z_\omega^1) < b(x_\omega, z_\omega) = b_\infty$ . Por lo tanto,  $(x_\omega^1, z_\omega^1) \notin I_\infty$ , lo que contradice el hecho de que es un punto de acumulación, de modo que  $(x_\omega^1, z_\omega^1) = (x_\omega, z_\omega)$ , es decir,  $(x_\omega, z_\omega)$  es un punto fijo, que no puede ser otro que  $P_x(1, 0)$ .

De manera análoga, se demuestra que si  $Q_3 > Q_1$ , entonces cada trayectoria  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  del sistema (20) converge a  $P_z(0, 1)$ .

**Nota 4** El resultado anterior es totalmente análogo para el supuesto  $Q_3 = Q_2$  y  $Q_1 \neq Q_3$ , obteniendo conclusiones equivalentes para las trayectorias de los sistemas (13), ver Tabla 2.

**Nota 5** El resultado presentado en el Teorema 2 implica que, bajo las hipótesis asumidas, la pérdida de variabilidad genética para el locus en estudio es absoluta, fijándose en la población uno de los alelos y perdiéndose el otro, generando así una población totalmente homocigota para el locus considerado.

**Capturabilidad diferenciada para la subpoblación heterocigota**

Supongamos que la capturabilidad de la subpoblación heterocigota es diferente a la capturabilidad de las otras subpoblaciones genotípicas (homocigotas). Es decir, en términos del coeficiente de resistencia a la captura, consideramos el caso en el que  $Q_1 = Q_3$  y  $Q_2 \neq Q_1$ . Bajo este supuesto, el sistema (13) se puede reescribir como:

$$\begin{cases} x_{k+1} = \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} \left( 1 + \frac{x-z}{(1-\eta)(x+z)+\eta} \right)^2 (1-p) \\ + \left( \frac{x}{(1-\eta)(x+z)+\eta} \right) p, \end{array} \right. \\ z_{k+1} = \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} \left( 1 - \frac{x-z}{(1-\eta)(x+z)+\eta} \right)^2 (1-p) \\ + \left( \frac{z}{(1-\eta)(x+z)+\eta} \right) p, \end{array} \right. \end{cases} \quad (21)$$

donde  $\eta = Q_2/Q_1$ , mientras que la función  $\Phi$ , definida en (16), se define como:

$$\Phi_{1,3}(x, z) = (Q_2 - Q_1)(x - z)(1 - (x + z)) \quad (22)$$

De manera similar a lo que se hizo en la sección anterior, es posible obtener los puntos fijos del sistema (21), haciendo uso de los resultados expuestos en el Lema 3, de lo que se concluye, para este caso particular, que los puntos fijos buscados están en la recta  $z = x$  o en la recta  $z = 1 - x$ . Sustituyendo estas relaciones en el sistema (21) y calculando las soluciones del sistema de ecuaciones  $x_k = x_{k+1}$  y  $z_k = z_{k+1}$ , obtenemos los siguientes puntos fijos:

$$P_x(1, 0), P_z(0, 1) \text{ and } \hat{P}(\hat{x}, \hat{x}),$$

donde

$$\hat{x} = \frac{\sqrt{(\eta^2 + 2\eta + 1)p^2 + (2\eta^2 - 12\eta + 2)p + \eta^2 + 2\eta + 1} + (-\eta - 1)p + 3\eta - 1}{8\eta - 8}$$

De esta forma, podemos llegar al siguiente resultado:

**Teorema 3** Supongamos que  $Q_1 = Q_3$  y  $Q_2 \neq Q_1$ . Si  $k \rightarrow \infty$ , entonces las trayectorias  $\{(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  del sistema (21), con condición inicial igual a  $(x_0, z_0)$ , son convergentes a: (a)  $P_x(1, 0)$ , si  $Q_2 < Q_1$  y  $x_0 > z_0$ , (b)  $P_z(0, 1)$ , si  $Q_2 < Q_1$  y  $x_0 < z_0$ , (c)  $\hat{P}(\hat{x}, \hat{x})$ , si  $x_0 = z_0$ , y (d)  $\hat{P}(\hat{x}, \hat{x})$ , si  $Q_2 > Q_1$ .

