



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINAMICA DE ALGUNOS SISTEMAS MUTUALISTAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

M A T E M A T I C O

P R E S E N T A :

GERARDO DEL MURO GONZALEZ



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. FAUSTINO SANCHEZ GARDUÑO



2004

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

“Dinámica de algunos sistemas mutualistas”

realizado por Gerardo del Muro González

con número de cuenta 9850160-7 , quien cubrió los créditos de la carrera de:

Matemáticas.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dr. Faustino Sánchez Garduño

Propietario

Dra. Laura Sanvicente Añorve

Propietario

Dra. Ana Margarita Guzmán Gómez

Suplente

Dr. Manuel Falconi Magaña

Suplente

M. en C. José Luis Gutiérrez Sánchez

Consejo Departamental de Matemáticas

FACULTAD DE CIENCIAS

CONSEJO DEPARTAMENTAL

M. en C. Alejandro Bravo Mojica

MATEMÁTICAS

*A mis padres y hermano*

*Por todo lo que  
representan...*

# Agradecimientos

Mi más sincero agradecimiento a todas la personas que contribuyeron de alguna u otra forma en la realización de este trabajo. Por su paciencia, su apoyo, su tiempo, su ayuda y principalmente por su amistad, gracias.



# Índice general

<b>Agradecimientos</b>	<b>I</b>
<b>Prólogo</b>	<b>v</b>
<b>1. Distintas interacciones, diferentes dinámicas</b>	<b>1</b>
1.1. Introducción . . . . .	1
1.2. Interacciones inocuas entre especies . . . . .	3
1.3. La competencia entre especies . . . . .	4
1.3.1. Un modelo de competencia interespecífica . . . . .	8
1.3.2. El principio de exclusión competitiva . . . . .	13
1.4. La dinámica básica de la depredación . . . . .	15
1.4.1. El modelo clásico presa-depredador . . . . .	16
<b>2. La dinámica poblacional del mutualismo</b>	<b>23</b>
2.1. Introducción . . . . .	23
2.2. Las relaciones mutualistas . . . . .	24
2.2.1. Un modelo simple de mutualismo . . . . .	26
2.3. Modelos mutualistas obligados . . . . .	29
2.3.1. Modelo con recursos limitados . . . . .	29
2.3.2. Modelo independiente de la densidad . . . . .	37
2.3.3. Modelo dependiente de la densidad . . . . .	48
2.4. Modelos mutualistas facultativos . . . . .	53
2.4.1. Modelo independiente de la densidad . . . . .	54
2.4.2. Modelo facultativo a alta densidad mutualista . . . . .	59
2.4.3. Modelo facultativo a baja densidad mutualista . . . . .	62
2.5. Estabilidad global en los modelos mutualistas . . . . .	65

<b>3. El mutualismo en sistemas ecológicos complejos</b>	<b>73</b>
3.1. Introducción . . . . .	73
3.2. Sistemas depredación-mutualismo . . . . .	74
3.2.1. Sistemas depredador-presa-mutualista . . . . .	74
3.2.2. Un modelo herbívoro-planta-polinizador . . . . .	85
3.3. Sistemas competencia-mutualismo . . . . .	95
3.3.1. Sistemas competidor-mutualista-competidor . . . . .	97
3.3.2. Un modelo hormiga-planta-competidor . . . . .	104
<b>4. Conclusiones</b>	<b>117</b>
<b>A. La existencia de los equilibrios <math>E_2</math>, <math>E_3</math>, <math>E_4</math> y <math>E_5</math></b>	<b>123</b>
<b>B. La existencia del equilibrio <math>E_7</math></b>	<b>127</b>
<b>C. Método de Lyapunov</b>	<b>133</b>
C.1. Teoremas de estabilidad de Lyapunov . . . . .	133
<b>Bibliografía</b>	<b>137</b>

*“La cooperación es la convicción plena  
de que nadie puede llegar a la meta  
si no llegan todos”*

Virginia Burden

# Prólogo

Desde los primeros trabajos sobre el estudio de las especies, existía la idea de que había ciertos mecanismos en la naturaleza que regían su crecimiento poblacional o su extinción. Fue en el siglo XIX, con la revolución industrial que se empezó a sustentar esta idea. Dándole prioridad a la competencia entre individuos y a la depredación, que si bien son factores importantes dentro de la naturaleza, no son los únicos tipos de relaciones entre especies que hay en el mundo natural. Siguiendo un poco el desarrollo de los primeros trabajos sobre estos temas, en el primer capítulo se introducirá la dinámica básica de las relaciones interespecíficas. Es en éste, que se presentará una clasificación, en términos de los resultados netos: beneficio, perjuicio e indiferencia. Además se proporcionarán algunos resultados sobre estabilidad para los sistemas de competencia y de los del tipo presa-depredador, así como ejemplos clásicos para cada uno de éstos.

Mientras la competencia y la depredación era uno de los temas dominantes de la ciencia natural y de la ciencia social en el siglo XIX, una corriente intelectual de oposición surgió: la de las sociedades amistosas o mutualistas, en donde los miembros se organizaban para juntar sus recursos para que tuvieran un apoyo en enfermedades o muertes accidentales. Al principio, éstas eran, en teoría, totalmente apolíticas, pero poco a poco fueron transformándose en lugares propicios para ideas subversivas a los regímenes basados en el libre comercio.

Es así, como el mutualismo se desarrolló como una idea política, en contraparte al énfasis predominante que se daba a la competencia o depredación. Bajo este contexto, fue que en 1873 el término de mutualismo se introdujo dentro de la biología y fue el zoólogo belga Pierre Van Beneden quien lo hizo. Esta definición fue rápidamente tomada para trabajos posteriores, los cuales presentaban ejemplos concretos sobre las relaciones mutualista entre animales.

En el segundo capítulo de este trabajo, continuando con la presentación de las interacciones interespecíficas, se introducirá a la dinámica básica de éstas, las mutuamente benéficas. Comprendiendo desde su clasificación – según los trabajos más recientes sobre el tema –, pasando por los ejemplos clásicos para cada caso, hasta los modelos matemáticos que las representan. Los modelos matemáticos irán aumentando en complejidad, es decir, se empezará con modelos simples, deducidos de las primeras hipótesis sobre el mutualismo y se continuará con algunos más que suponen elementos regulatorios más complejos. En todos los casos, se abordarán algunas de las deficiencias que posee cada uno de ellos. Para finalizar este capítulo, se expondrán algunas coincidencias en cuanto a la estabilidad de los modelos se refiere. Éstas se agruparán en resultados generales y se proporcionarán elementos para su análisis apropiado.

Para 1879, De Barry introdujo los conceptos de mutualismo y de simbiosis, los cuales eran aplicados para describir las relaciones entre distintos organismos que viven con cierto contacto entre sí. Fue entonces, cuando las diferencias entre los conceptos de parasitismo, mutualismo y comensalismo fueron aclaradas. Pero para el botánico Roscoe Pound la discusión sobre el tema no acababa ahí, como lo sugiere su presentación ante un Seminario de la Universidad de Nebraska. En ésta, se explicaba que el mutualismo y la simbiosis eran confundidos y por tal razón se debía tener mucho cuidado al establecer qué tipo de relación tienen los animales (simbióticas o mutualistas). Es entonces que la idea del mutualismo se convierte en un hecho importante para la biología. Con la publicación del libro *Ayuda Mutua* de Pioto Kroppotkin, se retoman las corrientes a favor de la competencia y se le dan atribuciones que ayudan a los organismos a sobrevivir y reproducirse.

No es sino hasta el siglo XX, con la publicación de varios artículos, que se renueva el interés en los investigadores por elaborar una teoría matemática que muestre las características primordiales de las interacciones mutualistas. Este interés ha guiado las investigaciones sobre el tema hacia un mejor entendimiento de la existencia, distribución y la importancia de las interacciones benéficas entre especies. Apegándose al desarrollo sobre las relaciones mutualistas, en el tercer capítulo se expondrán las dos vertientes importantes en las que se puede continuar su estudio, a la vez que se escogerá una de ellas. Ésta consistirá del aumento del número de las especies a considerar, es decir, se incorporará a las relaciones de competencia y de presa-depredador un tercer tipo que, dependiendo del caso, fungirá como mutualista de alguna de las otras dos especies. En ello, se pretende mostrar elementos para justificar la hipótesis de Charles Elton, la cual dice en palabras breves, que

al incrementar los eslabones de la cadena trófica, se obtendrán relaciones estables. Esto deriva en sistemas que no poseen dinámicas más complejas que las que se presentan en sistemas de dos especies. Para terminar el capítulo, se presentarán ejemplos concretos, en donde se exhibirán algunos de los resultados expuestos.

En el cuarto capítulo y último de este trabajo, se hace una presentación conceptual de los resultados que contiene este escrito. A su vez, se indican algunas de las líneas que, a nuestro juicio, serían una continuación de este estudio.



# Capítulo 1

## Distintas interacciones, diferentes dinámicas

### 1.1. Introducción

Los organismos que viven en la naturaleza tienen relaciones que los afectan de diferentes maneras, desde las que influyen directamente sobre la capacidad reproductiva y de sobrevivencia, hasta las que no les provocan un cambio significativo. En estas asociaciones, en términos de resultados netos, existen tres tipos de interacciones: las que benefician a un individuo, las que lo dañan y las que le resultan indiferentes.

A fin de clasificar todas las interacciones posibles entre dos especies, se introduce un recurso nemotécnico. Es así que se adopta como convención el uso de los símbolos: +, - y 0 para representar el beneficio, el perjuicio y la indiferencia respectivamente, de las asociaciones entre los individuos de diferentes poblaciones. Con base en esto, se construye un “cuadro de interacciones” como se muestra en la Tabla 1.1-(a). En éste, podemos observar nueve combinaciones de parejas de símbolos; de éstas solamente seis son cualitativamente diferentes. Las restantes son permutaciones de alguna de las seis anteriores. Las interacciones que se representan con estas parejas se muestran en la Tabla 1.1-(b).

Esta división, aunque rigurosa, cubre una gama de posibilidades biológicas que, siendo muy distintas en cuanto a los mecanismos que las generan, producen los mis-

	0	+	-
0	0 0	+ 0	- 0
+	0 +	+ +	- +
-	0 -	+ -	- -

(a)

Interacción	Influencia
Neutralismo	0 0
Comensalismo	+ 0
Amensalismo	- 0
Competencia	- -
Depredación	+ -
Mutualismo	+ +

(b)

**Tabla 1.1:** *Tabla de interacciones entre especies. (a) Cuadro de interacciones para dos especies. (b) Las seis interacciones resultantes con su respectivas parejas de símbolos.*

mos resultados demográficos. Por ejemplo las interacciones<sup>1</sup> de presa-depredador estricto, parásito-hospedero, parasitoide-hospedero, y herbívoro-planta. Todas se caracterizan por la presencia de una especie que toma ventaja sobre la otra. Sin embargo, cada una posee diferencias en cuanto a la manera de tomar ventaja sobre su contraparte biológica.

De forma similar se procede para clasificar el tipo de interacciones posibles entre individuos pertenecientes a tres especies. En este caso, tendremos un “cubo de interacciones”. De las posibles ternas compuestas por los mismos símbolos, uno puede percatarse que en el caso de tres especies en interacción, existen solamente diez asociaciones cualitativamente diferentes.

Cabe destacar que, al clasificar este tipo de interacciones entre individuos pertenecientes a especies diferentes, facilita el tratar de entender la dinámica poblacional. Sin embargo, como todo proceso de clasificación, distinguir el tipo de interacciones ecológicas dentro de varias clases, conlleva sus limitantes. En parte porque no se toma en cuenta que algunas interacciones son mutables, es decir cambian dependiendo de diversos factores. Por ejemplo, hay especies que dependiendo de la proporción relativa pueden ser presas o depredadores. De igual manera, la forma en que se delimitan las fronteras entre categorías suele conducir a interacciones que estando en el límite, sean puestas dentro de una a la que no pertenece del todo. Además, puede ser que un mismo resultado demográfico, el cual motivó la clasifi-

<sup>1</sup>Para una clasificación del tipo de interacciones posibles entre dos poblaciones véase la Tabla 1.1

cación, provenga de diferentes causas provocándole una inconsistencia estructural a su estudio.

Así, el objetivo de este capítulo es hacer una sucinta descripción conceptual de los distintos tipos de interacción entre dos especies. En éste, además de la parte estrictamente ecológica, se pondrá atención en los modelos matemáticos más simples que contienen los rasgos esenciales de la interacción específica de que se trate.

Respecto al tipo de modelos matemáticos, debemos mencionar que serán *sistemas autónomos de ecuaciones diferenciales ordinarias* en los que centramos la atención, no sólo en este primer capítulo, sino en todo el trabajo. Estamos conscientes de que las ecuaciones diferenciales ordinarias<sup>2</sup> son modelos que describen la dinámica de poblaciones, sólo bajo un conjunto de premisas<sup>3</sup>. No obstante, su análisis arroja resultados importantes que permite entender de manera simple cómo es el comportamiento de las especies al interactuar.

## 1.2. Interacciones inocuas entre especies

Los ecosistemas están formados por muchas poblaciones que interactúan de varias maneras. Algunas de estas relaciones producen cambios en la organización de las comunidades, pero existen otras que no tienen una influencia en la forma de

---

<sup>2</sup>Sólo para ejemplificar, tómesese el caso de una sola población. Luego, si denotamos por  $N(t)$  el tamaño poblacional al tiempo  $t$ , siendo  $N$  una función real de variable real con primera derivada continua, entonces el cociente  $\frac{1}{N(t)} \frac{dN}{dt}$  representa la velocidad instantánea *per capita* de cambio de la población, la cual es razonable suponer que sea una función de tamaño poblacional al tiempo  $t$ . Es decir,

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN}{dt} = f(N(t)),$$

donde la forma explícita de la función  $f$  dependerá de las condiciones particulares. En este enfoque, resulta natural suponer que si se tienen más de una población en interacción, entonces el modelo apropiado es un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias.

<sup>3</sup>Algunas de éstas son:

- P.1 Población homogénea por lo que se ignora cualquier tipo de estructura (sexo, edad, tamaño). Todos los individuos tienen la misma probabilidad de reproducirse o morir.
- P.2 Espacio homogéneo, es decir, las características físicas y biológicas del medio son iguales en todo punto, por lo que sólo interesan los tamaños poblacionales como función del tiempo.
- P.3 Cambios en generaciones continuas.

agrupación de las especies. Una de ellas son las interacciones **neutras**. Éstas aparecen con cierta regularidad en las comunidades, pero por su misma naturaleza, carecen de interés desde el punto de vista de la dinámica poblacional, ya que las poblaciones que presentan este tipo de asociación no influye sobre la organización del ecosistema (véase [10]). Esto no significa que las poblaciones nunca muestren un efecto, sino que no se influye una a la otra de forma directa. Es decir, cada especie interactuará con otras en su hábitat, y por tanto, influirá en la estructura global de su comunidad.

Otra de las asociaciones que no producen un cambio significativo en la organización de las comunidades naturales, es el **comensalismo**. En ésta, una de las poblaciones involucradas presenta un beneficio sobre su crecimiento poblacional, el cual no obtendría sin este tipo de interacciones. La otra especie involucrada no percibe beneficio o perjuicio para su crecimiento, es decir, le resulta indiferente. Un ejemplo es la relación que sostienen algunos organismos que viajan dentro o sobre otros. En algunos casos, podría parecer que estos organismos no tienen un efecto sobre su hospedero, pero la presencia de estos huéspedes podría influir negativamente, haciéndolo ligeramente más desprotegido a la depredación o que presente menos capacidad al buscar alimento. De la misma manera, puede ocurrir un efecto positivo, incluso ponen a la disposición de su hospedero nutrientes que, de alguna otra forma, serían inalcanzables para él.

La última relación de este tipo, es el **amensalismo**, una interacción con efecto negativo para una población y sin ninguno para la otra. Un ejemplo es el que aparece en las selvas. Ahí los árboles que poseen una mayor altura, impiden el libre paso de la luz, ocasionando que las hierbas que se encuentran al ras del suelo no reciban la cantidad suficiente de energía para su desarrollo. Una crítica importante a la clasificación de este tipo de asociaciones es su existencia, ya que si una especie produce un efecto negativo sobre otra, presentará algún tipo de desgaste, sea éste energético o metabólico. Como resultado, su estudio se enfoca en tratar de exhibirlo.

### 1.3. La competencia entre especies

Como suele ocurrir con algunos términos ecológicos, no hay un consenso entre los ecólogos para definir competencia. Por tal razón, la definición más aceptada, y por ende más usada, es la que establece que las especies perciben un efecto nega-

tivo sobre sus tasas de crecimiento, al estar un recurso necesario para ambas y en cantidades limitadas, en disputa. Es decir, los organismos compiten por el mejor alimento, la mejor pareja reproductora, por los mejores lugares para establecerse y hacer su nido, o por las zonas protegidas contra depredadores.

