

APLICACIONES REALES DE MODELOS BIOINSPIRADOS

Tema 8: Diseño de planes de gestión y control de especies exóticas invasoras. El mejillón cebra en el pantano de Ribarroja

David Orellana Martín

Mario de J. Pérez Jiménez

Grupo de investigación en Computación Natural
Dpto. Ciencias de la Computación e Inteligencia Artificial
Universidad de Sevilla

Máster Universitario en Lógica, Computación e Inteligencia Artificial

Curso 2023-24



Introducción



Dreissena polymorpha (zebra mussel): descrito en 1769 por el científico ruso P. Simon Pallas que lo descubrió en los ríos Ural, Volga y Dnieper (cuenca del Mar Caspio).

- El nombre proviene de las rayas tipo cebra que aparecen en sus conchas.
- Tiene un ciclo corto de vida (estado larvario y estado adulto).
- Posee una tasa muy elevada de reproducción.
- Las larvas tienen gran capacidad de movimiento pudiéndose desplazar a grandes distancias.
- Se utiliza como fuente de proteínas y calcio en la elaboración de alimentos para las especies de peces comerciales.
- En España se descubrió su aparición en el verano de 2001, en el tramo de la zona más baja del Ebro.

Introducción

El mejillón cebra es una **especie exótica invasora**:

- Es una especie “oportunista”: capaz de colonizar una amplia variedad de habitats.
- Se consideran auténticos **ingenieros** del ecosistema (realizan una acción de filtrado del agua eliminando partículas orgánicas y microalgas).
- Provoca cambios ecológicos radicales: modifica ciertos parámetros del agua y de sedimentos, desplazando a especies autóctonas.

Impacto ecológico:

- Alteración de las propiedades físicas y químicas del agua, sedimentos en ríos y en las orillas y el fondo de embalses.
- Eliminación del plancton debido a la filtración con la correspondiente alteración de las características ópticas de la columna de agua.
- Desplazamiento de especies autóctonas a consecuencia de la lucha por el habitat y la comida.

Impacto socioeconómico:

- Fijación de los mejillones jóvenes a las paredes y fondos del estanque, en tuberías, rejillas, etc. colgando y taponando desagües, conducciones de aguas y maquinarias: costes de mantenimiento y reparación de las instalaciones afectadas.
- Pérdida de atracción turística por las zonas recreativas afectadas por la repercusión negativa en la pesca, la navegación o el baño.

Introducción



Introducción

Se han realizado experimentos para tratar de erradicar el mejillón cebra de ciertos habitats

- Los experimentos se realizaron principalmente sobre sustratos artificiales utilizando una amplia variedad de métodos (físicos, mecánicos, químicos, térmicos, la luz ultravioleta, la corriente eléctrica, las pinturas antiincrustantes, etc.).
- En todos ellos, la especie no era eliminada completamente si bien se reducía significativamente la población.
- En sustratos naturales no ha sido posible obtener resultados eficaces: sólo se ha podido mantener la población bajo control tratando de evitar que "infecte" a nuevas áreas.

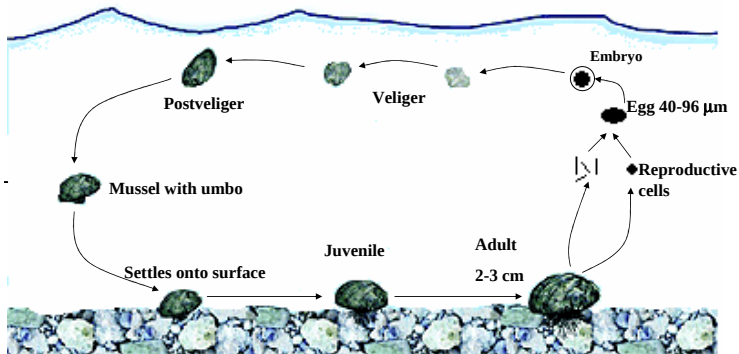
Biología del mejillón cebra

- Tiene una esperanza de vida de unos 3 años (algunas referencias bibliográficas lo estiman alrededor de 3-5, otros entre 6-9 y algunos incluso hasta 15 años).
- El ciclo biológico presenta dos fases: la primera tiene lugar en la columna de agua como un componente más del zooplancton (**estado larvario**, *larvas veliger*) y el otro en el sustrato (**bivalvo adulto**).
- A lo largo del año existen **dos ciclos de reproducción** (excepcionalmente podrían ser tres). El más importante es el primero, en el que la hembra libera 80 % de los óvulos.
- Las primeras larvas pueden llegar a la madurez sexual antes de comenzar el segundo ciclo reproductivo.
- El segundo ciclo comienza cuando la temperatura del agua desciende por debajo de 15 ° C (si la temperatura es menor de 12 ° C, los adultos no se reproducen).
- El número de ciclos y el éxito de las fecundaciones dependen, básicamente, de la temperatura del agua: la supervisión de este parámetro es crucial para cualquier estudio relacionado con el control de la población.
- Las larvas permanecen en la columna de agua entre 3 y 5 semanas (en función de la temperatura del agua u otras condiciones medioambientales) y pueden ser depredadas por mejillones adultos.
- Las larvas se mueven por la acción de la gravedad hacia zonas más profundas o a favor de la corriente pudiendo colonizar otras zonas.