**Demostración 6** En razonamiento y técnica, la demostración del Teorema 3 es análoga a la del Teorema 2. Por lo tanto, suponiendo  $Q_1 = Q_3$  y  $Q_2 < Q_1$ , es simple demostrar  $(x, z) \in \Delta$ , luego  $\Phi_{1,3}(x, z) = (Q_2 - Q_1)(xz)(1 - (x + z))$ , definido en (22), es siempre negativo si  $x > z$  y siempre positivo si  $x < z$ , de donde se concluyen los puntos (a) y (b).

La recta  $z = x$  es invariante bajo el mapeo (21). Ahora, es fácil probar que dada una condición inicial en la línea  $z = x$ , entonces el sistema (21) se convierte en un sistema unidimensional, para el cual las trayectorias son acotadas y monótonas, por lo tanto, son convergentes. Además, las trayectorias son convergentes a  $\hat{P}$  (único punto fijo), que se describe anteriormente, mediante lo cual se prueba el punto (c).

Finalmente, tenemos que si  $Q_2 > Q_1$ , entonces  $\Phi_{1,3}(x, z) = (Q_2 - Q_1)(xz)(1 - (x + z))$  es positivo cuando  $x < z$  y negativo cuando  $x > z$ . Así, la sucesión de interceptos  $\{b(x_k, z_k)\}_{k \geq 0}$  converge a 0, para cada condición inicial  $(x_0, z_0)$ . Usando este hecho, y el punto (c) ya probado, es posible concluir (d).

**Nota 6** El último resultado implica, en términos biológicos, que si la capturabilidad de la subpoblación heterocigota es mayor que la de las otras subpoblaciones, o equivalentemente, su coeficiente de resistencia a la captura es menor, entonces se produce una pérdida total de variabilidad genética para el locus en estudio, excepto cuando las frecuencias genotípicas iniciales son iguales para cada subpoblación homocigota (situación poco común en el contexto biológico). Además, si la capturabilidad de la subpoblación heterocigota es menor, entonces la variabilidad genética en la población permanece y las frecuencias genotípicas convergen a las coordenadas de  $\hat{P}$ .

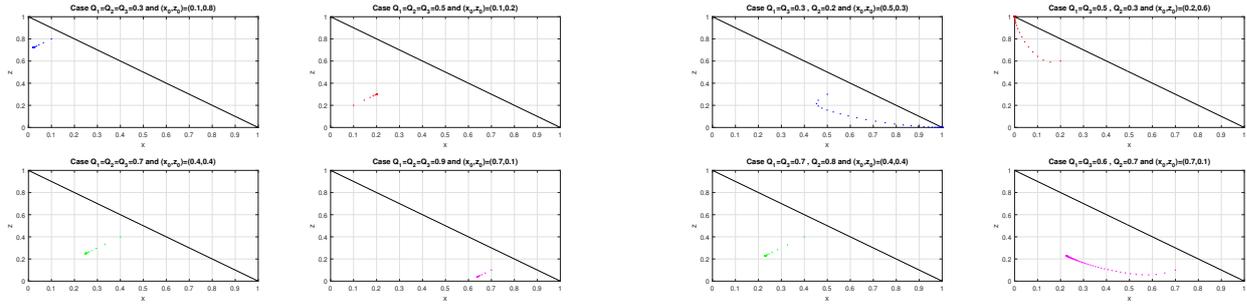
**EJEMPLOS NUMÉRICOS**

En esta sección, algunos ejemplos numéricos sobre el comportamiento de las trayectorias del sistema (13) son presentados, con el fin de apoyar el análisis que en las secciones anteriores se llevó a cabo. En las simulaciones que se presentan a continuación, se supone, para todas ellas, que  $\alpha = 0,3$  y  $\tau = 2$ , por lo tanto  $p = e^{-\alpha\tau}$  será aproximadamente 0,5488.