Un primer ejemplo experimental que exhibe la dinámica de las especies en competencia, proviene de un trabajo del ecólogo ruso G.F. Gause. En éste, se expone una competencia en condiciones controladas entre tres especies de protozoarios del género *Paramecium* (Gause [23]). Las tres especies crecen bien por separado y alcanzan capacidades de carga estables en tubos de ensaye que contienen nutrientes disueltos en líquido.

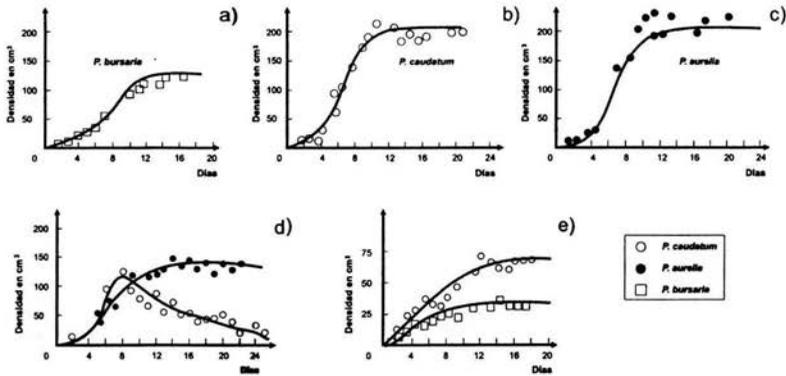
Cuando Gause cultivó los protozoarios *P. aurelia* y *P. caudatum* en un mismo tubo, observó que la población de *P. caudatum* siempre decaía, dejando como vencedor a *P. aurelia* (véase la Figura 1.1). La metodología de este experimento consistió en la extracción diaria del 10% de cultivo con protozoarios, lo que provocó que el *P. caudatum* se extinguiera más rápido de lo que hubiera sucedido estando solo. Esto ocurría porque la población de *P. aurelia* cerca del punto donde su tamaño poblacional era nivelado con el de *P. caudatum*, incrementaba 10% su población al día. En contraste con la de *P. caudatum*, ésta se incrementaba solamente 1.5% al día.

Por otra parte, cuando las especies de *P. caudatum* y de *P. bursaria* crecían juntas, ninguna de las dos se extinguía sino que coexistían<sup>4</sup>, alcanzando niveles sin variación mucho antes de cuando crecían por separado. Esto mostraba que las especies se encontraban en competencia.

Otro ejemplo representativo de especies en competencia, es el que se presenta en las costas rocosas intermareales del hemisferio norte. Ahí dos especies de bellotas de mar, *Chthamalus stellatus* y *Balanus balanoides*, se encuentran a menudo juntas en las mismas costas. Sin embargo, los *Chthamalus* adultos suelen presentarse en una zona intermareal más alta que los *Balanus* adultos, aunque los *Chthamalus* jóvenes se establecen en número considerable en la zona de *Balanus*, véase figura (1.2). En un intento de comprender esta zonación, Connell [14] estudió la supervivencia de los *Chthamalus* jóvenes en la zona que ocupaban los *Balanus*. Tomó repetidos censos de individuos marcados a lo largo de un año y, lo que es

---

<sup>4</sup>Más adelante se precisa el sentido que se le da en ecología a la palabra coexistencia.

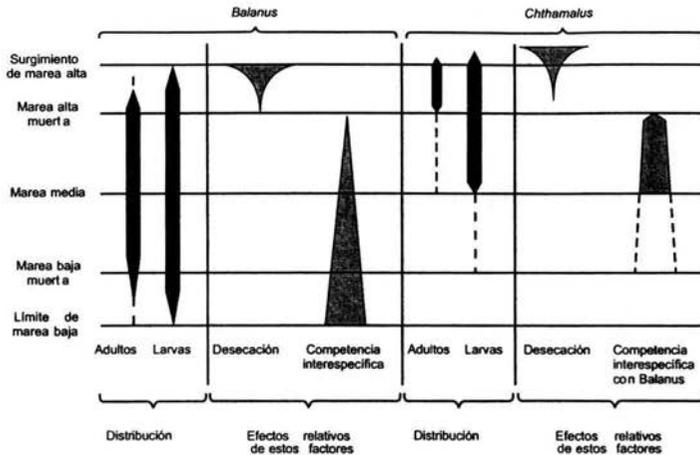


**Figura 1.1:** Competencia en protozoarios *Paramecium*. (a) (b) (c) Poblaciones de *P. bursaria*, *P. caudatum* y *P. aurelia*, cuando crecen por separado. (d) Poblaciones de *P. aurelia* y *P. caudatum*, cuando *P. caudatum* se dirige a la extinción. (e) Poblaciones de *P. caudatum* y *P. bursaria*, cuando ambas coexisten (Gause [23]).

muy importante, se aseguró de que en alguna de las localidades estudiadas de los *Chthamalus* jóvenes que se establecían en la zona de *Balanus* quedaron libres del contacto con *Balanus*. A diferencia de lo que sucedía normalmente, estos individuos sobrevivían bien, independientemente del nivel intermareal. Por ello, parecía que la causa habitual de la mortalidad de los *Chthamalus* jóvenes no era el mayor tiempo de sumersión en las zonas inferiores, sino la competencia con *Balanus*. La observación directa confirmó que *Balanus* asfixiaba, socavaba o aplastaba a *Chthamalus* y la mayor mortalidad de *Chthamalus* se producía durante las estaciones de más rápido crecimiento de *Balanus*. Además, los pocos individuos de *Chthamalus* que sobrevivieron un año en proximidad de *Balanus* eran mucho más pequeños, lo que muestra, ya que los balanos más pequeños dejan menos descendencia, que la competencia interespecífica reducía también la fecundidad.

Así pues, ambas especies compiten. *Balanus* excluye por competencia a *Chthamalus* de las zonas inferiores, mientras que éste sobrevive en las zonas altas donde no puede hacerlo *Balanus* a causa de su mayor sensibilidad a la desecación.

De los ejemplos mencionados, se sigue que la competencia es un proceso activo, el cual tiene sus efectos más importantes en la capacidad de los individuos competidores a sobrevivir y reproducirse. Los tipos de influencias pueden variar entre la



**Figura 1.2:** Distribución intermareal de los adultos y las larvas recién establecidas de *Balanus balanoides* y *Chthamalus stellatus*, con representación esquemática de los efectos relativos de la desecación y competencia. Las zonas se indican a la izquierda: desde el surgimiento de marea alta hasta el límite de marea alta (Connell [14]).

interferencia directa al acceso de un recurso (competencia por interferencia) y la reducción de la disponibilidad de un recurso, y por tanto, su eficiencia de explotación (competencia por explotación).

Cuando los miembros de una misma especie compiten por un recurso, se denomina **competencia intraespecífica**; mientras que cuando se da entre miembros de distintas especies, se le llama **competencia interespecífica**.

Una de las características sobresalientes de la competencia interespecífica es que al estar en disputa un recurso, uno de los competidores puede extinguirse localmente o puede coexistir con su contraparte competitiva. En el caso de que se extinga una de las poblaciones (el mejor competidor) —quien goza de mejores capacidades de explotación— gana antes de que la otra población pueda ajustarse ecológicamente para lograr una coexistencia. En cambio, cuando las poblaciones han logrado la coexistencia es decir, han compartido un recurso sin tener algún efecto negativo sobre sus tasas de crecimiento, no obtienen un detrimento en sus densidades poblacionales por efecto de la interacción. En la teoría matemática de

la competencia, el detrimento se expresa generalmente como una disminución de la tasa de crecimiento de la población.

### 1.3.1. Un modelo de competencia interespecífica

Un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que modelan la competencia entre dos especies distintas, es el llamado de Lotka-Volterra. Algunas suposiciones sobre las cuales se construye éste son<sup>5</sup>:

1. Las poblaciones son homogéneas.
2. La población de ambas especies en ausencia de una de las dos crece en forma logística.
3. Ambas especies no sobrepasan sus respectivas capacidades de carga,  $K_1$  y  $K_2$ ,
4. Las especies se encuentran en un medio homogéneo.

El modelo es

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right),\end{aligned}\tag{1.1}$$

donde  $N_1$  y  $N_2$  son las densidades poblaciones de las especies que compiten por un recurso en común. Las tasas de crecimiento intrínseco para cada especie están denotadas por  $r_1$  y  $r_2$ , respectivamente. El término  $\alpha_{12}$ , la competencia interespecífica desde el punto de vista de la especie 1, es el efecto de relativo de un individuo de la especie 2 en la tasa de crecimiento de la población de la especie 1. De igual manera,  $\alpha_{21}$  representa el efecto de un individuo de la especie 1 en la tasa de crecimiento de la población 2. Finalmente  $K_1$  y  $K_2$  representan las capacidades de carga del hábitat para cada especie.

Desde el punto de vista ecológico, uno de los problemas importantes a estudiar es la *coexistencia ecológica* entre especies, entendida como la interacción entre las especies sin que ninguna de ellas se extinga. Desde el punto de vista matemático

<sup>5</sup>Para una explicación del significado de este tipo de premisas, véase la nota número 3

cuando se modela la interacción con sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias, la coexistencia ecológica puede ser representada por varios comportamientos dinámicos, por ejemplo: a través de un *atractor global* o de la existencia de un *ciclo límite*.

Antes de llevar a cabo el análisis cualitativo del sistema (1.1) es conveniente reescalar las variables a fin de reducir el número de parámetros que en él aparecen. Así, definamos  $u_1$ ,  $u_2$ ,  $\tau$ ,  $\rho$ ,  $a_{12}$  y  $a_{21}$  como

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad a_{12} = \alpha_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = \alpha_{21} \frac{K_1}{K_2}.$$

En estos términos, el sistema (1.1) toma la forma

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{d\tau} &= u_1(1 - u_1 - a_{12}u_2) \equiv f_1(u_1, u_2) \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \rho u_2(1 - u_2 - a_{21}u_1) \equiv f_2(u_1, u_2). \end{aligned} \quad (1.2)$$

Para determinar algunas de las propiedades cualitativas de interés de este modelo, se hace un análisis local de sus puntos de equilibrio. Éstos se obtienen de la intersección de las cero-clinas,  $f_1(u_1, u_2) = 0$  y  $f_2(u_1, u_2) = 0$ . Aquéllas son:  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, 1)$  y  $(u_1^*, u_2^*)$  con

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}} \quad \text{y} \quad u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}.$$

El último punto de equilibrio sólo tiene interpretación ecológica cuando  $u_1^* \geq 0$  y  $u_2^* \geq 0$  son finitos, en tal caso  $a_{12}a_{21} \neq 1$ .

La estabilidad de los puntos de equilibrio se determina a partir de la aproximación lineal a (1.2) alrededor de cada uno de éstos. A su vez, la aproximación lineal la define la matriz de Jacobi del campo vectorial asociado al sistema (1.2), es decir

$$A = \left( \begin{array}{cc} \frac{\partial f_1}{\partial u_1} & \frac{\partial f_1}{\partial u_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial u_1} & \frac{\partial f_2}{\partial u_2} \end{array} \right)_{(u_1, u_2)} = \left( \begin{array}{cc} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -\rho a_{21}u_2 & \rho(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{array} \right).$$

Evaluando la matriz  $A$  en  $(0, 0)$  se tiene que sus valores propios, es decir las raíces del polinomio característico

$$\det(A - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & \rho - \lambda \end{vmatrix},$$

son:  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = \rho$ . Como ambos son positivos, el origen de coordenadas es un nodo inestable.

Para el punto de equilibrio  $(1, 0)$ , se obtiene que los valores propios de  $A$  son:  $\lambda_1 = -1$  y  $\lambda_2 = \rho(1 - a_{21})$ . Por lo que este equilibrio es asintóticamente estable localmente, si  $a_{21} > 1$  e inestable, si  $a_{21} < 1$ . Procediendo de forma análoga para el tercer punto, tenemos que los valores propios asociados a la matriz  $A$  evaluada en  $(0, 1)$ , son  $\lambda_1 = -\rho$  y  $\lambda_2 = 1 - a_{12}$ ; es asintóticamente estable localmente, si  $a_{12} > 1$  e inestable, si  $a_{12} < 1$ . Véase Figura (1.3-(a)).

Finalmente, para el punto de equilibrio  $(u_1^*, u_2^*)$ , la matriz  $A$  toma la forma

$$A = (1 - a_{12}a_{21})^{-1} \begin{pmatrix} a_{12} - 1 & a_{12}(a_{12} - 1) \\ \rho a_{21}(a_{21} - 1) & \rho(a_{21} - 1) \end{pmatrix}$$

cuyos valores propios, son:

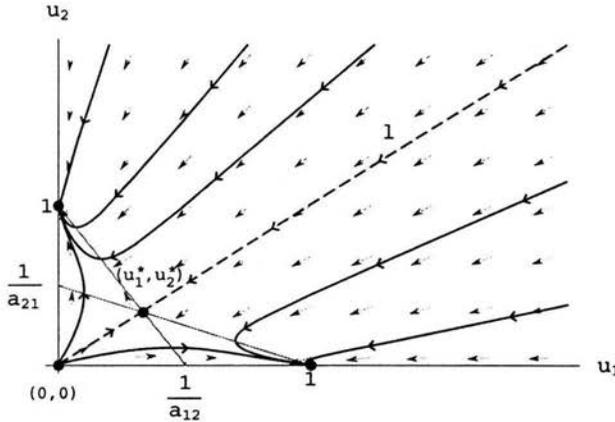
$$\lambda_1, \lambda_2 = \left[ 2(1 - a_{12}a_{21}) \right]^{-1} \left[ (a_{12} - 1) + \rho(a_{21} - 1) \pm \left[ ((a_{12} - 1) + \rho(a_{21} - 1))^2 - 4\rho(1 - a_{12}a_{21})(a_{12} - 1)(a_{21} - 1) \right]^{1/2} \right].$$

La estabilidad del equilibrio  $(u_1^*, u_2^*)$  depende del signo que tenga la parte real de  $\lambda_i$ , es decir de  $\text{Re}(\lambda_i)$  con  $i = 1, 2$ , el cual a su vez depende del valor de  $a_{12}$  y  $a_{21}$ .

Para la dinámica global del sistema (1.2) hay cuatro casos a considerar, en cada uno de éstos se obtendrá una dinámica distinta cuyas implicaciones biológicas serán discutidas a continuación.

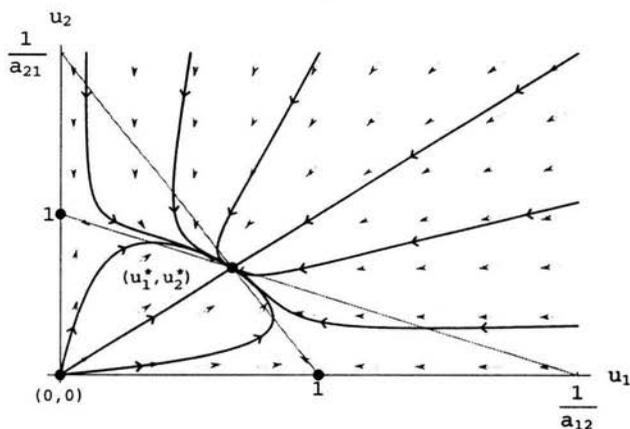
- (i)  $a_{12} > 1$ ,  $a_{21} > 1$ , que corresponde a la figura 1.3. En este caso los puntos  $(1, 0)$  y  $(0, 1)$  son asintóticamente estables localmente. Además, por hipótesis se sigue que  $1 - a_{12}a_{21} < 0$ , lo que provoca que los valores propios para el caso del cuarto equilibrio cumplan con  $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ , por lo que este punto es un punto silla. Al dibujar el campo vectorial del sistema (1.2), observamos que las trayectorias pueden dirigirse a uno de los dos puntos estables y por tanto, la existencia de una trayectoria del sistema (1.2) que delimita las regiones de atracción de cada equilibrio. El análisis muestra que la capacidad para ganar de una de las especies en competencia, depende de las densidades iniciales de ambas. Si éstas se localizan por encima de la línea

$l$  que separa a las dos *cuenca de atracción* (la separatriz que aparece en línea punteada divide las cuencas de atracción de cada punto), la segunda especie en competencia eventualmente sobrevivirá y la otra perecerá. Por el contrario, si las condiciones iniciales se localizan por debajo de esta línea, la primer especie será quien sobreviva.