Biología del mejillón cebra

- Tras este primer período larvario, se convierten en *larvas pediveliger* desarrollando más peso que causará una pérdida de flotabilidad: por acción de la gravedad se hundirán hasta el fondo fijándose al sustrato.
- Si el sustrato es inconsistente (como la arena), los mejillones cebras no serán capaces de sobrevivir, al ser finalmente enterradas en ella.
- Los mejillones se pegan unos a otros formando aglomeraciones compactas que, si excede a los 250.000 individuos por m^2 , los que están situados en la parte inferior mueren por falta de nutrientes y de oxígeno.
- Desde la aparición del embrión hasta que se fija a un sustrato, la tasa de mortalidad puede alcanzar el 98 %.
- Cuando los adultos alcanzan la madurez sexual, se liberan óvulos y espermatozoides en el agua. La liberación se produce cuando la **temperatura del agua** alcanza aproximadamente 12-17°C.
 - ★ producción baja entre 12-14°C.
 - ★ producción alta entre 15-17°C.
- Tamaño medio del mejillón adulto: unos 35 mm (es difícil encontrar ejemplares de más de 40 mm).
- Un adulto hembra produce de 40.000 a 1.000.000 óvulos que pueden ser fertilizados.
- El crecimiento natural de la población es muy importante a pesar de la alta tasa de mortalidad.

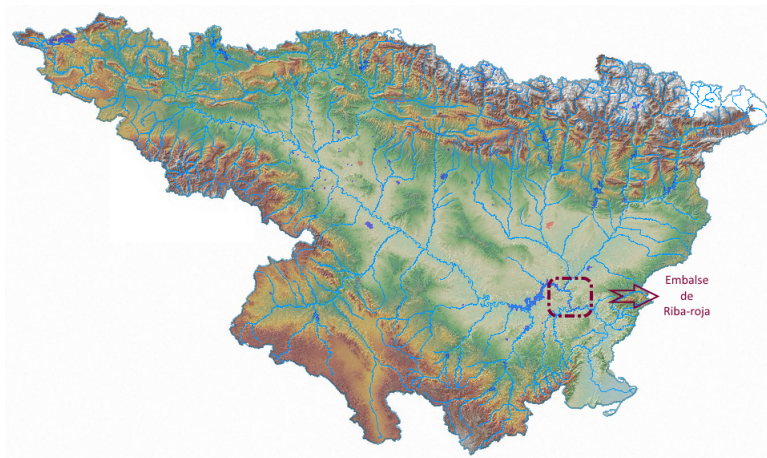
Biología del mejillón cebra



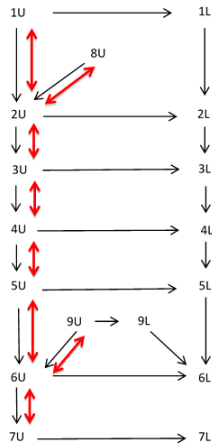
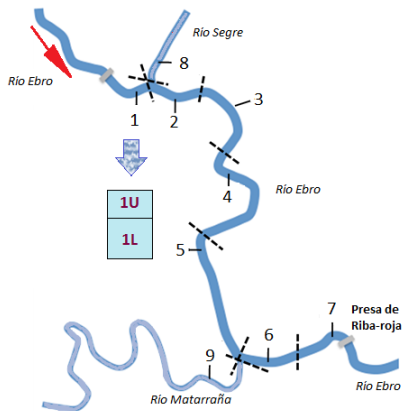
El embalse de Ribarroja

- El embalse de Ribarroja pertenece a la cuenca del río Ebro, ubicado en la región noreste de España.
- Su longitud es de, aproximadamente, 35 kilómetros y la profundidad máxima es de 28 metros. La capacidad total es de 210 hectómetros cúbicos.
- El embalse recibe las aguas del embalse de Mequinenza y de los ríos Segre y Matarraña de donde provienen aguas superficiales más cálidas.
- Debido a esta variación de la temperatura podemos observar **dos capas** bien diferenciadas en la columna de agua.
- El embalse de Ribarroja se va a estructurar en 9 zonas diferentes longitudinalmente, cada una de ellas dividida en dos partes, según su profundidad (para la entrada del río Segre, sólo se considera una), totalizando 17 áreas.