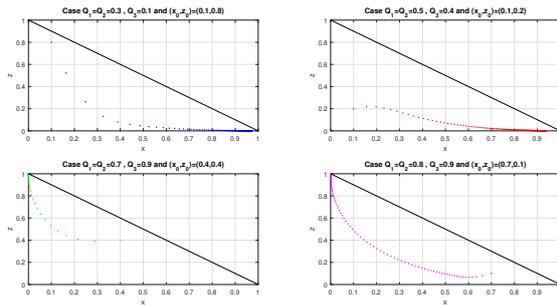
**Igual de capturabilidad para todas las subpoblaciones genotípicas**

Para ejemplificar el caso en el que la porción de individuos capturados en cada instante de captura es igual para cada subpoblación genotípica, hemos considerado, a modo de ejemplo, los casos en los que el coeficiente de resistencia a la captura ( $Q_i$ ) es 0,3, 0,5, 0,7 y 0,9, cada uno de ellos con una condición inicial diferente. Estas simulaciones se presentan en la Figura 2.

En cada gráfico se puede ver claramente la convergencia de las trayectorias. Además, es posible observar que la trayectoria se mueve en una sola línea recta, de acuerdo con el hecho de que si  $Q_1 = Q_2 = Q_3$ , entonces, la función  $\Phi$ , definida en (16), es idénticamente cero.



**Figura 2:** Igualdad de captura para todas las subpoblaciones genotípicas



**Figura 3:** Capturabilidad diferenciada para una subpoblación homocigota

### Capturabilidad diferenciada para una subpoblación homocigota

Para el caso en el que la capturabilidad de una de las subpoblaciones homocigotas es diferente a la capturabilidad de las dos subpoblaciones genotípicas restantes, se han considerado los casos en los que los coeficientes de resistencia a la captura tienen los siguientes valores:  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 3, 0, 3, 0, 1)$ ,  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 5, 0, 5, 0, 4)$ ,  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 7, 0, 7, 0, 9)$  y  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 8, 0, 8, 0, 9)$ , con las mismas condiciones iniciales para cada uno de ellos, dando lugar a las simulaciones de la Figura 3.

En cada gráfico se observa que ocurre lo demostrado en el Teorema 2, siendo las trayectorias convergentes al punto  $(1, 0)$  en los casos en que  $Q_3 < Q_1$  y al punto  $(0, 1)$  en aquellos casos donde  $Q_3 > Q_1$ . Además, las trayectorias que se muestran gráficamente permiten darnos cuenta que, de hecho, al considerar la recta de pendiente uno, en la que se ubica cada punto de la trayectoria, entonces los interceptos de esta recta con el eje  $z$ , corresponden efectivamente a una sucesión acotada y decreciente si  $Q_3 < Q_1$  (y creciente cuando  $Q_3 > Q_1$ ), argumento esencial en la demostración del Teorema 2.

### Capturabilidad diferenciada para la subpoblación heterocigota

Finalmente, el caso en el que la capturabilidad de la subpoblación heterocigota ( $Aa$ ) es diferente de la capturabilidad de las dos subpoblaciones genotípicas restantes, lo que en términos de coeficiente de resistencia a la captura sería  $Q_1 = Q_3$  y  $Q_2 \neq Q_1$ , es ejemplificado considerando cuatro puntos iniciales diferentes y, también, diferentes combina-

**Figura 4:** Capturabilidad diferenciada para la subpoblación heterocigota

ciones para los valores de  $Q_1$ ,  $Q_2$  y  $Q_3$ , dados por las tuplas:  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 3, 0, 2, 0, 3)$ ,  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 5, 0, 3, 0, 5)$ ,  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 7, 0, 8, 0, 7)$  y  $(Q_1, Q_2, Q_3) = (0, 6, 0, 7, 0, 6)$ . Los gráficos de estas trayectorias se presentan en la Figura 4.

Cada gráfico corresponde a una situación diferente de las descritas en el Teorema 3. Así, es posible observar que en los casos en que  $Q_2 < Q_1$ , la convergencia de las trayectorias del sistema (13) depende de la condición inicial, y que estas convergen hacia el punto  $(1, 0)$  si  $x_0 > z_0$  y al punto  $(0, 1)$  cuando  $x_0 < z_0$ . Por otro lado, es posible notar la convergencia de las trayectorias a un punto de la recta  $z = x$  en los casos en que el punto de inicio está en esta recta, o en los casos en que  $Q_2 > Q_1$ .