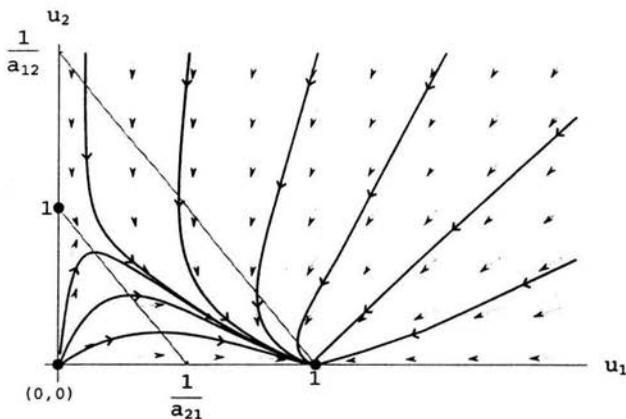


**Figura 1.3:** Campo vectorial y trayectorias para el sistema (1.2) cuando  $a_{12} > 1$ ,  $a_{21} > 1$ .

- (ii)  $a_{12} < 1$ ,  $a_{21} < 1$ , que se representa en la figura 1.4. Aquí el único equilibrio asintóticamente estable localmente es  $(u_1^*, u_2^*)$ ; mientras que  $(0, 1)$  y  $(1, 0)$  son inestables. En este caso, las poblaciones coexisten, debido, biológicamente hablando, a que cada una tiene algún recurso no compartido con la otra, es decir, una parte importante del lugar donde habitan es exclusivo, o al menos, importante para una especie y nada para la otra.
- (iii)  $a_{12} < 1$ ,  $a_{21} > 1$ , que se relaciona a la figura 1.5. El único punto estable es  $(1, 0)$ . Para este caso, la ventaja competitiva de una de las especies es más marcada que la de la otra y dominará mientras que su competidor eventualmente se extinguirá. Un resultado similar ocurre en el siguiente caso, sólo que las desigualdades se invierten.
- (iv)  $a_{12} > 1$ ,  $a_{21} < 1$ , que se muestra en la figura 1.6. Al igual que en el caso anterior, sólo existe un punto de equilibrio estable  $(0, 1)$  con una única cuenca de atracción en el primer cuadrante del plano cartesiano.

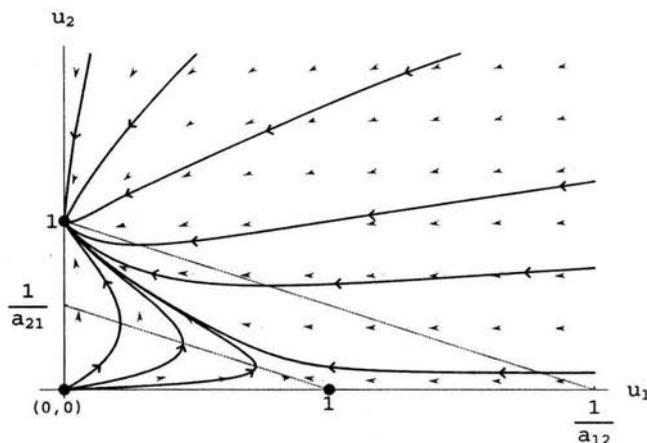


**Figura 1.4:** Campo vectorial y trayectorias para el sistema (1.2) cuando  $a_{12} < 1$ ,  $a_{21} < 1$ .



**Figura 1.5:** Campo vectorial y trayectorias para el sistema (1.2) cuando  $a_{12} < 1$ ,  $a_{21} > 1$ .

Algo notable de estos dos últimos casos, es que el punto  $(u_1^*, u_2^*)$  deja de existir en la región de interés ecológico (el primer cuadrante), lo que se traduce en que una de las especies prolifera y la otra se extingue.



**Figura 1.6:** Campo vectorial del sistema (1.2) cuando  $a_{12} > 1$ ,  $a_{21} < 1$ .

Una observación importante sobre los casos discutidos, es que no se realizó con demasiado rigor el análisis global, por lo que hay que mencionar que las conclusiones que hemos presentado en este trabajo se obtuvieron al esbozar y dibujar los respectivos campos vectoriales que definen a los sistemas de ecuaciones diferenciales.

Una de las premisas básicas en la construcción del modelo de competencia, fue la homogeneidad del medio. Sin embargo, la inhomogeneidad espacial puede alterar el resultado de nuestro análisis.

### 1.3.2. El principio de exclusión competitiva

Una de las conclusiones con más importancia en estos sistemas de competencia, es que las especies son capaces de coexistir<sup>6</sup> o alguna de las dos se extingue. A este resultado se le conoce en la literatura como *Principio de Exclusión Competitiva*, que fue formulado por G. F. Gause [23]. El enunciado que adoptamos de este principio es (véase [23]):

<sup>6</sup>El conjunto de condiciones iniciales para las que las trayectorias del sistema (1.1) tienden asintóticamente al equilibrio  $(u_1^*, u_2^*)$ , se encuentran sobre la separatriz  $l$ . Para esas condiciones iniciales se da la coexistencia. Por el contrario, si la condición inicial no está sobre  $l$ , alguna de las especies se extingue.

Como resultado de la competencia, dos especies ecológicamente similares rara vez cohabitan y coexisten. Una especie desplaza (elimina) a la otra de manera que toma posesión única sobre un recurso que está en cantidades limitadas ya que tiene ventaja competitiva sobre su competidor.

En la actualidad, se han mostrado deficiencias al tratar de comprobar experimentalmente la existencia del principio de exclusión competitiva en casos donde las especies son lo “suficientemente parecidas”. Por parecidas, se entiende que utilizan los mismos recursos en forma similar. En consecuencia, para poder explicar qué sucedía, se introdujo el concepto de *semejanza limitante*. Con éste, se sugiere que es posible que exista un límite en la intensidad de la competencia interespecífica y la subexplotación de los recursos y que al no sobrepasarlo, las especies competidoras lograrán coexistir. Esta coexistencia, bajo condiciones restrictivas, es lograda con una superposición mínima de los *nichos ecológicos*, los recursos en el ecosistema.

La idea de que dos especies que compiten tienen nichos sobrepuestos, junto con la demostración de que las diferencias en los nichos, pueden ser muy sutiles y difíciles de observar. Éstas han estimulado una sucesión de estudios de campo en donde se pretende explicar la coexistencia de especies cercanas mediante el descubrimiento de inevitables diferencias en sus nichos. Por tal motivo, el concepto de *nicho ecológico* ha sido modificado desde su primera introducción, hecha por Joseph Grinnell (véase [29]). En su trabajo, se utiliza el término *nicho* para referirse al hábitat de los organismos. Hoy en día este término ha sido descartado por los ecólogos debido a que solamente toma en cuenta las características físicas del medio. Charles Elton [18] contribuyó a estos estudios proponiendo el concepto de *nicho funcional* o *nicho eltoniano*. En éste, se define el término como el papel ecológico que los organismos tienen en su comunidad. Aunque resulta útil, este tipo de nicho no puede ser cuantificado. La definición más aceptada es la propuesta por Hutchinson [40], quien establece que el nicho es una intersección de los rangos de tolerancia para un conjunto de recursos utilizados por los organismos. Hutchinson presentó en términos matemáticos la vieja idea de que los organismos, al ocupar un determinado espacio físico, al estar activos a horas definidas del día y al utilizar ciertos recursos con preferencia a otros, definen un cierto “espacio” o nicho, propio de cada especie o población; la competencia se da dentro de las partes en común de los nichos de diferentes especies.

Algunas de las consecuencias de la competencia interespecífica para las especies son, en primer lugar, que al ser la competencia una presión selectiva, tiene consecuencias adaptativas directas para aquellas especies que han evolucionado bajo su influencia. Las diferencias o segregación en los nichos de especies competidoras son a menudo atribuidas a los efectos de la competencia. Por ejemplo, cuando dos especies habitan el mismo sitio, las gráficas de sus tamaños poblacionales como función del tiempo no se intersecan. Esto es, la población de una especie es menor en tamaño que la otra. Por el contrario, si los tamaños promedio son aproximadamente iguales, las especies no coexisten.

De manera similar, la competencia afecta las áreas de distribución de los organismos competidores, de tal forma que especies cercanas o de requerimientos ecológicos muy parecidos, deben de coexistir geográficamente en un grado menor a lo que ocurriría si fueran muy distintas. Sin embargo, deberían encontrarse excepciones a la regla anterior en medios ambientes complejos, en donde se presentan posibilidades de subdividir el hábitat en diferentes zonas, o los recursos en diferentes partes, segregando los nichos, como se mencionó anteriormente.

En segundo lugar, la competencia puede inducir importantes semejanzas en grupos completos de organismos en diferentes partes del mundo. Por ejemplo, en sitios similares climática y topográficamente, las comunidades tienden a parecerse hasta en un grado sorprendente. Tanto el número de especies, como sus tamaños y la forma de utilizar los recursos son muy semejantes de un sitio a otro, pese a que las especies son diferentes en los distintos sitios.

En resumen, el estudio de las interacciones competitivas en la ecología de poblaciones ha tenido una gran importancia teórica, y aunque en la actualidad resulta claro que la competencia no es un fenómeno muy extendido, ni sus consecuencias son tan importantes como se pensaba hace pocos años, tampoco hay duda de que en ciertos sistemas y grupos biológicos constituye una interacción de gran relevancia y capaz de proporcionar cierta estructura a las comunidades.

## 1.4. La dinámica básica de la depredación

Desde hace tiempo, los ecólogos han reconocido la importancia de la depredación sobre el crecimiento de las poblaciones. El fundamento teórico de los estudios sobre la depredación es, en pocas palabras, que organismos coman a otros par-

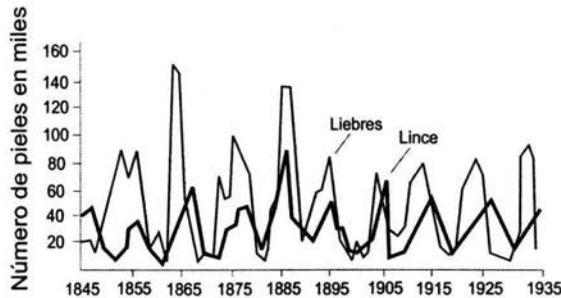
cial o totalmente. A los individuos que son consumidos se les llama *presas*. Con esto, cualquier individuo que coma a otro es un *depredador*, incluyendo tanto a herbívoros como a carnívoros. Generalmente, se restringe la definición a un animal cuya acción es extraer a un individuo presa de su población. Un individuo presa extraído, deja de actuar sobre los recursos de su población y no contribuye al crecimiento de ésta. En consecuencia, un individuo presa ayuda al crecimiento de la población del depredador.

Hay que tener claro que las interacciones que “parecen” depredativas no lo son del todo. Tal es el caso de algunos consumidores de polen, ya que al alimentarse destruyen partes importantes (para la reproducción) de las plantas; estos consumidores no se consideran depredadores. Un ave que se alimenta de frutos, por ejemplo, que dispersa las semillas de una planta no es un depredador en el mismo sentido que la larva de un coleóptero que destruye la semilla. Tampoco se incluyen los parásitos, por el hecho de que han desarrollado una relación suficientemente estrecha con su hospedero habitual como para continuar con vida y proporcionarles alimento. En cambio, los parasitoides, organismos parásitos que gradualmente matan a sus hospederos, se incluyen en la interacción presa-depredador. El parasitoide adulto localiza a su hospedero y deposita un huevo dentro o sobre él, es entonces cuando la larva come al hospedero, la presa. Las diferentes etapas del ciclo biológico del parasitoide son las responsables de la búsqueda y muerte de la presa, las cuales no están consideradas dentro de las interacciones clásicas de presa-depredador, en donde el tiempo de separación entre el ataque y la muerte se considera generalmente insignificante.

#### 1.4.1. El modelo clásico presa-depredador

Un ejemplo de la relación entre presas y depredadores es la que existe en la tundra canadiense. Ahí, el lince del género *Felis canadensis* caza a una especie de liebres del género *Lepus americanus* (Leigh [54]). Leigh propone que entre las poblaciones de ambas especies existe una dependencia en sus densidades poblacionales, es decir, mientras existan liebres qué cazar, la población del lince aumentará, pero si disminuye la provisión de presas, disminuirá su tamaño poblacional. Esto queda ilustrado en los datos de las gráficas de la Figura (1.7), los cuales fueron provistos por la compañía Hudson Bay (Leigh [54]).

Un modelo que describe la dinámica que resulta de la interacción entre depredadores y presas es el que propusieron por separado Alfred Lotka [56] y Vito Volterra



**Figura 1.7:** *Fluctuaciones en el número de pieles vendidas por Hudson Bay Company.*

[74]. Mientras Lotka proponía un modelo que describía la dinámica de reacciones químicas oscilatorias, Volterra hacía lo mismo pero para dos especies, en el que una se alimentaba de otra. En el ámbito ecológico, el modelo de presa-depredador trata de representar las pérdidas sufridas por las presas al interactuar con los depredadores y éstos, a su vez, se ven beneficiados por la caza de presas. Aunque este modelo sintetiza la dinámica entre presas y depredadores, no puede ser considerado como el mejor modelo que la describa. Sus limitaciones provienen de las premisas sobre las que se basa. Sin embargo, este sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias puede ser utilizado como base para entender las fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones en esta interacción, incluso en otras condiciones. Por ejemplo, a través de ciclos límite. Algunas de las hipótesis subyacentes del modelo clásico de Lotka-Volterra son (tomadas de [30] y [61]):

1. La especie depredadora se alimenta exclusivamente de la especie presa, en tanto que ésta se alimenta de un recurso existente en el ecosistema en cantidades ilimitadas.
2. Ambas poblaciones son homogéneas, es decir, se hace caso omiso de estructura alguna (edad y sexo, por ejemplo).
3. El medio es homogéneo, es decir, las características físicas y biológicas son las mismas en el hábitat.
4. Los encuentros entre individuos de la especie depredadora e individuos de la especie presa son igualmente probables. Los encuentros redundan en beneficio para la especie depredadora y en perjuicio para las presas.

Una vez establecidas estas premisas, procedemos a la introducción del modelo clásico de los sistemas presa-depredador. Para esto, denotemos por  $N(t)$  y  $P(t)$  al tamaño poblacional de la especie presa y de la depredadora al tiempo  $t$ , respectivamente. El sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias es:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= aN - \alpha NP \\ \frac{dP}{dt} &= \beta NP - bP,\end{aligned}\tag{1.3}$$

donde  $a$  es la tasa *per capita* del crecimiento de las presa en ausencia de depredadores,  $b$  es la tasa de mortalidad *per capita* de los depredadores en ausencia de presas,  $\alpha$  es la tasa de depredación por depredador y  $\beta$  es la eficacia depredativa, es decir la eficacia que tienen los depredadores en consumir a las presas.

A fin de facilitar el análisis del sistema (1.3) se reescala. Así, introduzcamos  $u(\tau)$ ,  $v(\tau)$ ,  $\tau$  y  $\xi$  definidos como:

$$u(\tau) = \frac{\beta N(t)}{b}, \quad v(\tau) = \frac{\alpha P(t)}{a}, \quad \tau = at \quad \text{y} \quad \xi = b/a.$$

En estos términos, el sistema (1.3) toma la forma

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= u(1 - v) \\ \frac{dv}{d\tau} &= \xi v(u - 1).\end{aligned}\tag{1.4}$$

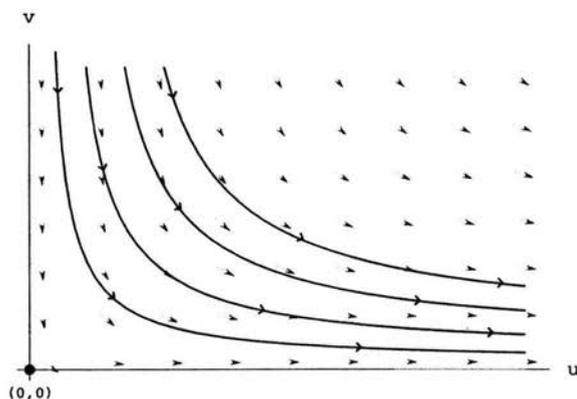
Como parte fundamental de su análisis, se necesita determinar los puntos de equilibrio del sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Éstos se obtienen de la intersección de las cero-clinas,  $u(1 - v) = 0$  y  $v(u - 1) = 0$ . Los puntos resultantes son:  $(0, 0)$  y  $(1, 1)$ . Para encontrar su carácter de estabilidad, se calculará la aproximación lineal del sistema (1.4) en una vecindad de ellos. Como primer paso en el análisis local, calcularemos la aproximación lineal a (1.4) alrededor del origen. Éste es el sistema resultante

$$\begin{pmatrix} \frac{du}{d\tau} \\ \frac{dv}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\xi \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}.$$

Debido a que los valores propios de la matriz  $A$ , *i. e.*, las raíces del polinomio característico

$$\det(A - \lambda I) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & -\xi - \lambda \end{vmatrix} = 0,$$

son  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = -\xi$  (números reales con signo distinto) entonces al usar los criterios conocidos, concluimos que  $(0, 0)$  es un punto silla. Por lo que las trayectorias del sistema (1.4) linealizado en una vecindad del origen son como se ilustra en la figura (1.8).