El embalse de Ribarroja



El embalse de Ribarroja (III)



Esquema del embalse de Ribarroja

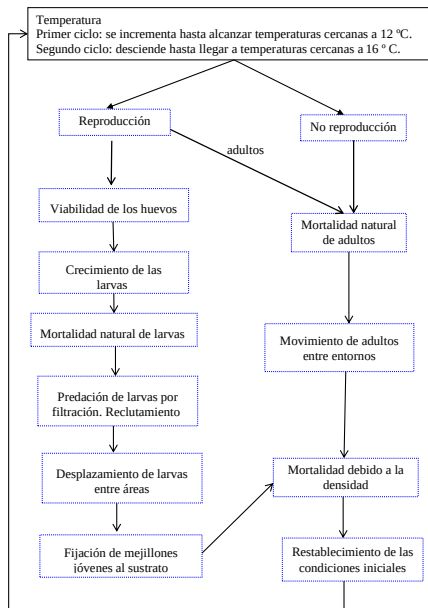
El mejillón cebra en el embalse de Ribarroja

- La presencia del mejillón cebra se detecta en año 2001.
- Comienzan los estudios para caracterizar la especie en la zona y para conocer su evolución.
- En abril de 2002 se detectó un espectacular crecimiento de la población de mejillones cebra en el embalse.
- Los estudios realizados han permitido disponer de una gran cantidad de datos experimentales que pueden ser de mucha utilidad para el análisis del ecosistema de dicho embalse.
- Las condiciones térmicas distan de ser homogéneas, por ello el ciclo biológico comienza en momentos diferentes en las distintas áreas definidas (cuando la temperatura del agua está sobre los 12-17 ° C).
- Generalmente hay dos ciclos de reproducción: uno que va de finales de marzo a junio y el segundo que va de mediados de octubre a primeros de noviembre.
- El crecimiento de los mejillones esta relacionado con la temperatura; por ello el tiempo en alcanzar la madurez sexual dependerá de la zona donde estén las larvas.

El mejillón cebra en el embalse de Ribarroja

- Dependiendo del año, es posible que en algunas zonas no se produzca el segundo ciclo.
- Como se ha dicho, los mejillones que nacen en el primer ciclo pueden llegar a la madurez sexual antes de comenzar al segundo ciclo (se pueden reproducir el mismo año).
- De los estudios llevados en el embalse, se deduce que la esperanza de vida del mejillón es de unos 3 años; es decir, 6 semestres.
- Las larvas que se encuentran en la columna de agua pueden colonizar zonas diferentes: los movimientos entre zonas son de arriba hacia abajo (gravedad) y aguas abajo (a favor de la corriente).
- Debido al movimiento de las larvas en el agua y para el inicio del proceso de reproducción en diferentes momentos, es posible encontrar mejillones en diferentes estadios.
- El sustrato sobre el que se fija el mejillón es diferente según la zona, por lo que las densidades de mejillones no van a ser los mismos en todos los puntos del embalse.
- Dependiendo del lugar en el que caiga el mejillón, la muerte se producirá antes o después.

Esquema general



Esquema general

El ecosistema que se va a modelizar es muy complejo debido a la confluencia de diferentes hechos relevantes:

- Los procesos biológicos básicos del mejillón cebra, determinados por las condiciones térmicas y la idoneidad del sustrato en cada zona.
- Las características especiales del ecosistema: un embalse artificial con corrientes de agua y cambios en la renovación de la misma, gestionado para la generación de energía hidroeléctrica, y teniendo en cuenta las características del agua entrante.
- La posibilidad de entrada de larvas externas desde embalses y afluentes cercanos, y la transferencia de individuos desde el exterior al embalse a través de la presencia de embarcaciones.
- La influencia de las condiciones térmicas del agua dentro de cada una de las 17 zonas (se plasma en la probabilidad de que un individuo se reproduzca).
- La naturaleza del sustrato y, fundamentalmente, su dureza y porosidad (afectará drásticamente a la densidad de mejillones y mortalidad de larvas).
- Intervención humana: desplazamiento de larvas entre áreas causado por la gestión del agua y de adultos debido a movimiento de embarcaciones.

Design of the model

Main aspects

- **PDP system** with 18 environments (areas of the reservoir).
- P systems skeleton structure: $\mu = [[]_1 \dots []_{39}]_0$.
 - 1-20: first reproductive cycle.
 - 21-36: second reproductive cycle.
 - 37-38: Mortality depending on density of mussels.
 - 39: recruitment of larvae, depending on the population size.
- Rules influenced by many parameters.

Configuración inicial:

$$\mathcal{M}_{0,j} = \{X_i^{q_{j,i}}, Q_d^{q_{j,d}} \mid 1 \leq j \leq 18, 2 \leq i \leq 6, 1 \leq d \leq 52\}$$

$$\mathcal{M}_{1,j} = \dots = \mathcal{M}_{36,j} = \emptyset, \quad 1 \leq j \leq 18$$

$$\mathcal{M}_{37,j} = \mathcal{M}_{38,j} = \mathcal{M}_{39,j} = \{\alpha\}, \quad 1 \leq j \leq 18$$

$$E_j = \{T_0, l_1\}, \quad 1 \leq j \leq 18$$

- Los objetos X_i representan mejillones de edad i (en semestres).
- $q_{j,i}$ indica el número de mejillones de edad i que existen en la membrana piel del sistema P que hay en e_j .
- Q_d indica el número de mejillones menores de un año, de edad d (en semanas).
- $q_{j,d}$ indica el número de mejillones de d semanas que existen en la membrana piel del sistema P que hay en e_j .