## DISCUSIÓN

Considerando los supuestos bajo los cuales se planteó el modelo (7), tenemos que los resultados obtenidos del estudio del sistema (13) indican claramente que cualquier tipo de captura impulsiva (en intervalos de tiempo igualmente espaciados) donde las tasas de captura difieren según el genotipo considerado, provocan, en la gran mayoría de los casos, una pérdida absoluta de la variabilidad genética para el locus en estudio, fijando uno de los dos posibles alelos, y generando así, una población mayoritariamente homocigota, para este locus en particular. Incluso, este hecho es independiente del valor  $\tau$ , que está asociado con el tiempo transcurrido entre un instante de captura y el siguiente.

Varios autores citados a lo largo de este artículo -ver Beaucham (1983); Hindar et al. (1991); Ricker (1980); Sandlund y Naesje (1989); Silliman (1975)- han obtenido resultados similares en sus investigaciones. Los procesos de captura pueden influir en la variabilidad genética de las poblaciones, y por lo tanto, aumentar el número de individuos que tienen una característica fenotípica particular, resultado del genotipo favorecido con el proceso de captura (menos capturado).

Sin embargo, a pesar de los resultados evidentes en términos biológicos; el estudio del sistema (13) revela un escenario en el que la pérdida de variabilidad genética no es absoluta. Las trayectorias del sistema (21), un caso particular del sistema (13), pueden converger a un punto distinto de  $(1, 0)$  y  $(0, 1)$ , situaciones en las que se fija un alelo y se genera entonces una pérdida absoluta de la variabilidad genética para el locus en estudio. Esta posible situación es de particular interés si se piensa en buscar algún tipo de estrategia de captura que no tenga un fuerte impacto sobre la variabilidad genética

**TABLA 2:** RESUMEN DE LOS PRINCIPALES RESULTADOS OBTENIDOS

	Casos	Teorema	$(x_{\infty}, y_{\infty}, z_{\infty})$
1	$Q_1 = Q_2 = Q_3$	Teorema 1	$(f_A^2(0), 2f_A(0)f_a(0), f_a^2(0))$
2	$Q_3 < Q_2 = Q_1$	Teorema 2	$(1, 0, 0)$
3	$Q_1 < Q_2 = Q_3$	Teorema 2 (análogo)	$(0, 0, 1)$
4	$Q_1 = Q_2 < Q_3$	Teorema 2	$(0, 0, 1)$
5	$Q_3 = Q_2 < Q_1$	Teorema 2 (análogo)	$(1, 0, 0)$
6	$Q_2 < Q_1 = Q_3$	Teorema 3	$(1, 0, 0)$ if $x_0 > z_0$ $(0, 0, 1)$ if $x_0 < z_0$
7	$Q_1 = Q_3 < Q_2$	Teorema 3	$(\hat{x}, 1 - 2\hat{x}, \hat{x})$
8	$Q_1 < Q_2 < Q_3$	Probado	$(0, 0, 1)$
9	$Q_1 < Q_3 < Q_2$	Abierto	
10	$Q_2 < Q_1 < Q_3$	Abierto	
11	$Q_2 < Q_3 < Q_1$	Abierto	
12	$Q_3 < Q_1 < Q_2$	Abierto	
13	$Q_3 < Q_2 < Q_1$	Probado	$(1, 0, 0)$

de la población que se extraerá, y se presenta bajo el supuesto de que la resistencia a la capturabilidad en la subpoblación heterocigota es mayor que la de las otras dos subpoblaciones genotípicas (homocigotos). Es decir, en términos del modelo, cuando  $Q_2 > Q_1$  y  $Q_1 = Q_3$ . Bajo este supuesto, el sistema converge a un punto, que llamamos  $(\hat{x}, \hat{x})$ , en el que las frecuencias genotípicas para los genotipos AA y aa, respectivamente,  $x$  y  $z$ , son iguales y puede ser calculadas por medio de la expresión:

$$\hat{x} = \frac{\sqrt{(\eta^2 + 2\eta + 1)p^2 + (2\eta^2 - 12\eta + 2)p + \eta^2 + 2\eta + 1} + (-\eta - 1)p + 3\eta - 1}{8\eta - 8}$$

donde  $\eta = Q_2/Q_1 > 1$ .