**Figura 1.8:** Campo vectorial alrededor del punto de equilibrio  $(0,0)$  con trayectorias cerca de éste para el sistema (1.4).

Para el punto de equilibrio  $(1, 1)$ , la aproximación lineal es el sistema:

$$\begin{pmatrix} \frac{du}{dr} \\ \frac{dv}{dr} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \xi & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

Dado que los valores propios de la matriz de coeficientes que define a este sistema, son  $\lambda_1, \lambda_2 = \pm i\sqrt{\xi}$ . Entonces el punto  $(1, 1)$  es no hiperbólico, por lo que no se puede concluir alguna característica de estabilidad para este equilibrio. Por lo tanto, en breve, presentamos un método alternativo para lograr extraer información precisa al sistema (1.4), en cuanto a estabilidad se refiere.

Como es bien sabido, el análisis local es insuficiente para tener idea del comportamiento cualitativo de las trayectorias en las regiones “grandes” del plano fase. Para el caso que nos ocupa, interesaría el primer cuadrante. Aunque no deseamos aclarar aquí los detalles<sup>7</sup>, basta decir las ideas centrales.

<sup>7</sup>El lector interesado en revisar los detalles de este análisis puede consultar [30]

La introducción de las variables  $u_1$  y  $v_1$ , definidas como  $u_1 = \ln u(\tau)$  y  $v_1 = \ln v(\tau)$ , hace que el sistema (1.4) se escriba como un *sistema hamiltoniano*<sup>8</sup>, siendo  $H$  definido como

$$H(u_1, v_1) = \xi [e^{u_1} - u_1] + v_1 - e^{v_1}.$$

Al regresar a las variables originales,  $H$  se escribe como

$$V(u, v) = \xi u - \xi \ln u + \ln v - v,$$

pero también

$$\tilde{V}(u, v) \equiv V(u, v) - V(1, 1)$$

es primera integral<sup>9</sup> del sistema (1.4) y además esta función tiene las siguientes propiedades geométricas:

- Se anula en  $(1, 1)$  y sólo aquí.
- $V(u, v) > 0$  para todo  $(u_1, v_1) \neq (1, 1)$  con  $u_1 > 0$  y  $v_1 > 0$ .
- Tiene un mínimo aislado en  $(1, 1)$ .

Además, las trayectorias de sistema (1.4) están contenidas en las curvas de nivel de  $\tilde{V}$ . Un análisis detallado de éstas permite concluir que las trayectorias de éste son óvalos achatados, centrados en el equilibrio  $(1, 1)$ . Como se ilustra en la figura (1.9).

Una de las críticas o deficiencias al modelo clásico de presa-depredador de Lotka-Volterra, es que es *estructuralmente inestable*, pues un pequeño cambio en

---

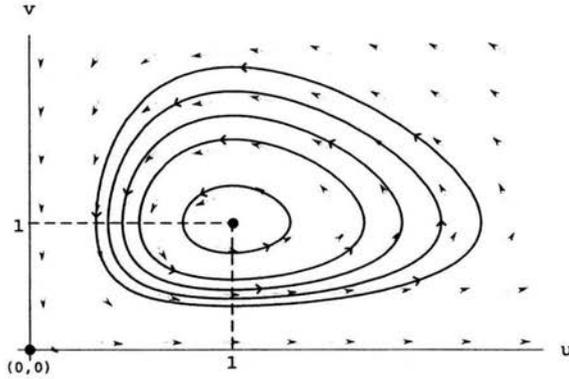
<sup>8</sup>Un sistema autónomo plano

$$\begin{aligned}\dot{u}(t) &= f(u, v) \\ \dot{v}(t) &= g(u, v),\end{aligned}$$

se llama *hamiltoniano* en un conjunto  $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ , si existe una función  $H : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  tal que  $\forall (u, v) \in \Omega$  ocurre

$$\begin{aligned}f(u, v) &= -\frac{\partial H}{\partial v} \\ g(u, v) &= \frac{\partial H}{\partial u}.\end{aligned}$$

<sup>9</sup>Por primera integral de un sistema autónomo plano, se entiende a una función  $H : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  tal que si  $x = x(t)$ ,  $y = y(t)$  es cualquier solución de este sistema, sucede que  $H(x(t), y(t))$  es constante para todo  $t$ .



**Figura 1.9:** Campo vectorial y trayectorias para el sistema presa-depredador (1.4).

la forma de las ecuaciones, por ejemplo introduciendo competencia interna entre las presas a través de la capacidad de carga del hábitat, trae consigo la destrucción de los óvalos, para dar lugar a un equilibrio asintóticamente estable que, desde luego, no es *topológicamente equivalente* a un centro.

Otra crítica es que en el modelo (1.3), los depredadores consumen presas sin límite. Es decir, nunca sacian su apetito.

Hay varias formas de agregarle más realismo al sistema (1.3). Además de la mencionadas, está la de considerar tres especies interactuando en vez de sólo tomar dos. Este tipo modelos toman en cuenta agentes patógenos que afectan a los depredadores o parasitoides que a su vez atacan a las presas, las que se ven favorecidas en su sobrevivencia (Hassell [34]).

Por último, las interacciones depredativas presentan una tendencia a las oscilaciones que puede ser neutralizada por factores puramente ecológicos, como la heterogeneidad medioambiental, o por cambios evolutivos o coevolutivos, como la aparición de diversas versiones de “depredadores prudentes” (presas altamente defendidas o depredadores menos efectivos). El papel que tienen éstas en la estructuración de las comunidades puede ser muy importante, tanto por su misma naturaleza como por su efecto en otras interacciones (competencia o mutualismo). Las presiones selectivas originadas por esta asociación han generado adaptacio-

nes verdaderamente espectaculares en los depredadores para obtener su alimento, así como en las presas para evitar ser comidas, y en muchos casos el proceso selectivo se va alternando en la llamada coevolución.

Como el motivo de este trabajo es el de estudiar las interacciones mutualistas, así como los modelos matemáticos más sencillos que las describen, terminaremos este capítulo para dar comienzo al siguiente donde trataremos con mucho mayor detalle las interacciones mutuamente beneficiosas. Además del análisis, expondremos las deficiencias y mejoras que han recibido estos modelos mutualistas, sin ignorar los conceptos biológicos en los que se sustentan.

## Capítulo 2

# La dinámica poblacional del mutualismo

### 2.1. Introducción

A pesar de la gran diversidad y cantidad de las relaciones mutualistas en la naturaleza, al comparar con otro tipo de interacciones, su teoría matemática no ha tenido un desarrollo significativo. Esto se debe a que los trabajos sobre temas relacionados con interacciones mutuamente beneficiosas eran considerados de poca relevancia. De hecho, los investigadores mostraban un interés prioritario hacia otro tipo de relaciones como la competencia o la depredación, pues éstas van más acorde con las ideas de las sociedades capitalistas. Con la publicación de varios artículos, se ha renovado el interés en los investigadores por elaborar una teoría matemática que muestre las características primordiales de las interacciones mutualistas (King *et al.*, [51]; Whittaker [77]; Vandermeer y Boucher [73]; May [58]; Goh [28]). Este interés ha guiado las investigaciones sobre el tema hacia un mejor entendimiento de la existencia, distribución y la importancia de las interacciones benéficas entre especies. Aunque ha habido avances, aún permanecen dos grandes preguntas sin respuesta convincente: ¿cómo evolucionan en tiempos grandes las relaciones mutuamente beneficiosas? (Roughgarden [64], Keeler [50], Thompson [71]) y ¿cuáles son las consecuencias sobre las poblaciones bajo una interacción mutualista?

El objetivo de este capítulo es el tratar de comprender, con tanto detalle como sea posible, las consecuencias de las relaciones mutualistas. Empezaremos haciendo un recuento de los modelos matemáticos sobre el tema: desde los más simples y, paulatinamente, iremos presentando otros que incorporen elementos que los ha-

gan más realistas. Además de exhibir sus diferencias, en lo posible, trataremos de extraer resultados, en cuanto al rubro de estabilidad global. En todos los casos, el análisis de los modelos será desde el punto de vista cualitativo, intentando dar respuesta a las preguntas formuladas en el párrafo anterior. Aunque el objetivo es hacer el análisis cualitativo, también trataremos de presentar los antecedentes ecológicos de los modelos, así como las interpretaciones ecológicas de los resultados obtenidos.

## 2.2. Las relaciones mutualistas

Los ecólogos han definido las relaciones mutualistas como una interacción sostenida por los individuos de dos especies que resulta “beneficiosa” para ambas (véanse [10], [12] y [45]). Este intercambio de beneficios tiene un efecto positivo en el cambio de sus respectivos tamaños poblacionales: se incrementan los nacimientos y se disminuyen las muertes, contrariamente a lo que sucede en la competencia. Sin embargo, esto no ocurre tan bellamente en la naturaleza como se cree, usualmente existe un “costo” para alguna de las dos especies. Esto provoca que no se pueda diferenciar fácilmente entre una relación mutualista de una parasitaria (Beattie [10]).

La principal dificultad que presentan las asociaciones mutualistas en su estudio teórico, es el planteamiento de un modelo matemático que contenga los rasgos esenciales de esta interacción. Para este fin debemos decir que, no obstante agruparse bajo el rubro genérico “asociaciones mutualistas”, existen varios tipos de éstas y cada una responde a un cierto criterio de clasificación. En consecuencia, el modelo específico que se construya, caerá, necesariamente, entre uno de ese tipo.

La primera, es del tipo de los que se presentan en algunos sistemas de polinización. Aquí los agentes de polinización no poseen una dependencia con una especie vegetal en particular y por lo tanto, estos agentes podrían sobrevivir si la planta llegase a desaparecer del ecosistema. Cosa contraria a lo que se ve con ciertos líquenes, algas u hongos, los cuales no logran sobrevivir al ser retirados de sus hospederos. Usualmente, a estos casos se les denomina *mutualismos facultativos* y *mutualismos obligados*, respectivamente. Aunque esta forma de clasificar a las asociaciones mutualistas es la más usada, existe otra que involucra la especialización de la relación que hay entre las especies interactuantes, es decir, la necesidad que tienen las especies con una en particular. Ateniéndose a esto, el mutualismo puede ser de dos tipos: *mutualismo especializado* y *mutualismo no especializado*

(Wolin [80]). Una observación a esta forma de clasificar, es que en las relaciones mutualistas especializadas, los organismos interactuantes tendrán una asociación obligada. Lo mismo ocurre en las relaciones mutualistas no especializadas, los individuos dispondrán de una asociación facultativa.

Cabe destacar que los diferentes tipos de mutualismos, también se pueden catalogar desde el punto de vista de su historia natural (Janzen [45]). En ella, se propone que las relaciones mutuamente beneficiosas, se pueden agrupar en cuatro clases distintas: dispersión de semillas, polinización, protección y provisión de nutrientes. A continuación las describimos brevemente.

En la dispersión de semillas, las especies vegetales se ven beneficiadas por la presencia de especies animales. Cerca del 10 % de las plantas con flores poseen semillas o frutos que se adhieren al pelaje de los animales. A menudo, esta situación representa una molestia para el animal, el cual eventualmente se limpia las semillas, no sin antes haberlas transportado cierta distancia. En algunos casos ésta es precisamente donde germinarán. Cabe mencionar que en estos casos, el beneficio lo obtiene la planta, ya que el animal no recibe una recompensa alimenticia. En una verdadera relación mutualista, la especie vegetal proporciona una recompensa al animal y éste a su vez, da transporte a las semillas, como sucede en la relación sostenida por los murciélagos y ciertas especies de árboles frutales del trópico sudamericano, en la cual la recompensa es alimenticia (Begon *et al.* [10]).

La polinización es un proceso el cual consiste en la transferencia de granos de polen por un agente polinizador para lograr la reproducción de la especie vegetal. Dentro de los agentes polinizadores que llevan a cabo esta tarea, se encuentran agentes activos como los animales que se alimentan del polen o del néctar y los agentes pasivos, como el viento o la lluvia. Estos últimos, resultan poco eficientes pues, en la mayoría de las veces, no se logra fertilizar a las plantas con el polen transportado, lo que ocasiona que sólo se desperdicie.

Las asociaciones de protección se caracterizan por el resguardo que se ofrecen ciertas especies a otras en contra de los depredadores de estas últimas. Generalmente, las que logran este tipo de relaciones no sólo proveen seguridad, sino que también facilitan la obtención de alimento. Un ejemplo es el citado por Fricke (véase [10]), en el que el pez payaso *Amphiprion* encuentra refugio de sus depredadores entre los tentáculos de una anémona marina (por ejemplo, *Anthopleura xanthogrammica*).

La mayoría de las interacciones mutualistas discutidas hasta ahora dependen de los patrones del comportamiento animal. En este tipo de relaciones, los individuos son organismos multicelulares y muchas veces no conviven más que lo necesario con su contraparte mutualista. Pero existen varios ejemplos donde una de las especies es unicelular y está integrada de forma permanente dentro del sistema digestivo de su compañero mutualista. Éstos les ayudan a sus hospederos a degradar, sintetizar o simplemente absorber sustancias nutritivas. El intestino de las termitas *Reticulitermes flavipes* y los organismos (protozoarios, bacterias formadoras de endosporas y espiroquetas) proporcionan un ejemplo importante de este fenómeno.

Empecemos nuestra revisión estudiando un modelo que si bien, es muy simplificado, capta la esencia de las relaciones mutualistas: la mejora de las condiciones de reproducción, alimentación y supervivencia de las especies.

### 2.2.1. Un modelo simple de mutualismo

Con base en lo anteriormente expuesto, se propuso (veáse [58]) un primer sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias para describir las relaciones mutualistas. Éste tiene por sustento las siguientes suposiciones:

1. La población de ambas especies en ausencia de una de las dos, crece ilimitadamente en forma malthusiana.
2. Ambas especies disponen de recursos ilimitados.
3. Las especies se encuentran en un medio homogéneo.
4. Cuando las dos están presentes, se favorece el crecimiento de cada una, en una razón proporcional al número de encuentros.

El sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que incorpora estas suposiciones es:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= aN_1 + \alpha N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= bN_2 + \beta N_1 N_2,\end{aligned}\tag{2.1}$$

donde  $N_1$  y  $N_2$  son las densidades poblacionales de cada una de las dos especies interactuantes,  $a$  y  $b$  (ambas positivas) son las tasas de crecimiento de los miembros de una especie en ausencia de la otra, respectivamente,  $\alpha$  es el coeficiente que mide el beneficio de la presencia de la especie 1 sobre la tasa de crecimiento de la especie 2 y  $\beta$  es el coeficiente que cuantifica el beneficio de la presencia de la especie 2 sobre la tasa de crecimiento de la especie 1.

Al igual que en los modelos discutidos en el Capítulo 1, es conveniente reescalar las variables que aparecen en (2.1) a fin de reducir el número de parámetros. Por ello, definamos  $u_1(\tau)$ ,  $u_2(\tau)$ ,  $\tau(t)$  y  $\xi$  como:

$$u_1(\tau) = \frac{\beta N_1(\tau(t))}{b}, \quad u_2(\tau) = \frac{\alpha N_2(\tau(t))}{a}, \quad \tau = at \quad \text{y} \quad \xi = b/a.$$

En estos términos, el sistema (2.1) toma la forma

$$\begin{aligned} \frac{du_1}{d\tau} &= u_1(1 + u_2) \equiv f_1(u_1, u_2) \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \xi u_2(1 + u_1) \equiv f_2(u_1, u_2). \end{aligned} \quad (2.2)$$

Los puntos de equilibrio de este sistema, se obtienen al intersecar las cero-clinas,  $f_1(u_1, u_2) = 0$  y  $f_2(u_1, u_2) = 0$ . Las intersecciones son:  $(0, 0)$  y  $(-1, -1)$ .

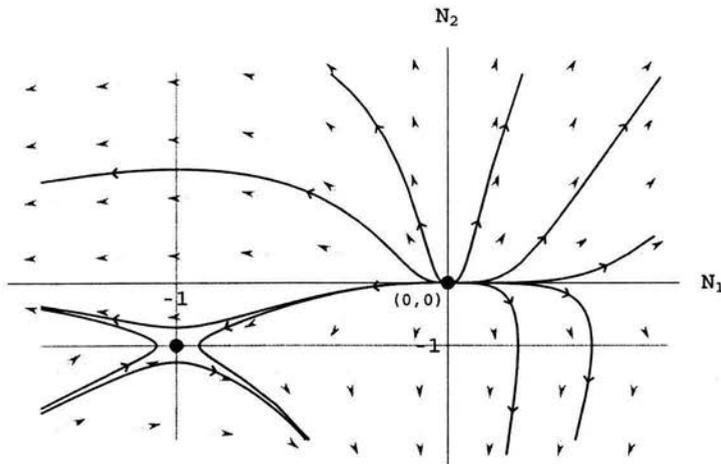
Empezamos el análisis local obteniendo la matriz de Jacobi del campo vectorial que define al sistema (2.2) y la evaluamos en el equilibrio  $(0, 0)$ . El resultado es la matriz

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \xi \end{pmatrix},$$

por lo que, los valores propios asociados a la matriz  $A$  son:  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = \xi > 0$ . Dado que ambos,  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$ , son positivos concluimos que este punto es un nodo inestable.