Parameters of the model

Parameters

- **Biology** of the species (release of eggs, mortality rates, etc.).
- **Environmental conditions:**
 - *General* (temperature to start each reproductive cycle, proportion of eggs release per week, etc.).
 - *Per area* (temperature of the water per week, probability of reproduction per week, etc.).
- Properties of the **area** (dimensions, percentage of soil of each type, etc.).
- **Human** intervention (external inoculation, probability rates to move due to traffic of vessels, water renewal, etc.).

External inoculation

Rules

$$r_{e_{1,j}} \equiv (l_1 \rightarrow l^{LE_{j,1}} l')_{e_j}, 1 \leq j \leq 18$$

$$r_{e_{2,j}} \equiv (l_2 \rightarrow l^{LE_{j,2}})_{e_j}, 1 \leq j \leq 18$$

$LE_{j,c}$: ext. inoculation of larvae in compt. j , reprod. cycle c .

l_c : aux. obj. to enable inoculation, reprod. cycle c .

Temperatures simulation to start reproductive cycle

Rules

$$r_{e_{3,j,w}} \equiv (T_w \xrightarrow{p_{w+1,j}} \gamma_{w+1} T_{w+1})_{e_j} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq j \leq 18 \\ 0 \leq w \leq 34, w \neq 19 \end{array} \right.$$

$$r_{e_{4,j,d}} \equiv (T_w \xrightarrow{1-p_{w+1,j}} T_{w+1})_{e_j} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq j \leq 18 \\ 0 \leq w \leq 34, w \neq 19 \end{array} \right.$$

$p_{w,j}$: prob. enable reprod. compt. j week w . (Affected by prob. for IT_1 for weeks 1-20 and IT_2 for weeks 21-36, normal prob. func. $N(T_{w,j}, 0.5)$).

T_d : aux. obj. controlling week.

γ_w : aux. obj. representing favorable conditions of temperature to start reprod. cycle week w .

Adult movements by vessels

Rules

$$r_{e_{5,s,j,j'}} \equiv (V_s)_{e_j} \xrightarrow{PA_{j,j'}} (V'_s)_{e_{j'}} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq s \leq 6 \\ 1 \leq j \leq 18 \\ 1 \leq j' \leq 18, j' \neq j \end{array} \right.$$

$$r_{e_{6,s,j}} \equiv (V_s)_{e_j} \xrightarrow{PA_{j,j}} (V'_s)_{e_j} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq s \leq 6 \\ 1 \leq j \leq 18 \end{array} \right.$$

$PA_{j,j'}$: probab. adult mussel transport from compt. j to j' due to the traffic of vessels.

Viability of eggs

Rules

$$r_{27,m} \equiv [O_m \xrightarrow{g_2} \#]_0^0, 1 \leq m \leq 36$$

$$r_{28,m} \equiv [O_m \xrightarrow{(1-g_2) \cdot (1-mo_1)} L_{1,m}]_0^0, 1 \leq m \leq 20$$

$$r_{29,m} \equiv [O_m \xrightarrow{(1-g_2) \cdot mo_1} \#]_0^0, 1 \leq m \leq 20$$

$$r_{30,m} \equiv [O_m \xrightarrow{(1-g_2) \cdot (1-mo_2)} L_{1,m}]_0^0, 21 \leq m \leq 36$$

$$r_{31,m} \equiv [O_m \xrightarrow{(1-g_2) \cdot mo_2} \#]_0^0, 21 \leq m \leq 36$$

g_2 : % eggs loss (by filtering and predation)

mo_c : mortality of eggs in reproductive cycle c (not having fertilized).

O_m : eggs produced during week m of reproductive cycle.



Movement by hydraulic regime

Rules

$$r_{e_{13,j,m,i,j_1,j_2}} \equiv (L_{m,i,j,j_1} \xrightarrow{PR_{m,j_1,j_2}} L_{m+1,i+1,j,j_2})_{e_j} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq j \leq 18 \\ 1 \leq m \leq 42 \\ 0 \leq i \leq 3 \\ 1 \leq j_1 \leq 7 \\ 1 \leq j_2 \leq 7 \end{array} \right.$$

$$r_{e_{14,j,m,i,j_1}} \equiv (L_{m,i,j,j_1} \xrightarrow{PR_{m,j_1,8}} \#)_{e_j} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq j \leq 18 \\ 1 \leq m \leq 42 \\ 0 \leq i \leq 3 \\ 8 \leq j_1 \leq 14 \end{array} \right.$$

$$r_{e_{27,m,i}} \equiv (L_{m,i,18,16} \xrightarrow{0.5} L_{m+1,i+1,18,16})_{e_{18}} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq m \leq 42 \\ 0 \leq i \leq 3 \end{array} \right.$$

$$r_{e_{28,m,i}} \equiv (L_{m,i,18,16} \xrightarrow{0.5} L_{m+1,i+1,18,6})_{e_{18}} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq m \leq 42 \\ 0 \leq i \leq 3 \end{array} \right.$$

$PR_{m,j,j'}$: prob. larvae mov. week m ,
from compt. j to j' .