Además, podemos darnos cuenta de que si  $\eta$  tiende a 1 (por la derecha), en otras palabras, los valores de  $Q_1, Q_2$  y  $Q_3$  son cada vez más similares, entonces  $\hat{x}$  tienden a 1/4, siendo este número el valor al que convergería  $x$  (frecuencia genotípica para el genotipo AA) en una población en *Equilibrio de Hardy-Weinberg* -ver Templeton (2006)- con condición inicial  $(x_0, z_0)$  en la recta  $z = x$ . Así, el punto  $(hat{x}, hat{x})$  pasaría a formar parte de una especie de versión alternativa del *Equilibrio de Hardy-Weinberg*, cuya diferencia con el punto real  $(1/4, 1/4)$  depende de qué tan lejos esté  $\eta$  del valor 1. De manera similar, tenemos que si  $\eta$  tiende a infinito, entonces  $\hat{x}$  tiende a 1/2, lo que implica que la frecuencia genotípica para el genotipo aa,  $z$ , tiende a 1/2 también. Entonces, como  $x + y + z = 1$ , tenemos que  $y$ , la frecuencia genotípica para el heterocigoto Aa tiende a cero, ¿será posible proporcionar una interpretación biológica a este resultado?

La Tabla 2 resume los principales resultados obtenidos en este trabajo. Nótese que si los coeficientes de resistencia a la captura son los mismos para todas las subpoblaciones genotípicas (Caso 1), entonces las frecuencias genotípicas convergen hasta un punto que, eventualmente, permite mantener la variabilidad genética de la población (para el locus en estudio). Esta sería una versión impulsiva del *Principio de Hardy-Weinberg*.

Por otro lado, observamos que, si la capturabilidad de una de las subpoblaciones homocigotas es diferente a la de las subpoblaciones genotípicas restantes, entonces la población tendrá una pérdida absoluta de variabilidad genética para el

locus considerado, independiente de las condiciones de abundancia al inicio del proceso de captura (Casos 2, 3, 4 y 5 de la Tabla 2).

También cabe señalar que el suponer que la capturabilidad de la población heterocigota es diferente a la de las dos subpoblaciones homocigotas restantes, implicará una pérdida absoluta de variabilidad genética y la fijación de un alelo en la población cuando el coeficiente de resistencia a la captura sea menor para la subpoblación heterocigota. En este caso, el alelo que se fija dependerá de la condición inicial presente en la población al momento de iniciar el proceso de captura, y será simplemente el más abundante en ese momento (Caso 6). Sin embargo, existe un escenario donde se mantiene la variabilidad genética, y corresponde al caso donde la población heterocigota es menos capturada, o equivalentemente, cuando su coeficiente de resistencia a la captura es mayor (Caso 7).

Los casos del 8 al 13 de la Tabla 2 dan cuenta de la situación donde los coeficientes de resistencia a la captura son diferentes para todas las subpoblaciones genotípicas. Esta situación, aún no completamente explorada, da un resultado trivial, que corresponde a los casos donde  $Q_1 < Q_2 < Q_3$  y  $Q_3 < Q_2 < Q_1$ , y en los cuales las frecuencias genotípicas convergen a  $(0, 0, 1)$  y  $(1, 0, 0)$  respectivamente. La prueba de esto pasa únicamente por el estudio de los signos de la función  $\Phi$  definida en (16). Los otros casos se consideran problemas abiertos, que podrían estudiarse en un trabajo posterior.

Finalmente, es de suma importancia tener en cuenta que las ecuaciones a partir de las cuales se generan los modelos estudiados en este trabajo, surgen de una serie de fuertes supuestos sobre la dinámica poblacional total, así como sobre su comportamiento a nivel genético. Por ejemplo, el supuesto de que la población total presenta un crecimiento maltusiano, aunque facilita los cálculos, es un supuesto que aleja nuestro modelo de lo absolutamente real. Lo mismo ocurre cuando se asume categóricamente las *leyes de Mendel*, ignorando el hecho de que los genotipos de la descendencia en realidad obedecen a un proceso aleatorio, que, en el contexto de la genética de poblaciones, se conoce como deriva génica.