El equilibrio  $(-1, -1)$  carece de una interpretación biológica, esto debido a que el tamaño poblacional no toma valores negativos. El análisis local correspondiente a este punto, lo hacemos sólo por completez. Así, se obtiene que los valores propios de la matriz de Jacobi, son  $\lambda_i = \pm\sqrt{\xi}$ , con  $i = 1, 2$ . Por lo que  $(-1, -1)$  es un punto silla.

Al dibujar el campo vectorial, se observa que la dinámica local del sistema (2.1) cerca de los equilibrios  $(-1, -1)$  y  $(0, 0)$  es como la que se ilustra en la figura (2.1). De éste, se ve que toda trayectoria del sistema (2.1) que empiece en el primer cuadrante, se aleja del origen y la “ruta” seguida es monótona. Las demás trayectorias de (2.1), se comportan como se observa en la figura (2.1) cuando aumenta el tiempo.



**Figura 2.1:** Campo vectorial y trayectorias para el sistema (2.2).

En conclusión, este sistema basado en premisas muy restrictivas, nos indica que ambas densidades tienen un crecimiento ilimitado para las poblaciones en la región del plano con interpretación biológica. Luego, en el modelo (2.2) se prevee que las especies, al permanecer juntas —según R. May [59]— se comportan como si se tratara de una “orgía de beneficios mutuos”. Es decir, las capacidades de sobrevivencia y reproducción de ambas especies, se ven altamente mejoradas, esto debido a la interacción. Es de notarse, no obstante, que la premisa 1, listada al principio de esta sección, es una limitante fundamental del sistema (2.1).

Las deficiencias que presenta este modelo, pueden ser superadas mediante la incorporación de recursos limitados para ambas poblaciones, (Vandermeer y Boucher [73]) o bien modificando los términos de beneficios que perciben las especies (Wolin y Lawlor [77]), por ejemplificar algunos. En los siguientes secciones de este capítulo, trataremos algunas de las modificaciones que se han hecho a este primer

modelo básico de mutualismo (el (2.2)). Su presentación la haremos atendiéndonos a la clasificación de tipos de mutualismo mencionados en la sección 2.2.

## 2.3. Modelos mutualistas obligados

Las asociaciones mutuamente beneficiosas que involucran la obligatoriedad entre especies, han sido habitualmente modeladas utilizando sistemas de ecuaciones diferenciales de primer orden. Estos sistemas presentan comportamientos cualitativamente distintos a los que se obtienen en modelos totalmente facultativos. Las características que los diferencian de éstos, como veremos más adelante, son la inestabilidad y la posibilidad de que las especies se extingan.

### 2.3.1. Modelo con recursos limitados

Un primer modelo matemático que describe la dinámica de las relaciones mutualistas obligadas es el propuesto por Vandermeer y Boucher (véase [73]). Este modelo es una modificación a las ecuaciones de competencia de Lotka-Volterra, vistas en el capítulo anterior. En su trabajo, ellos introducen parámetros que representan la capacidad de carga de cada especie, lo cual no era tomado en cuenta para el planteamiento del modelo mutualista (2.1). Además, se incorporan condiciones sobre las constantes de efecto positivo de las especies en interacción. A continuación mostramos las suposiciones que se hicieron para la construcción de este modelo:

1. Cada una de las poblaciones en ausencia de la otra, crece en forma logística.
2. Ambas poblaciones son homogéneas, es decir, se hace caso omiso de alguna estructura (edad y sexo, por ejemplo).
3. El medio es homogéneo, luego, las características físicas y biológicas son las mismas en todo el hábitat.
4. Ambas especies se ven beneficiadas por su interacción, lo cual se refleja en sus capacidades de sobrevivencia, en tanto permanezcan juntas.
5. El beneficio de ambas especies es constante, *i. e.*, no varía con el tiempo.

Con estas suposiciones, el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que describe la interacción es:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right),\end{aligned}\quad (2.3)$$

donde  $N_1$  y  $N_2$  son las densidades poblacionales de las especies que mantienen una relación mutualista. Las tasas de crecimiento están denotadas por  $r_1$  para la especie 1 y por  $r_2$  para la especie 2. Los términos  $\alpha_{12}$  y  $\alpha_{21}$ , ambos positivos, miden la fuerza del efecto benéfico de la especie 2 sobre la especie 1 y de la 1 sobre la 2, respectivamente (véase la premisa número cinco). La capacidad de carga para cada especie las denotamos por  $K_1$  y  $K_2$ .

A fin de facilitar el análisis del sistema (2.3) se efectúa un reescalamiento. Así, hagamos

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1}, \quad a_{12} = \alpha_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = \alpha_{21} \frac{K_1}{K_2}.$$

En estos términos, el sistema (2.3) toma la forma

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{d\tau} &= u_1(1 - u_1 + a_{12}u_2) \equiv f_1(u_1, u_2) \\ \frac{du_2}{d\tau} &= \rho u_2(1 - u_2 + a_{21}u_1) \equiv f_2(u_1, u_2).\end{aligned}\quad (2.4)$$

Al igual que en el capítulo anterior, el análisis cualitativo de (2.4) empieza por determinar sus puntos de equilibrio, los cuales se obtienen al intersecarse las cero-clinas,  $f_1(u_1, u_2) = 0$  y  $f_2(u_1, u_2) = 0$ . Los puntos de equilibrio son:  $(0, 0)$ ,  $(0, 1)$ , y  $(1, 0)$ . Si  $1 > a_{12}a_{21}$ , las cero-clinas se intersecarán en el primer cuadrante, dando como resultado un cuarto punto de equilibrio. Éste es:

$$P^* = \left( \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right).$$

Continuemos con el análisis local obteniendo la matriz de Jacobi del campo vectorial que define al sistema (2.4) y evaluémosla en el equilibrio  $(0, 0)$ . La matriz resultante es

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \rho \end{pmatrix},$$

por lo que, los valores propios asociados a la matriz  $A$  son:  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = \rho$ , ambos positivos. Por tanto, concluimos que el origen es un nodo inestable. Además, no resulta difícil concluir que los vectores propios asociados respectivamente a los valores propios  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = \rho$ , son  $(1, 0)$  y  $(0, 1)$ .

Como segundo paso, calcularemos las soluciones del sistema lineal que aproxima a (2.4), en una vecindad del equilibrio  $(0, 0)$ . Éstas son

$$u_1(t) = C_1 e^{\lambda_1 t} \quad y \quad u_2(t) = C_2 e^{\lambda_2 t},$$

donde  $C_1$  y  $C_2$  son constantes.

Al despejar  $t$  de ambas ecuaciones, se obtiene

$$t = \frac{1}{\lambda_1} \ln \frac{|u_1(t)|}{|C_1|} = \ln \left[ \frac{|u_1(t)|}{|C_1|} \right]^{\frac{1}{\lambda_1}} \quad y \quad t = \frac{1}{\lambda_2} \ln \frac{|u_2|}{|C_2|} = \ln \left[ \frac{|u_2(t)|}{|C_2|} \right]^{\frac{1}{\lambda_2}},$$

Por lo que,  $u_1$  y  $u_2$  están relacionadas así:

$$u_2 = a \cdot u_1^{\frac{\lambda_2}{\lambda_1}} \quad \text{con} \quad a = \frac{C_2}{C_1^{\frac{\lambda_2}{\lambda_1}}}.$$

Ahora bien, para determinar cómo son las rutas de las trayectorias cerca del equilibrio  $(0, 0)$ , procedemos a derivar  $u_2$  con respecto a  $u_1$ , para llegar a que

$$\frac{du_2}{du_1} = a \rho u_1^{\rho-1},$$

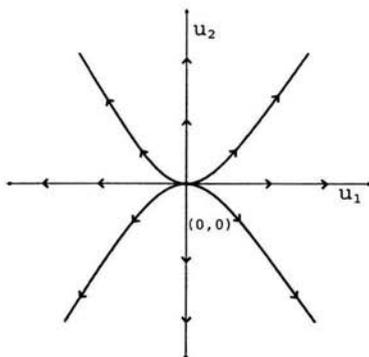
donde hemos hecho las sustituciones  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = \rho$ .

Observamos que en la ecuación anterior, el comportamiento de las trayectorias cerca del origen, depende del parámetro  $\rho$ .

Si  $\rho - 1 > 0$  entonces  $\frac{du_2}{du_1} \rightarrow 0$ , cuando  $u_1 \rightarrow 0$ . Por lo que  $u_2$  como función de  $u_1$ , tiende a 0, y por tanto su gráfica tiene como tangente al eje  $u_1$ . Véase la figura (2.2).

Para obtener el retrato fase alrededor del equilibrio  $(0, 1)$ , evaluamos la matriz de Jacobi en este punto. La matriz resultante es

$$A = \begin{pmatrix} 1 + a_{12} & 0 \\ \rho a_{21} & -\rho \end{pmatrix},$$



**Figura 2.2:** Retrato fase del sistema (2.4) linealizado alrededor del equilibrio  $(0, 0)$ .

la cual tiene como polinomio característico

$$P(\lambda) = [(1 + a_{12}) - \lambda][-(\rho + \lambda)] = 0,$$

cuyas raíces son  $\lambda_1 = 1 + a_{12}$  y  $\lambda_2 = -\rho$ , ambos reales y de signo contrario. Por lo que concluimos que el equilibrio  $(0, 1)$  es un punto silla.

Con el fin de dibujar el retrato fase local, calculamos los vectores propios asociados a  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  de la misma forma que en el caso del equilibrio  $(0, 0)$ . Éstos son  $(\frac{1+a_{12}+\rho}{\rho a_{21}}, 1)$  y  $(0, 1)$ , respectivamente. Ahora procedemos a calcular las soluciones del sistema (2.4) en una vecindad del punto  $(0, 1)$  y después despejar e igualar  $t$  de ambas ecuaciones, tenemos

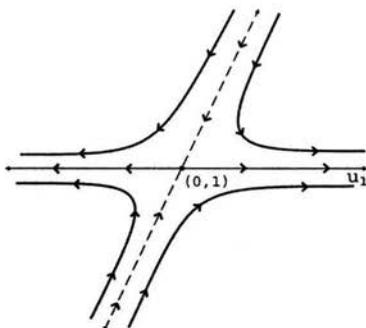
$$u_2 = a \cdot u_1^{\frac{-\rho}{1+a_{12}}} \quad \text{con} \quad a = \frac{C_2}{C_1^{\frac{-\rho}{1+a_{12}}}}$$

Para determinar la forma como se comportan las trayectorias cerca de este equilibrio, derivamos a  $u_2$  con respecto de  $u_1$ , para llegar a

$$\frac{du_2}{du_1} = a \frac{-\rho}{1 + a_{12}} u_1^{\frac{-\rho}{1+a_{12}}-1},$$

donde, como antes, aquí hicimos las sustituciones  $\lambda_1 = 1 + a_{12}$  y  $\lambda_2 = -\rho$ .

En este caso,  $\frac{du_2}{du_1} \rightarrow \infty$ , cuando  $u_1 \rightarrow 0$ , mientras que  $\frac{du_2}{du_1} \rightarrow 0$ , cuando  $u_1 \rightarrow \infty$ . Por lo que hay exactamente una dirección que atrae: *la variedad estable* y una que repele: *la variedad inestable*. Los estados intermedios que no caen precisamente en ninguna de ellas, evolucionan según lo ilustra la figura (2.3).



**Figura 2.3:** Retrato fase del sistema (2.4) linealizado en una vecindad del equilibrio (0,1).

Para el análisis local alrededor del equilibrio (1,0), una vez más evaluamos la matriz de Jacobi en (1,0), obteniéndose

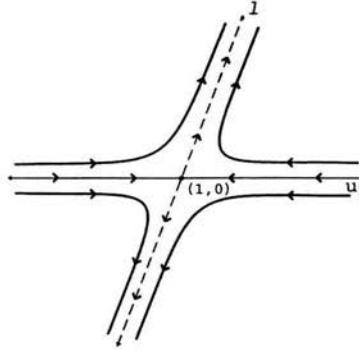
$$A = \begin{pmatrix} -1 & a_{12} \\ 0 & \rho a_{21} \end{pmatrix},$$

la cual tiene como polinomio característico

$$P(\lambda) = -(1 + \lambda)(\rho a_{21} - \lambda) = 0.$$

Éste tiene por raíces  $\lambda_1 = -1$  y  $\lambda_2 = \rho a_{21}$ , ambos reales y de signo contrario. Por lo que concluimos que el equilibrio (1,0) es también un punto silla.

Luego, calcularemos los vectores propios asociados a  $\lambda_1 = -1$  y  $\lambda_2 = \rho a_{21}$  para dibujar el retrato fase local. Éstos son  $(1,0)$  y  $(1, \frac{1-\rho a_{21}}{a_{12}})$ . Una vez obtenidos los vectores propios, procedemos de igual manera que en del equilibrio (0,1) para determinar el comportamiento de las rutas de las trayectorias en una vecindad del punto (1,0). Después de lo cual, no es difícil concluir que el retrato fase es como se ilustra en la figura (2.4).



**Figura 2.4:** Retrato fase del sistema (2.4) linealizado en una vecindad del equilibrio  $(1,0)$ .

Como mencionamos anteriormente, un cuarto punto de equilibrio aparece en el primer cuadrante siempre que  $1 > a_{12}a_{21}$ . Evaluando la matriz de Jacobi en el equilibrio  $P^*$ , obtenemos

$$A = \begin{pmatrix} 1 - 2\left(\frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) + a_{12}\left(\frac{1+\alpha_{21}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) & a_{12}\left(\frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) \\ \rho a_{21}\left(\frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) & \rho\left[1 - 2\left(\frac{1+\alpha_{21}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) + a_{21}\left(\frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right)\right] \end{pmatrix},$$

la cual tiene como polinomio característico

$$\begin{aligned} P(\lambda) = & \left( \left( 1 - 2\left(\frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) + a_{12}\left(\frac{1+\alpha_{21}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) \right) - \lambda \right) \\ & \cdot \left( \rho \left( 1 - 2\left(\frac{1+\alpha_{21}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) + a_{21}\left(\frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}}\right) \right) - \lambda \right) - \rho a_{12}a_{21} \\ & \cdot \left( \frac{1+\alpha_{12}}{1-\alpha_{12}\alpha_{21}} \right)^2, \end{aligned} \quad (2.5)$$

cuyas raíces son

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-(X+Y) \pm \sqrt{(X+Y)^2 - 4(D+X+Y)}}{2}, \quad (2.6)$$

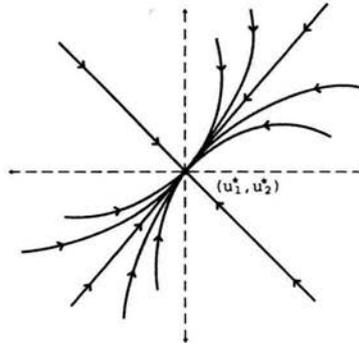
donde, hemos introducido la siguiente notación:

$$\begin{aligned}
 X &= 1 - 2\left(\frac{1 + \alpha_{21}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}\right) + a_{21}\left(\frac{1 + \alpha_{12}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}\right) \\
 Y &= \rho \left( \left(1 - 2\left(\frac{1 + \alpha_{21}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}\right) + a_{21}\left(\frac{1 + \alpha_{12}}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}\right)\right) \right) \\
 D &= -\rho a_{12} a_{21} \left( \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12} a_{21}} \right)^2.
 \end{aligned}$$

Las raíces  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  dadas en (2.6) son reales, ya que se cumple la desigualdad  $(X + Y)^2 \geq 4(D + X + Y)$ . Más aún, si  $D + X + Y \geq 0$ , entonces son negativas. Por lo que se concluye que

$$P^* = \left( \frac{1 + a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, \frac{1 + a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}} \right) \equiv (u_1^*, u_2^*)$$

es un nodo asintóticamente estable localmente, según lo ilustra la figura (2.5).



**Figura 2.5:** Retrato fase del sistema (2.4) linealizado en una vecindad del equilibrio  $P^*$ .

Debido a que sólo hemos obtenido el retrato fase local alrededor de cada equilibrio, procederemos a hacer el análisis global. Para esto, usaremos el *Método de Lyapunov*<sup>1</sup>, según el cual, la estabilidad de un equilibrio en regiones “grandes” puede ser deducida si se determina una función de Lyapunov para el sistema y

<sup>1</sup>Véase apéndice C para mayor detalle sobre el Método de Lyapunov.

para el equilibrio del que se desea estudiar su estabilidad (véase [62]). Así, en el caso presente se puede demostrar el siguiente resultado para el sistema (2.4).