$L_{m,i,j,j'}$: larvae released week m
having spent $i+1$ weeks in water
column, and moved from j to j' .

Recruitment level control

Rules

$$r_{e_{34,j,i}} \equiv (\rho_i \rightarrow A_i^{\varphi_j} AR^{2500})_{e_j} \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq j \leq 18 \\ 1 \leq i \leq 2 \end{array} \right.$$

φ_j : capacity compt. j (dep. on types of soil present).

ρ_i , A_i , AR : aux. objs. to synchronize carrying capacity and recruitment of young individuals.

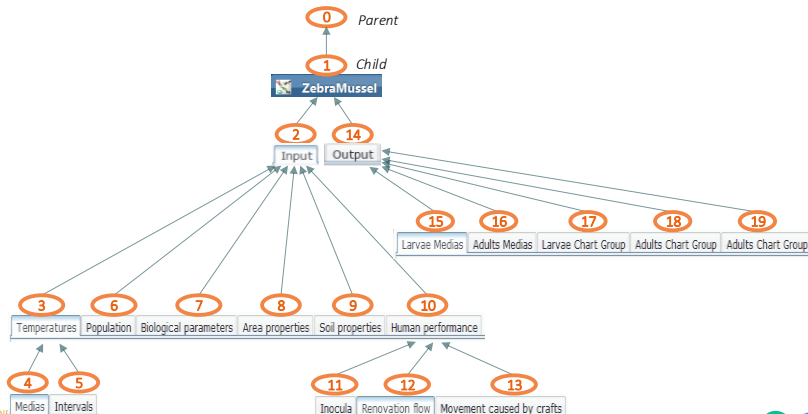
Process

- Writing P-Lingua model (.pli).
- Setting MeCoSim app config file (.xls).
- Debugging (model, translation, app, simulator).
- Ready to enter scenarios (.ec2) and **experimentally validate** with experts.
- Once it is validated, **run virtual experiments**.

MeCoSim app config I

Tab Id	Tab Name	Tab Parent Id
1	Zebra Mussel	0
2	Input	1
3	Temperatures	2
4	Averages	3
5	Intervals	3
6	Population	2
7	Biological parameters	2
8	Area properties	2
9	Soil properties	2
10	Human performance	2
11	Inocula	10
12	Movement caused by crafts	10
13	Movement larvae renovation	10
14	Output	1
15	Larvae Medias	14
16	Adults Medias	14
17	Larvae Chart	14
18	Adults Chart	14
19	AdultsPerAgeChart	14

MeCoSim app config II



MeCoSim app config III

Column Id	Column Name	Default Value	Editable	Tooltip
1	Zone		TRUE	Zone
2	Width (m)		TRUE	Width (m)
3	Length (m)		TRUE	Length (m)
4	Depth (m)		TRUE	Depth (m)
5	Capacity (m3)		TRUE	Capacity (m3)
6	Soil Type 1		TRUE	Soil Type 1
7	Soil Type 2		TRUE	Soil Type 2
8	Soil Type 3		TRUE	Soil Type 3
9	Soil Type 4		TRUE	Soil Type 4

MeCoSim app config IV

ZebraMussel

Scenario Edit Model Simulation View Plugins Help

Input Output Debug console

Temperatures Population Biological parameters Area properties Soil properties Human performance

Zone	Width (m)	Length (m)	Depth (m)	Capacity (m3)	Soil Type 1	Soil Type 2	Soil Type 3	Soil Type 4
C71	266	2373	3	1741291	19	24	50	7
C51	468	2006	3	2913542	10	9	5	76
C111	545	3175	3,5	5966810	11	7	10	72
C81	346	7144	5	12785297	24	11	10	55
C41	314	8789	6,5	18081094	20	5	15	60
C21	408	3743	8	12638433	30	15	10	45
C11	412	3046	10	12549520	25	11	18	46
C72	266	2373	5	3308453	9	55	26	10
C52	468	2006	6	5535730	8	15	11	66
C112	545	3175	6,5	11336940	12	19	5	64
C82	346	7144	10	24292063	15	23	4	58
C42	314	8789	12,5	34354080	17	20	8	55
C22	408	3743	16	24013023	15	12	14	59
C12	412	3046	20	25099040	20	16	12	52
C61	566	2491	2	2819812	5	50	20	25
C62	566	2491	0	0	0	0	0	100
C31	272	2313	5	3254152	35	13	7	45
C32	272	2313	10	6182888	22	28	14	36