Al respecto, la inclusión de la deriva génica en los modelos propuestos, entendida como el efecto estocástico producido por el muestreo aleatorio en la reproducción, que puede generar pérdida de alelos por azar y no solo por selección natural, podría ser un factor determinante para los resultados asociados al comportamiento de las trayectorias de los sistemas descritos en este trabajo. Por tanto, una continuación natural de lo presentado en este artículo sería incluir el efecto de la deriva génica, como proceso estocástico, en los sistemas deducidos y estudiados.

## BIBLIOGRAFÍA

- [1] Allendorf, F. y Luikart, G. (2007). *Conservation and the Genetics of Populations*, volumen 1. Blackwell.
- [2] Beacham, T. (1983). *Variability in size and age at sexual maturity of American plaice and yellowtail flounder in the Canadian Maritime Region of the northwest Atlantic Ocean*, volumen 1. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences.
- [3] Benevides, E., Vallinoto, M., Fetter Filho, A., de Souza, J., Silva-Oliveira, G., Freitas, M., Ferreira, B., Hostim-Silva, M., Bertoncini, A., Blanchard, F., y Torres, R. (2014). "When physical oceanography meets population genetics: The case study of the genetic/evolutionary discontinuity in the endangered goliath grouper (*epinephelus itajara*);

- perciformes: Epinephelidae) with comments on the conservation of the species". *Biochemical Systematics and Ecology*, 56:255–266.
- [4] Castro-Santis, R., Córdova-Lepe, F., y Chambio, W. (2016). "An impulsive fishery model with environmental stochasticity. feasibility". *Mathematical Biosciences*, 277:71–76.
- [5] Clark, C. (1990). *Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Renewable Resources*, volumen 1. John Wiley & Sons.
- [6] Córdova, F., Del Valle, R., y Robledo, G. (2012). "A pulse fishery model with closures as function of the catch: Conditions for sustainability". *Mathematical Biosciences*, 239(1):169–177.
- [7] Córdova, F. y Pinto, M. (2002). "Bioeconomía matemática, explotación y preservación". *CUBO, A Mathematical Journal*, 4(1):49–54.
- [8] González, E. y Mena, J. (1994). "Análisis cualitativo de un modelo de pesquerías de acceso abierto". *Investigaciones Marinas*, 22:3–11.
- [9] Haddad, W., Chellaboina, V., y Nersesov, S. (2006). *Impulsive and Hybrid Dynamical Systems: Stability Dissipativity and Control*, volumen 1. Princeton University Press.
- [10] Hindar, K., Ryman, N., y Utter, F. (1991). "Genetic effects of cultured fish on natural populations". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(5):945–957.
- [11] Leary, R., Allendorf, F., y Forbes, S. (1993). "Conservation genetics of bull trout in the columbia and klamath river drainages". *Conservation Biology*, 7(4):856–865.
- [12] Li, X., Zhang, S., y Yang, Z. (2013). "Conservation genetics and population diversity of erigeron breviscapus (asteraceae), an important chinese herb". *Biochemical Systematics and Ecology*, 49:156–166.
- [13] Ricker, W. (1980). *Causes of the decrease in age and size of chinook salmon (Oncorhynchus tshawytscha)*, volumen 1. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences.
- [14] Ricker, W. (1982). *Size and age of British Columbia sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) in relation to environmental factors and the fishery*, volumen 1. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences.
- [15] Samoilenko, A. y Perestyuk, N. (1995). *Impulsive Differential Equations*, volumen 1. World Scientific.
- [16] Sandlund, O. y Naesje, T. (1989). "Impact of a pelagic gill-net fishery on the polymorphic whitefish (coregonus lavaretus l.sl.) population in lake femund, norway". *Fisheries Research*, 7:85–97.
- [17] Siler, C., Lira-Noriega, A., y Brown, R. (2014). "Conservation genetics of australasian sailfin lizards: Flagship species threatened by coastal development and insufficient protected area coverage". *Biological Conservation*, 169:100–108.
- [18] Silliman, R. (1975). "Selective and unselective exploitation of experimental populations of tilapia mossambica". *Fishery Bulletin*, 73(3):495–507.
- [19] Smith, P. (1994). "Genetic diversity of marine fisheries resources: Possible impacts of fishing". *FAO Fisheries Technical Paper*, 344:661–692.
- [20] Templeton, A. (2006). *Population Genetics and Microevolutionary Theory*, volumen 1. John Wiley & Sons.