**Resultado 2.3.1** *El punto de equilibrio  $P^*$  del sistema (2.4) es globalmente estable en el primer cuadrante (el espacio de las densidades poblacionales).*

**Demostración.** Ésta se concluye si exhibimos una función de Lyapunov para el sistema (2.4) y para el equilibrio  $P^*$ . Para esto, haciendo las adaptaciones correspondientes de la introducida por Charles Walter (véase [75]), tenemos que la función

$$V(u_1, u_2) = \left( \frac{u_1^* \cdot e^{\frac{u_1}{u_1^*}}}{u_1} \right)^\eta \cdot \left( \frac{u_2^* \cdot e^{\frac{u_2}{u_2^*}}}{u_2} \right)^\mu - e^{\eta+\mu}$$

con  $\eta = \frac{-(a_{12} + 1)}{a_{12}(a_{12}a_{21} - 1)}$  y  $\mu = \frac{-(a_{12} + 1)}{\rho a_{12}(a_{12}a_{21} - 1)}$ , (2.7)

es función de Lyapunov del sistema (2.4) y para el equilibrio  $P^*$ . En efecto,  $V$  tiene las siguientes propiedades:

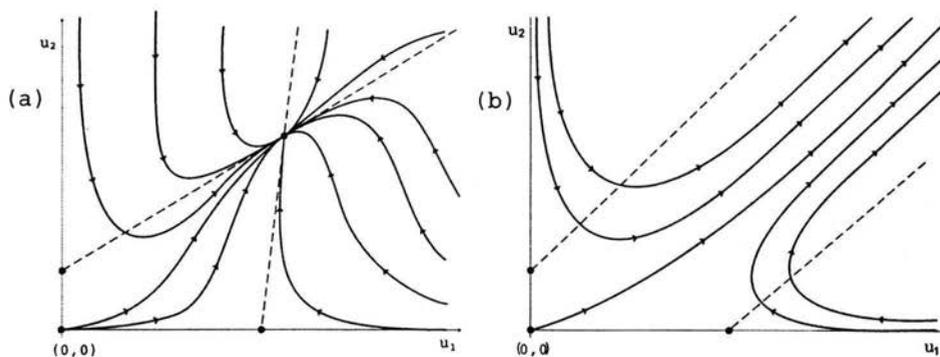
- (a)  $V(u_1^*, u_2^*) = 0$ .
- (b)  $V(u_1, u_2) > 0$  si  $u_i \neq u_i^*$ , ya que  $1 > a_{12}a_{21}$  (la condición para la existencia de  $P^*$  en el primer cuadrante). Además de que todas las constantes son supuestas positivas desde la formulación de este modelo.
- (c)  $\dot{V} \leq 0$  en  $U - (u_1^*, u_2^*)$ , donde  $U$  es una vecindad alrededor de  $(u_1^*, u_2^*)$ . Utilizando (2.7), se llega sin dificultad a que

$$\begin{aligned} \dot{V}(u_1, u_2) = & \eta \left( \frac{\left( \frac{1+a_{12}}{u_1(1-a_{12}a_{21})} \right)^\eta}{\frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}} - \frac{\left( \frac{1+a_{12}}{u_1(1-a_{12}a_{21})} \right)^\eta}{u_1} \right) \cdot e^{\frac{u_1 \cdot \eta \cdot (1-a_{12}a_{21})}{1+a_{12}}} \\ & \cdot \left( \frac{\left( \frac{1+a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right) \cdot e^{\frac{u_2}{1-a_{12}a_{21}}}}{u_2} \right)^\mu \\ & + \mu \left( \frac{\left( \frac{1+a_{21}}{u_2(1-a_{12}a_{21})} \right)^\mu}{\frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}} - \frac{\left( \frac{1+a_{21}}{u_2(1-a_{12}a_{21})} \right)^\mu}{u_2} \right) \cdot e^{\frac{u_2 \cdot \mu \cdot (1-a_{12}a_{21})}{1+a_{21}}} \\ & \cdot \left( \frac{\left( \frac{1+a_{12}}{1-a_{12}a_{21}} \right) \cdot e^{\frac{u_1}{1-a_{12}a_{21}}}}{u_1} \right)^\eta \end{aligned} \quad (2.8)$$

y como los términos  $\mu$  y  $\eta$  son negativos entonces resulta que  $\dot{V}(u_1, u_2)$  es negativa definida.

Por lo tanto, utilizando el Teorema de Lyapunov<sup>2</sup>, concluimos que el equilibrio es asintóticamente estable globalmente. El retrato fase del sistema (2.4) en la región de interés ecológico se muestra en la figura 2.6-(a). ■

Como hemos visto, el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (2.4) representa un avance con respecto al modelo (2.3). Sin embargo, aún contiene ciertos inconvenientes. Uno de ellos es la sensibilidad entre un crecimiento ilimitado y uno limitado. Esto depende de las desigualdades  $1 > a_{12}a_{21}$  y  $1 < a_{12}a_{21}$ , es decir, si el producto de las tasa de los beneficios mutuos entre las especies involucradas es menor que uno, el crecimiento de éstas será limitado, véase la figura 2.6-(a). En caso contrario, si el producto es mayor que uno, ambas especies crecen ilimitadamente, véase la figura 2.6-(b). (Boucher y Vandermeer [73]).



**Figura 2.6:** Plano fase para un modelo mutualista de dos especies con recursos limitados dado por el sistema (2.4). (a)  $a_{12}a_{21} < 1$ : todas la trayectorias tienden hacia el equilibrio  $P^*$ . (b)  $a_{12}a_{21} > 1$ : el crecimiento de ambas especies es ilimitado.

### 2.3.2. Modelo independiente de la densidad

La siguiente propuesta es una extensión de los modelos para dos especies elaborados por May (véase [58]) y Boucher y Vandermeer (véase [73]), hecha por Soberón y Martínez del Río (véase [67]). Al igual que los anteriores sistemas de

<sup>2</sup>Véase apéndice C para mayor detalle sobre los Teoremas de Lyapunov.

ecuaciones diferenciales, el que presentamos en esta sección tiene como fundamento el beneficio mutuo que reciben ambas especies al realizarse el proceso de polinización. De las suposiciones que se hacen y que diferencian a éste de los modelos anteriores, se encuentran:

1. Un sistema ecológico que consista únicamente de una especie vegetal que produzca flores y un único polinizador potencialmente capaz de explotar otras especies vegetales.
2. Una fertilización que consista en la transferencia de polen de un polinizador de los estambres hacia el estigma de la planta en cuestión. Se excluyen otros agentes fertilizadores como el viento o la lluvia.
3. La polinización como único proceso para la creación de semillas.

Para comenzar la deducción del modelo, se supondrá que la especie polinizadora, cuya densidad al tiempo  $t$  denotaremos por  $a$ , actúa como un depredador de plantas con una repuesta funcional del tipo II de Holling (véase [37]). Por lo que, bajo esta suposición, se tomará a  $v$ , la tasa instantánea de visitas de los polinizadores a una especie vegetal, cuya densidad al tiempo  $t$  denotaremos por  $p$ , como

$$v = \frac{\alpha p}{1 + \alpha \beta p}, \quad (2.9)$$

donde  $\alpha$  y  $\beta$  representan respectivamente las tasas de búsqueda y manejo por cada visita a la planta del polinizador. Esta forma de representar la tasa instantánea de visitas, se basa en un hecho biológico. Éste es: los polinizadores no exceden la cota superior para la tasa de visitas, dada por  $1/\beta$ , por más recursos que éstos tengan.

La tasa de nacimientos de la planta  $\mathfrak{N}_p$ , bajo la suposición de que se ignorará el suministro finito de óvulos u otros factores limitantes, es

$$\mathfrak{N}_p = k_1 a v = \frac{k_1 \alpha a p}{1 + \alpha \beta p}, \quad (2.10)$$

para  $k_1$ , la constante de eficiencia, representando el número de óvulos fertilizados por cada visita.

Además, se supone que la probabilidad de encuentros entre ambas especies es constante y que la tasa de búsqueda del polinizador es una función de la recompensa energética  $\mu$ . Si ésta es buena, el polinizador aprenderá a visitar este tipo específico

de especie vegetal con mayor frecuencia que si lo contrario ocurriera (Heinrich [35]). A falta de mayor información detallada sobre este tema, adoptamos el caso más simple. Éste es

$$\alpha = \sigma\mu, \quad (2.11)$$

con  $\sigma$ , la probabilidad de encuentros entre plantas y polinizadores.

De manera análoga, la tasa de manejo por cada visita  $\beta$ , será una función de la recompensa energética  $\mu$ , la cual se comporta de manera lineal (Wolf [78]), es decir

$$\beta = \Xi + \phi\mu, \quad (2.12)$$

para  $\phi$ , una constante que representa la velocidad de extracción de néctar y  $\Xi$ , el tiempo invertido en plantas vacías. En aras de una simplicidad matemática, se considerara  $\Xi = 0$ . Debido, principalmente a que se obtienen resultados semejantes. Por tanto, sustituyendo las ecuaciones (2.11) y (2.12) en (2.10), tenemos

$$\mathfrak{N}_p = \frac{k_1\sigma\phi\mu ap}{1 + \sigma\phi\mu^2 p}, \quad (2.13)$$

Ahora suponemos que la tasa mortandad de las plantas es independiente de la densidad, lo que probablemente es cierto para muchas especies a bajas densidades poblacionales (Harper [32]; Harper y MacNaughton [33]). Es decir,

$$\mathfrak{M}_p = \gamma p \quad (2.14)$$

donde  $\gamma$  representa la tasa de mortandad de la población de plantas.

Luego, restando (2.14) a (2.13), obtenemos la ecuación para el crecimiento de la especie vegetal, la cual se escribe como

$$\frac{dp}{dt} = \frac{k_1\sigma\phi\mu ap}{1 + \sigma\phi\mu^2 p} - \gamma p. \quad (2.15)$$

Para obtener una expresión similar pero para los polinizadores, primeramente supongamos que la tasa de mortandad  $\mathfrak{M}_a$  está relacionada inversamente con la tasa de energía consumida, la cual es proporcional a la tasa de visitas, mutiplicada a su vez por la recompensa energética. La ecuación resultante es

$$\mathfrak{M}_a = \lambda a - \frac{k_2\sigma\mu^2 ap}{1 + \sigma\phi\mu^2 p}, \quad (2.16)$$

donde  $k_2$  es la constante de la transformación energética y  $\lambda$  representa la tasa de muertes en ausencia de la especie vegetal. La tasa de mortandad ha sido tomada como una función de la energía consumida, caso contrario al de la tasa de nacimientos. Para ésta se supondrá que es dependiente a la densidad poblacional de polinizadores. Por consiguiente, la tasa de nacimientos  $\mathfrak{N}_a$  para los polinizadores es

$$\mathfrak{N}_a = a(\delta - \epsilon a), \quad (2.17)$$

para  $\delta$ , la tasa *per capita* de nacimientos y  $\epsilon$ , una constante regulatoria para la densidad dependiente. Agrupando todas estas suposiciones y haciendo  $\delta - \lambda \equiv K$  (la capacidad de carga), tenemos que la tasa de crecimiento de los polinizadores está dada por

$$\frac{da}{dt} = \epsilon a(K - a) + \frac{k_2 \sigma \mu^2 a p}{1 + \sigma \phi \mu^2 p}. \quad (2.18)$$

El valor de  $K$  se usará como un parámetro en la especialización de los polinizadores hacia las plantas. En el caso  $K = 0$ , el polinizador no logrará sobrevivir sin la especie vegetal. Más aun, si  $K > 0$ , la ausencia de plantas tendrá un efecto en la población de los polinizadores. Lo que se interpreta como si el polinizador fuera más específico, mientras  $K$  es pequeño. Algo similar se mostró en el modelo (2.3), solamente que esto mismo ahora es expresado en términos de las capacidades de carga. Lo que Vandermeer y Boucher (véase [73]) expresaron como mutualismos obligados.

El sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, determinado por (2.18) y (2.15), es:

$$\begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= \frac{k_1 \sigma \phi \mu a p}{1 + \sigma \phi \mu^2 p} - \gamma p \equiv F(a, p) \\ \frac{da}{dt} &= \epsilon a(K - a) + \frac{k_2 \sigma \mu^2 a p}{1 + \sigma \phi \mu^2 p} \equiv G(a, p). \end{aligned} \quad (2.19)$$

Algunas de las propiedades de este modelo pueden ser estudiadas mediante un análisis de sus puntos de equilibrio. Éstos se obtienen de la intersección de las cero-clinas.

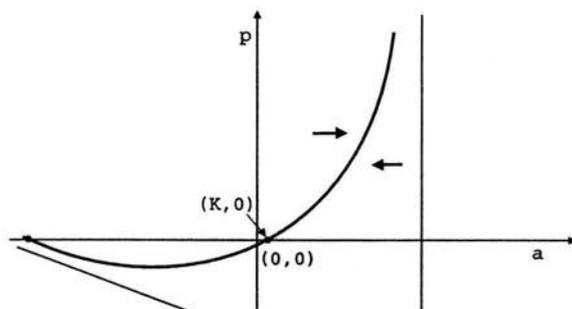
La cero-clina horizontal del sistema (2.19) tiene dos ramas: el eje horizontal ( $p \equiv 0$ ) y la gráfica de la función

$$p = \psi_1(a) = \frac{k_1 a}{\mu \phi \gamma} - \frac{1}{\sigma \phi \mu^2} \quad (2.20)$$

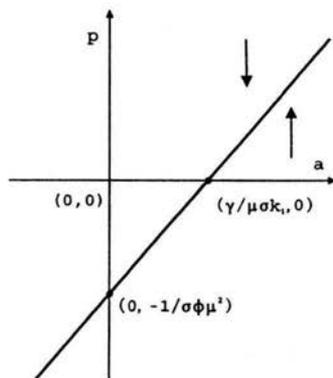
Asimismo, la cero-clina vertical del sistema (2.19), también posee dos ramas: el eje vertical ( $a \equiv 0$ ) y la gráfica de la función

$$p = \psi_2(a) = \frac{a - K}{\sigma\phi\mu^2 \left( K - a + \frac{k_2}{\phi\epsilon} \right)}. \quad (2.21)$$

Las gráficas correspondientes a las ramas (2.20) y (2.21) de ambas cero-clinas son como se ilustra en la figura (2.8) y en la figura (2.7).



**Figura 2.7:** Cero-clina correspondiente a la especie polinizadora.



**Figura 2.8:** Cero-clina correspondiente a la especie vegetal.

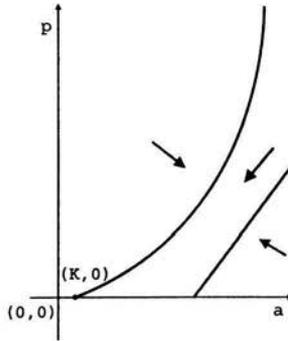
Los puntos de equilibrio son:  $(0,0)$  y  $(K,0)$ . Además, si uno se pregunta por los valores de  $a$  tales que  $\psi_1(a) = \psi_2(a)$ , se tiene que las abscisas de los puntos de

equilibrio restantes del sistema (2.19), son:

$$a = \frac{1}{2} \left[ K + \frac{k_2}{\phi\epsilon} \pm \sqrt{\left( K + \frac{k_2}{\phi\epsilon} \right)^2 - \frac{4\gamma k_2}{k_1\sigma\mu\phi\epsilon}} \right].$$

Obviamente, si la expresión dentro de la raíz es negativa, no existe solución real alguna. Por lo que las cero-clinas no se intersectarán en el espacio fase, véase figura (2.9). Luego, para que existan soluciones reales, basta con

$$\mu \geq \frac{4\gamma k_2}{k_1\sigma\phi\epsilon \left( K + \frac{k_2}{\phi\epsilon} \right)^2}.$$



**Figura 2.9:** Campo vectorial del sistema (2.19) correspondiente al caso cuando las plantas eventualmente se extinguen.

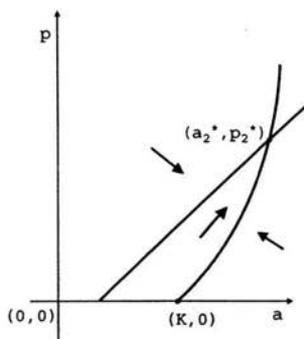
Sin embargo, el que se satisfaga la última desigualdad, no excluye la posibilidad de que  $p$  tome valores negativos. Por consiguiente, al suponer

$$\mu < \frac{\gamma}{k_1\sigma K} \quad \text{y} \quad K < \frac{k_2}{\phi\epsilon}.$$

se garantiza  $p > 0$ . Contrariamente, si se supone  $\frac{\gamma}{\sigma\mu k_1} < K$ , existirá  $p < 0$ , véase figura (2.10).