P SYSTEM USER

Scenario Data: C:\Users\propietario\Dropbox\TESIS\Mussel Study\MeCoSim\muscleOutput.ec2

Model: C:\Users\propietario\Dropbox\TESIS\Mussel Study\MeCoSim\Actualizado\zebra_mussel.pli

Simulated cycles: 1

Simulations by cycle: 1

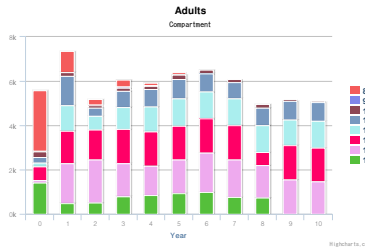
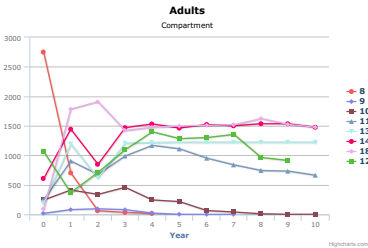
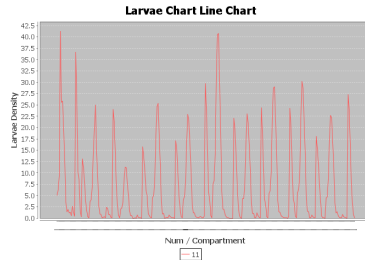
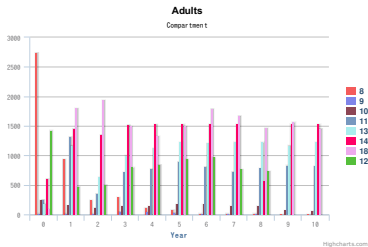
Steps by cycle: 102

Selected simulator: dndp4

0%

(c) 2011 Research Group on Natural Computing. <http://www.gcn.us.es>

MeCoSim app config V

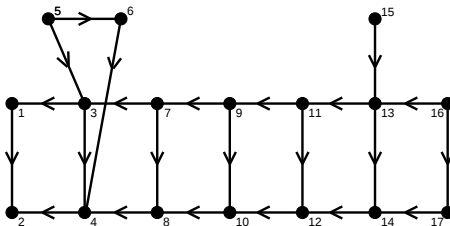


Un modelo computacional basado en PDP systems¹

La biología y el desarrollo de los mejillones en el embalse es muy compleja. Por ello, ahora nos vamos a centrar en modelizar los procesos de reproducción, la mortalidad, la fijación del mejillón en el sustrato y el control de las densidades así como la temperatura del agua.

Consideramos el PDP system: $ME = (G, \Gamma, \Sigma, T, \{\Pi_{k,j}, 1 \leq k, j \leq 17\}, \{E_j, 1 \leq j \leq m\}, \mathcal{R}_E)$, donde:

- El grafo $G = (V, S)$ tiene como conjunto de nodos $V = \{e_1, \dots, e_{17}\}$ y los arcos aparecen en la figura adjunta, junto con (e_i, e_j) para cada entorno e_i .



Un modelo computacional basado en PDP systems

- El alfabeto de trabajo es:

$$\begin{aligned} \Gamma = & \{X_{s,c,a}, Y_{s,c,a} : 1 \leq s \leq 6, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T\} \cup \\ & \{W_{d,c,a}, Q_{d,c,a} : 0 \leq d \leq 189, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T\} \cup \\ & \{WE_{c,a,s} : 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 17\} \cup \\ & \{L_{dc} : 0 \leq d \leq 28, 1 \leq c \leq 2\} \cup \{t_i, t'_i : 1 \leq i \leq 3\} \cup \\ & \{D_{cdf} : 1 \leq c \leq 2, 1 \leq d \leq 14, 1 \leq f \leq 7\} \cup \{D_c : 1 \leq c \leq 2\} \cup \\ & \{a_s : 0 \leq s \leq 5\} \cup \{c_i : 1 \leq i \leq 2\} \cup \{e_i : 1 \leq i \leq 6\} \cup \\ & \{f_i : 1 \leq i \leq 5\} \cup \{t, b, M, e, f\} \cup \{\eta_i : 0 \leq i \leq 153\} \end{aligned}$$

- Los símbolos X, Y corresponden a mejillones en distintos estadios.
- El objeto L es asociado a las larvas y los símbolos W, WE, Q corresponden a mejillones nacidos en el presente ciclo.
- El objeto D permite saber si la temperatura ha alcanzado el valor para iniciar la reproducción.
- Los objetos t_i indican el comienzo de la reproducción en la membrana i .
- Los objetos a_s nos permite controlar la densidad de los mejillones.
- Los objetos c_i denota el estado actual del ciclo i .
- El alfabeto del entorno es $\Sigma = \{WE_{c,a,s}, W_{1,c,a} : 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 17\}$.
- Para cada $k, j \in \{1, \dots, 17\}$, $\Pi_{k,j} = \{\Gamma, \mu, \mathcal{M}_{0,j}, \dots, \mathcal{M}_{4,j}, \mathcal{R}_j\}$, siendo
 - $\mu = [[]_1 []_2 []_3 []_4]_0$.
 - $\mathcal{M}_{ij} = \{X_{s,1,1}^{qij} : 1 \leq s \leq 6\}$, para cada $i, 1 \leq i \leq 3$.
 - $\{(\mathcal{M}_4)_e\}_{1 \leq e \leq 17} = \{h, c_1, e\}$.
 - $\{(\mathcal{M}_0)_e\}_{1 \leq e \leq 17} = \{\eta_0, D_1\}$.
 - El conjunto de reglas $\mathcal{R}_j$ se describe a continuación.

Reglas (I)

Contador general

$$r_1 \equiv [\eta_i]_0^0 \rightarrow [\eta_{i+1}]_0^0, \quad 0 \leq i \leq 151, i \neq 103, i \neq 136$$

En los instantes 103 y 136 se produce un proceso de sincronización.

Simulación de la temperatura

- ★ Supondremos que la reproducción se produce en tres niveles o intervalos: en cada uno de ellos existirá un cierto porcentaje de adultos que se reproducirán.

$$r_2 \equiv [D_c \xrightarrow{f_{r_2,j}} \lambda]_0^0, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_3 \equiv [D_c \xrightarrow{1-f_{r_2,j}} D_{c,1,1}]_0^0, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_4 \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{f_{r_4,j}} t_1 t_2 t_3]_0^0 \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq d \leq 14, \\ 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_5 \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{f_{r_5,j}} t_1 t_2 D_{c,d+1,f}]_0^0 \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq d \leq 14, \\ 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_6 \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{f_{r_6,j}} t_1 D_{c,d+1,f}]_0^0, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq d \leq 14, \\ 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

Reglas (II)

$$r_7 \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{1-\sum_{i=4}^7 f_{r_i,j}} D_{c,d+1,f}]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq d \leq 14, \\ 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_8 \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{f_{r_8,j}} t_1 t_2 t_3]_0^0 \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_9 \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{f_{r_9,j}} t_1 t_2 D_{c,1,f+1}]_0^0 \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{10} \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{f_{r_{10},j}} t_1 D_{c,1,f+1}]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{11} \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{1-\sum_{i=8}^{10} f_{r_i,j}} D_{c,1,f+1}]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq f \leq 7, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{12} \equiv t_m []_m^0 \rightarrow [t]_m^+, 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{13} \equiv [t]_m^+ \rightarrow t []_m^0, 1 \leq m \leq 3$$

Reglas (III)

Proceso de reproducción

$$r_{14} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^+ \xrightarrow{-0.5} Y_{1,c,a} t_{0,c,a}^{g_{c,1}}]_m^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ n(j) \leq d \leq 180, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{15} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^+ \xrightarrow{-0.5} Y_{1,c,a}]_m^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ n(j) \leq d \leq 180, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{16} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^+ \rightarrow Y_{1,c,a}]_m^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 0 \leq d < n(j), \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{17} \equiv [X_{s,c,a}]_m^+ \xrightarrow{-0.5} Y_{s,c,a} t_{0,c,a}^{g_{c,s}}]_m^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq s \leq 6, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3, \end{array} \right.$$

$$r_{18} \equiv [X_{s,c,a}]_m^+ \xrightarrow{-0.5} Y_{s,c,a}]_m^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq s \leq 6, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3, \end{array} \right.$$

Reglas (IV)

Proceso de crecimiento de larvas

$$r_{19} \equiv [L_{d,c,a} \rightarrow L_{d+1,c,a}]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 0 \leq d < 28, \\ 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{array} \right.$$

$$r_{20} \equiv [L_{28,c,a}]_0^0 \xrightarrow{f_{r_{20},j}} WE_{c,a,s}[]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq s \leq 17, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{21} \equiv [L_{28,c,a} \xrightarrow{f_{r_{21},j}} \lambda]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

Reglas (V)

Reglas del entorno

$$r_{22} \equiv (WE_{c,a,s})_{e_j} \rightarrow (W_{1,c,a})_{e_s}, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq a \leq T, \\ (e_j, e_s) \in S, \\ j \neq s \end{array} \right.$$
$$r_{23} \equiv (WE_{c,a,j})_{e_j} \rightarrow (W_{1,c,a})_{e_j}, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

Proceso de entrada de larvas en el entorno

$$r_{24} \equiv W_{1,c,a}[]_0^0 \rightarrow [W_{2,c,a}]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{array} \right.$$

Mortalidad asociada a la senescencia

$$r_{25} \equiv [Y_{6,c,a} \rightarrow M]_0^0, \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{array} \right.$$

Reglas (VI)