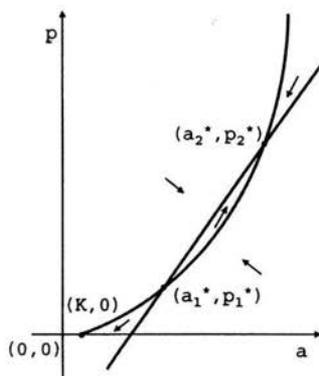
En el caso de que

$$\mu > \frac{2\gamma}{k_1\sigma \left( K + \frac{k_2}{\phi\epsilon} \right)},$$



**Figura 2.10:** Campo vectorial del sistema (2.19) correspondiente al caso cuando las plantas eventualmente se extinguen.

existirán dos valores de  $a$  para los que  $\psi_1(a) = \psi_2(a)$ , por lo que tendremos dos equilibrios en el primer cuadrante:  $(a_1^*, p_1^*)$  y  $(a_2^*, p_2^*)$ , véase figura (2.11). El análisis de estabilidad de ambos lo llevaremos a cabo a continuación.



**Figura 2.11:** Campo vectorial del sistema (2.19) cuando dos equilibrios existen en el primer cuadrante.

Primeramente, se calcula la matriz de Jacobi asociada al sistema (2.19) evaluada en el equilibrio  $(a_2^*, p_2^*)$ . Ésta se escribe como

$$J = \begin{pmatrix} \frac{c_1 a_2^*}{(1+c_2 p_2^*)^2} - \gamma & \frac{c_1 p_2^*}{1+c_2 p_2^*} \\ \frac{c_3 a_2^*}{(1+c_2 p_2^*)^2} & \epsilon (K - 2a_2^*) + \frac{c_3 p_2^*}{1+c_2 p_2^*} \end{pmatrix}$$

con  $c_1 = k_1\sigma\mu$ ,  $c_2 = \sigma\phi\mu^2$  y  $c_3 = k_2\sigma\mu^2$ . Como es sabido, la estabilidad de este equilibrio estará determinada por la parte real de los valores propios de la matriz  $J$ . Éstos, a su vez, dependerán de los signos de la traza y del determinante de  $J$ . Es decir,

$$\lambda_i = \frac{1}{2} [\text{Tr}(J) \pm (\text{Tr}^2(J) - 4 \det(J))^{1/2}], \quad \text{con } i = \{1, 2\}.$$

Ahora consideremos  $\xi, \zeta > 1$ ,  $K \geq \frac{k_2}{\phi\epsilon}$  y hagamos

$$\mu = \frac{2\gamma\xi}{k_1\sigma\left(K + \frac{k_2}{\phi\epsilon}\right)} \quad \text{y} \quad a_2^* = K\zeta.$$

Incorporando estas suposiciones en la expresión para la traza de  $J$ , obtenemos

$$\text{Tr}(J) = -\gamma \left[ 1 - \frac{(K + k_2/\phi\epsilon)}{2K\xi\zeta} \right] + \epsilon \left[ \frac{k_2}{\phi\epsilon} \left[ 1 + \frac{(K + k_2/\phi\epsilon)}{2K\xi\zeta} \right] + K(1 - 2\zeta) \right] < 0.$$

Análogamente para el determinante de  $J$ , se tiene

$$\det J = -\gamma\epsilon \left[ 1 - \frac{(k + k_2/\phi\epsilon)}{2K\xi\zeta} \right] \cdot \left[ K(1 - 2\xi) + \frac{k_2}{\phi\epsilon} \right] > 0.$$

Por consiguiente,  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son negativas, por lo que el  $(a_2^*, p_2^*)$  es un nodo estable.

Para el caso del equilibrio  $(a^*, p^*) = (0, 0)$ , la matriz de Jacobi se escribe como

$$J = \begin{pmatrix} -\gamma & 0 \\ 0 & \epsilon K \end{pmatrix}$$

y los valores propios asociados a ésta son:  $\lambda_1 = -\gamma$  y  $\lambda_2 = \epsilon K$ . Por lo tanto, como ambos tienen signos contrarios y además son reales, el origen es un punto silla.

Si  $(a^*, p^*) = (K, 0)$ , entonces tenemos que los valores propios son

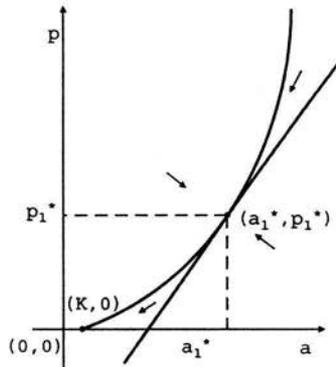
$$\lambda_1 = k_1\sigma\mu K - \gamma \quad \text{y} \quad \lambda_2 = -\epsilon K. \quad (2.22)$$

Por lo tanto, el punto  $(K, 0)$  es estable toda vez que  $\mu < \frac{\gamma}{k_1\sigma K}$  y se concluye que cualquier punto  $(a_1^*, p_1^*)$  distinto de  $(a_2^*, p_2^*)$ , será silla ya que  $(k, 0)$  y  $(a_2^*, p_2^*)$  son nodos estables.

Ahora, en el caso de que

$$4\gamma\epsilon\phi k_2 = \mu\sigma k_1 (K\epsilon\phi + k_2)^2,$$

solamente existirá una solución de la ecuación  $\psi_1(a) = \psi_2(a)$ , es decir, existirá un único equilibrio en el cuadrante de interés biológico, véase figura (2.12). A continuación mostramos el análisis hecho para determinar la estabilidad de este equilibrio.



**Figura 2.12:** Campo vectorial del sistema (2.19) cuando solamente existe un punto en el primer cuadrante en el que las cero-clinas se tocan tangencialmente.

Consideremos el único punto de equilibrio en el primer cuadrante, el  $(a^*, p^*)$  y supongamos que en una vecindad de éste, se cumplen las hipótesis del Teorema de la Función Implícita. Así, en una vecindad de  $(a^*, p^*)$ , las igualdades  $F(a, p) = 0$  y  $G(a, p) = 0$  definen implícitamente a  $p = \Phi_1(a)$  y  $p = \Phi_2(a)$ , respectivamente. En particular, se tiene

$$F(a, \Phi_1(a)) = 0 \quad \text{y} \quad G(a, \Phi_2(a)) = 0.$$

Las que, al ser derivadas implícitamente respecto a  $a$ , se sigue

$$\begin{aligned} \frac{\partial F}{\partial a} + \frac{\partial F}{\partial p} \Phi_1' &= 0 \\ \frac{\partial G}{\partial a} + \frac{\partial G}{\partial p} \Phi_2' &= 0, \end{aligned}$$

Si suponemos que  $(a^*, p^*)$  es punto de equilibrio que resulta de la intersección tangencial de las cero-clinas, tenemos que  $\Phi_1'(a^*) = \Phi_2'(a^*)$ . Haciendo las debidas operaciones y re-ordenando términos, no resulta difícil mostrar que, en  $a = a^*$ ,

$$\frac{\partial F}{\partial a} \frac{\partial G}{\partial p} = \frac{\partial G}{\partial a} \frac{\partial F}{\partial p},$$

o bien,

$$\frac{\partial F}{\partial a} \frac{\partial G}{\partial p} - \frac{\partial G}{\partial a} \frac{\partial F}{\partial p} = 0.$$

Como puede verse, lo anterior corresponde al determinante de  $J$  evaluado en  $(a^*, p^*)$ , es decir

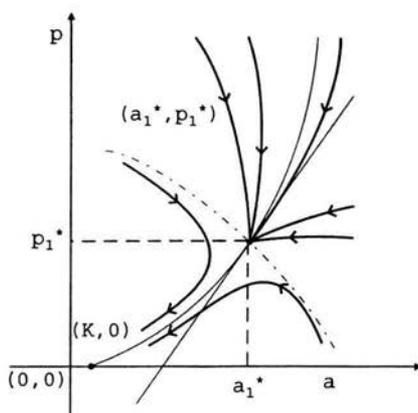
$$\det J = \frac{\partial F}{\partial a} \frac{\partial G}{\partial p} - \frac{\partial G}{\partial a} \frac{\partial F}{\partial p} = 0.$$

Por lo tanto, el punto en cuestión es un equilibrio *no hiperbólico*. De hecho, por provenir del colapso de un punto silla y de un nodo estable, tal equilibrio resulta ser silla-nodo. Esto puede mostrarse que así es de la siguiente manera.

Si tomamos la sucesión de puntos de equilibrio con sus respectivas dinámicas, es decir

$$\{a_2^* - a_1^*, p_2^* - p_1^*\}_i \xrightarrow{i \rightarrow \infty} (0, 0),$$

ésta convergerá a un equilibrio con un sector con característica de punto silla y con otro sector del tipo nodo asintóticamente estable, véase la figura (2.13).

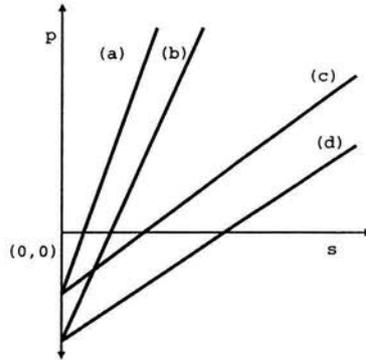


**Figura 2.13:** Retrato fase del sistema (2.19) cuando solamente existe un punto en el primer cuadrante.

La correcta utilización de los modelos matemáticos incluye el conocimiento de sus deficiencias. En este caso, hemos ignorado, entre varias cosas, el proceso individual de aprendizaje para la explotación de ciertos recursos en específico (Faegri y van der Pijil [19]), las complicaciones que se presenta en la explotación de polen, la distribución espacial de las plantas (Janzen [46]) y los factores competitivos que pudieran surgir entre individuos de distintas especies (Levin y Anderson [55]). Sin embargo, podemos decir del análisis mostrado que existe un equilibrio estable. No obstante, cuando éste aparece, también lo hace una región alrededor del origen, donde cualquier perturbación hacia ésta, ocasionará la extinción de las plantas. La región de extinción está definida por el equilibrio inestable, que a vez lo determina la intersección de las ceroclinas de la especie vegetal y animal.

Además, si uno se basa en el tipo de inclinación de la ceroclina (2.20) y en donde interseca la ceroclinas de las plantas al eje  $p$ , se pueden caracterizar cuatro tipos de ellas, véase figura 2.14. Para una recompensa relativa dada, si la tasa de reproducción es alta, se producen ceroclinas muy inclinadas, mientras que si son bajas, se obtendrán unas con menos inclinación. Esto conduce a que si la planta tiene una ceroclina como la del primer caso, la cual es ocasionada por una tasa de reproducción alta y una recompensa relativa baja, será del tipo no especializado. Esta clase de plantas son capaces de obtener un equilibrio con una gran variedad de especies polinizadoras. Por otro lado, las probabilidades de que se tenga un equilibrio cuando la inclinación de la ceroclina es menor en comparación con la del caso anterior, son escasas. Por consiguiente, una tasa de reproducción baja y una recompensa alta, representadas en una recta con poca inclinación, determinarán a una especie vegetal especializada.

Por último, para la especie animal tenemos que si su capacidad de carga es grande, ésta incrementará el número de especies vegetales con las que pueda sostener una relación mutualista. Este tipo de polinizadores se consideran no especializados. Contrariamente, si poseen capacidades menores en comparación al caso anterior, resulta que existe una relación altamente coevolucionada (especializada), con una o varias especies de plantas (Wells [76]). Cabe mencionar, que si la especie animal es no especializada, poseerá habilidades sensoriales agudas y será muy activo. Esto no conlleva a que la polinización sea eficiente, sólo se mejoran las condiciones para relacionarse con nuevas especies vegetales.



**Figura 2.14:** Cuatro tipos distintos de ceroclinas para las plantas. (a) no especializada-constante (b) no especializada-interruptora (c) especializada-constante (d) especializado-interruptora.

### 2.3.3. Modelo dependiente de la densidad

Los modelos vistos hasta ahora, se han basado en modificaciones de las ecuaciones de competencia de Lotka-Volterra. Algunas de ellas han sido limitar el beneficio compartido por ambas especies o incorporar términos no lineales que proporcionen un equilibrio estable aunque no se encuentre una interpretación biológica para éstos. En caso contrario, las poblaciones crecerían ilimitadamente; una noción que resulta un absurdo biológico, ya que para estos individuos existen niveles de saturación determinados por factores como espacio o recursos alimenticios reducidos. Todos ellos, por razones de simplicidad en los modelos, quedan excluidos parcial o completamente, por lo que en algunos casos, su uso para determinar los efectos del mutualismo sobre las especies en interacción no es el indicado (Dean [17]).

Por tal razón, en el siguiente modelo que estudiaremos se incorpora una dependencia de la densidad como principal mecanismo regulatorio. Es decir, se usarán funciones  $k_y$  y  $k_x$  que describan la relación entre las capacidades de carga de dos poblaciones, cuyas densidades denotamos por  $Y$  y  $X$ .

Para determinar la dinámica de este primer sistema, supongamos que una de las especies, cuya densidad es  $Y$ , crece hasta que su capacidad de carga se haya alcanzado en un ambiente que no varía con el tiempo. También, supongamos que  $k_y$  queda limitada por la densidad poblacional  $X$  de la otra especie, de tal forma que mientras que  $X$  crece, otros factores ambientales empezarán a limitar a  $k_y$ .

En el caso de que  $X$  crezca ilimitadamente,  $k_y$  alcanzará su máximo,  $K_y$ . Estas relaciones quedan ilustradas en la figura (2.15). Así, la función más sencilla que incorpora estas suposiciones para una población  $Y$ , es:

$$\frac{dk_x}{dY} = \frac{a(K_x - k_x)}{K_x}. \quad (2.23)$$

Análogamente para la población  $X$ , se tiene:

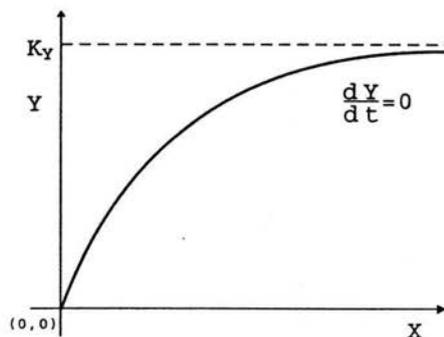
$$\frac{dk_y}{dX} = \frac{a(K_y - k_y)}{K_y}. \quad (2.24)$$

Las ecuaciones (2.23) y (2.24) son lineales por lo que su solución se obtiene inmediatamente. Éstas son:

$$k_y = K_y \left( 1 - e^{-\frac{(aX+C_y)}{K_y}} \right) \quad \text{y} \quad (2.25)$$

$$k_x = K_x \left( 1 - e^{-\frac{(bY+C_x)}{K_x}} \right), \quad (2.26)$$

respectivamente, donde  $C_y$  y  $C_x$  son constantes de integración.  $K_y$  y  $K_x$  son el máximo valor de la capacidad de carga para las poblaciones  $X$  y  $Y$ . Por último,  $a$  y  $b$  son constantes de proporcionalidad.



**Figura 2.15:** La relación entre la capacidad de carga,  $k_y$  para una especie  $Y$  beneficiándose por la presencia de la especie  $X$ .

El sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que modelan la razón de crecimiento de las especies en interacción es:

$$\begin{aligned}\frac{dY}{dt} &= \frac{r_y (k_y - Y) Y}{k_y} \\ \frac{dX}{dt} &= \frac{r_x (k_x - X) X}{k_x},\end{aligned}\tag{2.27}$$

en donde  $r_y$  y  $r_x$  son las tasas intrínsecas de crecimiento de las especies  $Y$  y  $X$ , respectivamente. Nótese que  $k_y$  y  $k_x$  no son constantes, como sí lo son en la ecuación logística y están determinadas por las ecuaciones (2.25) y (2.26), respectivamente.

Debido a que el análisis de estabilidad es análogo al sistema (2.19), presentaremos solamente los resultados así como, una visión general de su comportamiento dinámico.

Primeramente, obtengamos las cero-clinas correspondientes del sistema (2.27), las cuales quedan descritas como  $Y = k_y$  y  $X = k_x$ , cuando  $\frac{dY}{dt} = 0$  y  $\frac{dX}{dt} = 0$ , respectivamente. Para el caso que nos compete, los valores de  $X$  y  $Y$  deberán satisfacer con

$$k_y = K_y \left( 1 - e^{-\frac{(aX+C_y)}{K_y}} \right) > \frac{-(C_x + K_x (\ln(K_x - X)) - \ln(K_x))}{b}$$

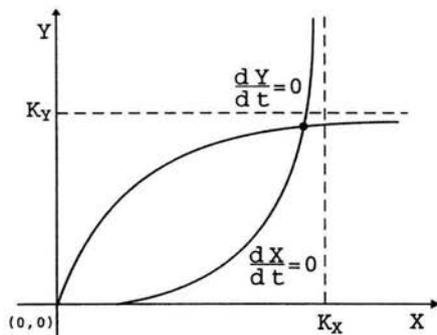
o

$$k_x = K_x \left( 1 - e^{-\frac{(bY+C_x)}{K_x}} \right) > \frac{-(C_y + K_y (\ln(K_y - Y)) - \ln(K_y))}{a}.$$

Dichas desigualdades provienen del considerar que la gráfica de la cero-clina  $k_y$  del sistema (2.27) se encuentra por arriba de la gráfica de la cero-clina  $k_x$  para algún intervalo dado. Lo anterior puede ser explicado en términos biológicos como sigue.