Todos los mejillones deben entrar en la membrana 4

$$r_{26} \equiv Y_{s,c,a}[]_4^0 \rightarrow [Y_{s,c,a}]_4^0, \begin{cases} 1 \leq s \leq 5, \\ 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{cases}$$

$$r_{27} \equiv W_{2,c,a}[]_4^0 \rightarrow [Q_{3,c,a}]_4^0, \begin{cases} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{cases}$$

$$r_{28} \equiv [Q_{d,c,a} \rightarrow Q_{d+1,c,a}]_4^0, \begin{cases} 3 \leq d \leq 180, \\ 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{cases}$$

Caso en el que el ciclo reproductivo no tiene lugar

$$r_{29} \equiv [\eta_{103} \rightarrow t'_1 t'_2 t'_3 \eta_{104}]_0^0$$

$$r_{30} \equiv t'_m[]_m^0 \rightarrow [t]_m^-, 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{31} \equiv [X_{s,c,a}]_m^- \rightarrow Y_{s,c,a}[]_m^0, \begin{cases} 1 \leq s \leq 6, \\ 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3 \end{cases}$$

$$r_{32} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^- \rightarrow Y_{1,c,a}[]_m^0, \begin{cases} 1 \leq d \leq 180, \\ 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq m \leq 3 \end{cases}$$

$$r_{33} \equiv [t]_m^- \rightarrow t[]_m^0, 1 \leq m \leq 3$$

Reglas (VII)

Viabilidad de los mejillones asociados a la densidad de población

$$r_{34} \equiv \eta_{138} []_4^0 \rightarrow \eta_{139} [b]_4^+$$

$$r_{35} \equiv [h]_4^+ \rightarrow b [a_0^{B(k)*250000}]_4^0, \quad 1 \leq k \leq 17$$

$$r_{36} \equiv [a_s]_4^+ \rightarrow b [a_{s+1}]_4^0, \quad 0 \leq s \leq 4$$

$$r_{37} \equiv [e]_4^+ \rightarrow b [f_1]_4^0$$

$$r_{38} \equiv [e_i]_4^+ \rightarrow b [f_i]_4^0, \quad 1 \leq i \leq 5$$

$$r_{39} \equiv [f_i]_4^0 \rightarrow b [e_{i+1}]_4^+, \quad 1 \leq i \leq 5$$

$$r_{40} \equiv [e_6]_4^+ \rightarrow b [f]_4^0$$

$$r_{41} \equiv [Q_{d,c,a} a_0]_4^0 \rightarrow Q_{d+1,c,a} []_4^+, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 3 \leq d \leq 180, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{array} \right.$$

$$r_{42} \equiv [Y_{s,c,a} a_s]_4^0 \rightarrow X_{s+1,c+(-1)^{c+1},a} []_4^+, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq s \leq 5, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{array} \right.$$

$$r_{43} \equiv X_{s,c,a} []_m^0 \xrightarrow{f_{r43,j}} [X_{s,c,a}]_m^0, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 1 \leq m \leq 3, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{44} \equiv Q_{d,c,a} []_m^0 \xrightarrow{f_{r44,j}} [Q_{d+1+(c-1)*60,c+(-1)^{c+1},a+(c-1)}]_m^0,$$

$$\left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 0 \leq d \leq 121, \\ 1 \leq m \leq 3, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq j \leq 17 \end{array} \right.$$

$$r_{45} \equiv [Q_{d,c,a} \rightarrow Q_{d+1,c,a}]_m^0, \quad \left\{ \begin{array}{l} 1 \leq a \leq T, \\ 5 \leq d \leq 121, \\ 1 \leq m \leq 3, \\ 1 \leq c \leq 2 \end{array} \right.$$

Reglas (VIII)

Preparación del comienzo del nuevo ciclo

$$r_{46} \equiv \eta_{152} []_4^0 \rightarrow \eta_{153} [h]_4^-$$

$$r_{47} \equiv [Y_{s,c,a}]_4^- \rightarrow M []_4^0, \quad \begin{cases} 1 \leq s \leq 5, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq a \leq T \end{cases}$$

$$r_{48} \equiv [Q_{d,c,a}]_4^- \rightarrow M []_4^0, \quad \begin{cases} 1 \leq d \leq 121, \\ 1 \leq c \leq 2, \\ 1 \leq a \leq T \end{cases}$$

$$r_{49} \equiv [a_s]_4^- \rightarrow b []_4^0, \quad 0 \leq s \leq 6$$

$$r_{50} \equiv [b]_4^- \rightarrow b []_4^0$$

$$r_{51} \equiv [b \rightarrow \lambda]_0^0$$

$$r_{52} \equiv [t \rightarrow \lambda]_0^0$$

$$r_{53} \equiv [\eta_{153} \rightarrow \eta_0]_0^0$$

$$r_{54} \equiv [c_i]_4^- \rightarrow qD_{i+(-1)^{i+1}} [c_{i+(-1)^{i+1}}]_4^0, \quad 1 \leq i \leq 2$$

$$r_{55} \equiv [f]_4^- \rightarrow b[e]_0^4$$