Una de las poblaciones involucradas necesariamente requerirá de cierto nivel de densidad poblacional para que éste sea mantenido e impulsado por la otra población mutualista, la cual deberá poseer una densidad mayor a la de su contraparte para que ésta última se vea beneficiada por la primera. Es decir, se necesita cierto nivel poblacional de ambas especies para que se “enganchen” en la relación mutualista y así mejorar sus tasas de crecimiento. De ocurrir esto, las densidades de ambas poblaciones aumentarán hasta que sus capacidades de carga limiten su crecimiento, de modo que las cero-clinas  $k_y$  y  $k_x$ , se intersecarán en un punto de equilibrio, el

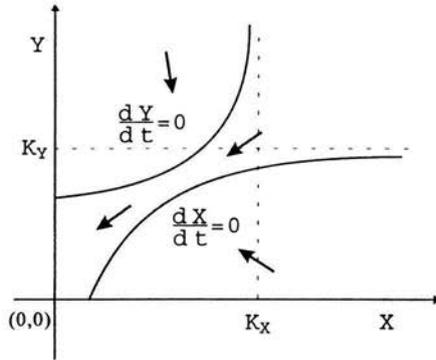
cual se encontrará en el primer cuadrante, figura (2.16).



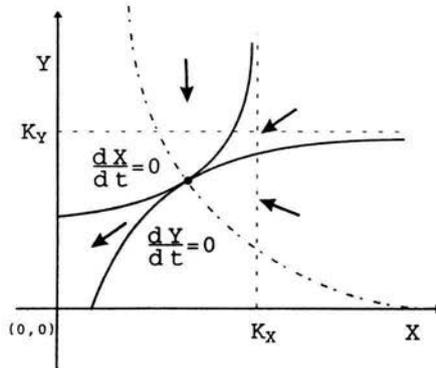
**Figura 2.16:** *Cero-clinas cuando se intersecan en el primer cuadrante.*

Al igual que en el modelo (2.19), en éste también existen tres posibles situaciones:

1. No existe equilibrio en el primer cuadrante. Esto ocurre cuando  $C_x = C_y = 0$  y  $ab < 1$ . Además, bajo estas condiciones, el modelo (2.27) describirá un mutualismo obligado, por lo que al no recibir los beneficios propios de esta interacción, ambas especies se extinguirán. Esto corresponde gráficamente a que la cero-clina  $k_y$  se encontrará por debajo de la  $k_x$  en el plano fase. Véase la figura (2.17).
2. Existe solamente un equilibrio en el primer cuadrante y éste será del tipo silla-nodo cuando las constantes de integración  $C_x$  y  $C_y$  son positivas. Entonces el modelo (2.27) describirá un mutualismo obligado y las especies involucradas serán capaces de sobrevivir siempre que alcancen su densidad de equilibrio. Véase figura (2.18).
3. Existen dos equilibrios como resultado de una *bifurcación del tipo nodo silla*. Esto se debe a que  $C_x$  y  $C_y$  son negativas. Por lo que el modelo (2.27) bajo estas condiciones, describirá un mutualismo obligado con un punto umbral. Si las especies no logran sobrepasarlo, se extinguirán irremediamente. El retrato fase correspondiente a este caso, se ilustra en la figura (2.19).



**Figura 2.17:** Campo vectorial del sistema (2.27) cuando  $C_x = C_y = 0$  y  $ab < 1$ .



**Figura 2.18:** Campo vectorial del sistema (2.27) cuando  $C_x$  y  $C_y$  son positivas.

Las ecuaciones modificadas de Lotka-Volterra, como las (2.27), sugieren que el mutualismo debe ser estabilizado por factores externos para este tipo de modelos sencillos. Ya sea con competencia o depredación por una tercera especie (Heithaus [36]), introduciendo recursos limitados, competencia por éstos y recursos inhibidores (Meyer *et al.* [60]). Para el caso de este modelo, la estabilidad es alcanzada por la introducción de capacidades de carga dependientes de las poblaciones mutualistas que son dependientes a la abundancia que muestren las especies involucradas en la interacción.

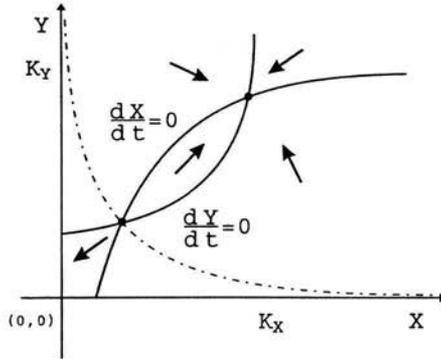


Figura 2.19: Campo vectorial del sistema (2.27) cuando  $C_x$  y  $C_y$  son negativas.

Cabe resaltar que dependiendo de la región de parámetros, el modelo (2.27) describirá a uno del tipo facultativo. Este tipo de modelos, como veremos en la siguiente sección, posee comportamientos mucho más estables, es decir, las especies en ausencia de alguna de las dos, lograrán *subsistir*. Por lo que su estudio deberá ser conducido por la vías de la interpretación biológica, principalmente porque son aplicables a un tipo determinado interacción.

## 2.4. Modelos mutualistas facultativos

Los modelos mutualistas facultativos son más estables que los vistos en la sección anterior, debido en gran medida, a que los miembros interactuantes logran sobrevivir y reproducirse sin la necesidad de relacionarse de forma permanentemente en una asociación. Por tal motivo, los modelos que se enfocan al estudio de las interacciones facultativas, incorporan artificios matemáticos para poder describirlas. De entre los que destacan, se encuentra el considerar el impacto de la asociación mutualista en los individuos como una función, de entre varias cosas, de la *densidad receptora*<sup>3</sup>. En algunos sistemas mutualistas, el beneficio se incrementa con el aumento de esta densidad (Beattie [9]; Platt [63]; Silander [66]), mientras que en otros, decrece (Addicott [1]; Antonovics y Levin [7]; Gilbert [24]).

<sup>3</sup>Término utilizado por Wolin y Lawlor [79] para referirse a la densidad poblacional de la especie que recibe el beneficio directo por la asociación mutualista.

Para formulaciones generales de los sistemas mutualistas del tipo facultativo, se consideran sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias de la forma:

$$\dot{N}_i = N_i f_i(N_1, N_2) \quad \text{con } i = 1, 2$$

donde las funciones  $f_i$  han de ser tales que

$$\frac{\partial f_i}{\partial N_j} \geq 0; \quad i \neq j$$

para todo  $(N_1, N_2)$  en la región del plano con interpretación ecológica. Para los mutualismos de este tipo, cuando existe un único punto de equilibrio factible en el primer cuadrante, éste siempre será globalmente estable (Albrecht [6], Freedman [20], Goh 1979 [28]). Estas condiciones se mantienen para las ecuaciones de mutualismo facultativo propuestas por Addicott (véase [2]), Gause y Witt (véase [23]), Goh (véase [28]), May (véase [59]), Travis y Post (véase [72]), Vandermeer y Boucher (véase [73]).

Con el fin de agrupar resultados, tomaremos solamente tres modelos facultativos de los propuestos y representativos de cada uno de los tipos de densidad independiente, alta densidad mutualista y baja densidad mutualista, clasificados así por Wolin y Lawlor (véase [80]).

### 2.4.1. Modelo independiente de la densidad

Como punto inicial en el plantamiento de este modelo, se supondrá que para dos especies, sus tasas *per capita* de nacimientos, así como de muertes, las cuales estarán representadas por  $\zeta$  y  $\sigma$ , respectivamente y serán funciones lineales de las densidades cuando ambas no se encuentren en interacción. En estas funciones, la tasa *per capita* de los nacimientos se incrementará como resultado de la relación mutualista; mientras que la tasa de muertes permanece sin alteración del mutualismo. Es decir, ambas tasas se escriben como:

$$\begin{aligned} \zeta &= b_0 - bN_1 + a_{12}N_2 \\ \sigma &= d_0 + dN_1, \end{aligned}$$

donde  $b_0$  y  $d_0$ , denotan respectivamente las tasas de nacimientos y muertes para una densidad inicial de cero,  $d$  y  $b$  son respectivamente las tasas *per capita* de

nacimientos y muertes dependientes de las densidades a factores regulatorios ambientales. Finalmente,  $a_{12}$  es el efecto *per capita* de la población  $N_1$  sobre la  $N_2$ .

Así, el cambio instantáneo *per capita* de la densidad poblacional de una de las especies, se escribe así

$$\dot{N}_1/N_1 = b_0 - bN_1 + a_{12}N_2 - (d_0 + dN_1)$$

Haciendo  $r_1 = (b_0 - d_0)$  y  $(b + d) = a_{11}$ , la ecuación anterior se escribe como

$$\dot{N}_1/N_1 = r_1 + a_{12}N_2 - a_{11}N_1.$$

Por tanto, el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que describe la interacción mutualista es

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (r_1 + a_{12}N_2 - a_{11}N_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (r_2 + a_{21}N_1 - a_{22}N_2)N_2. \end{aligned} \quad (2.28)$$

Para determinar algunas propiedades cualitativas de este sistema, se hace un análisis de los puntos de equilibrio. Éstos se obtienen mediante el mismo método que se ha usado a lo largo de este capítulo. Así, los equilibrios resultantes son:  $(0, 0)$ ,  $(\frac{r_1}{a_{11}}, 0)$ ,  $(0, \frac{r_2}{a_{22}})$  y

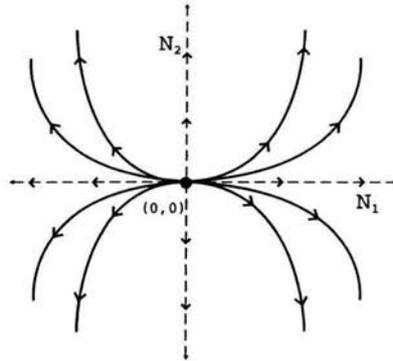
$$(N_1^*, N_2^*) = \left( \frac{a_{22}r_1 + a_{12}r_2}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}, \frac{a_{21}r_1 + a_{11}r_2}{a_{11}a_{22}} - a_{12}a_{21} \right).$$

Éste último sólo con interpretación ecológica cuando  $N_1^*, N_2^* \geq 0$ , en tal caso  $\frac{a_{22}}{a_{21}} > \frac{a_{12}}{a_{11}}$ .

Continuemos el análisis local obteniendo la matriz de Jacobi del sistema (2.28) evaluada en el primer equilibrio, el  $(0, 0)$ . La matriz resultante es

$$A = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix},$$

la cual tiene por valores propios a  $r_1$  y  $r_2$ , ambos reales y con signo positivo. Lo que conduce a que este equilibrio es un nodo inestable. Como se ilustra en la figura (2.20).

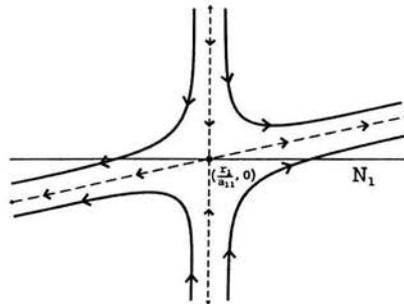


**Figura 2.20:** Retrato fase del sistema (2.28) linealizado en una vecindad del equilibrio  $(0,0)$ .

Para obtener el retrato fase alrededor del equilibrio  $(\frac{r_1}{a_{11}}, 0)$ , una vez más, evaluamos la matriz de Jacobi en este punto. Para tener

$$A = \begin{pmatrix} -r_1 & \frac{a_{12}r_1}{a_{11}} \\ 0 & \frac{a_{21}r_1}{a_{11}} + r_2 \end{pmatrix},$$

cuyos valores propios son:  $-r_1$  y  $\frac{a_{21}r_1}{a_{11}} + r_2$ , ambos reales y con signo contrario. Por lo que este equilibrio es del tipo silla. Además, los vectores propios asociados a éstos están dados por:  $(1, 0)$  y  $(-\frac{a_{12}r_1}{r_1(a_{11}+a_{21})}, 1)$ . Así, el retrato fase local del sistema (2.28) queda ilustrado en la figura (2.21).

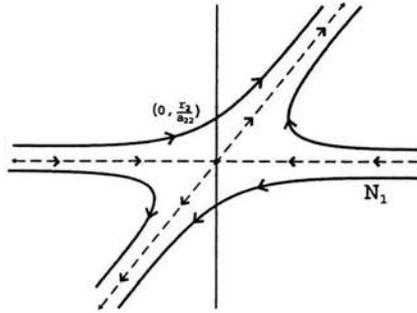


**Figura 2.21:** Retrato fase del sistema (2.28) linealizado en una vecindad del equilibrio  $(\frac{r_1}{a_{11}}, 0)$ .

Al igual que en el caso anterior, para esbozar el retrato fase local en el equilibrio  $(0, \frac{r_2}{a_{22}})$ , evaluamos la matriz de Jacobi en el punto en cuestión, obteniéndose

$$A = \begin{pmatrix} \frac{a_{12}r_2}{a_{22}} + r_1 & 0 \\ \frac{a_{12}r_2}{a_{22}} & -r_2 \end{pmatrix},$$

que posee los valores propios  $\lambda_1 = -r_2$  y  $\lambda_2 = \frac{a_{12}r_2}{a_{22}} + r_1$ , ambos reales y con signo contrario. Por tanto, este equilibrio es un tipo silla (véase la figura 2.22). Los vectores propios asociados a los valores propios son:  $(0, 1)$  y  $(\frac{a_{22}r_1 + a_{12}r_2 + a_{22}r_2}{a_{21}r_2}, 1)$ , respectivamente.



**Figura 2.22:** Retrato fase del sistema (2.28) linealizado en una vecindad del equilibrio  $(0, \frac{r_2}{a_{22}})$ .

De forma análoga, evaluamos la matriz de Jacobi asociada al sistema (2.28) en  $(N_1^*, N_2^*)$ , para después obtener los valores propios de ésta. Éstos son:

$$\begin{aligned} \lambda_1, \lambda_2 = & \frac{1}{2(a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22})} \left[ a_{21}a_{22}r_1 + a_{11}(a_{12}r_2 + a_{22}(r_1 + r_2)) \right. \\ & \pm 4 \left[ (a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22})(a_{21}r_1 + a_{11}r_2)(a_{22}r_1 + a_{12}r_2) \right. \\ & \left. \left. + ((a_{11} + a_{21})a_{22}r_1 + a_{11}(a_{12} + a_{22})r_2)^2 \right]^{1/2} \right]. \end{aligned}$$

Debido a que se ha supuesto  $\frac{a_{22}}{a_{21}} > \frac{a_{12}}{a_{11}}$ , la estabilidad de este equilibrio es del tipo nodo estable localmente.

La característica de estabilidad global de este equilibrio puede ser probada haciendo  $u$  y  $v$ , tales que

$$\begin{aligned}u(t) &= \ln N_1(t) \\v(t) &= \ln N_2(t).\end{aligned}$$

Derivando con respecto a  $t$  ambos lados de cada una de estas igualdades, tenemos

$$\dot{u} = \frac{\dot{N}_1}{N_1} \quad \text{y} \quad \dot{v} = \frac{\dot{N}_2}{N_2}$$

Haciendo las sustituciones pertinentes, el sistema (2.28) se reescribe como

$$\begin{aligned}\dot{u} &= r_1 + a_{12}e^v - a_{11}e^u \equiv F_1 \\ \dot{v} &= r_2 + a_{21}e^u - a_{22}e^v \equiv F_2\end{aligned}\tag{2.29}$$

Además para  $\vec{F} = (F_1, F_2)$ , tenemos que la divergencia es

$$\operatorname{div} \vec{F} = -(a_{11}e^u + a_{22}e^v).$$

Por lo que, para toda  $u$  y  $v$  ocurre que  $\operatorname{div} \vec{F} < 0$ , siempre que  $a_{11}$  y  $a_{22}$  sean positivos. Luego, si tal es el caso, el sistema (2.29), por el *Criterio Negativo de Bendixon* (véase [47]), no tiene trayectorias cerradas en el plano  $uv$ . Consecuentemente, ya que la transformación introducida manda trayectorias cerradas en trayectorias cerradas, se asegura que tampoco el sistema original las tiene.

De hecho, usando un resultado debido a Goh (véase [28]), se concluye que es globalmente estable. Véase la sección 2.5. Por lo tanto, la dinámica global del sistema es como la que se muestra en la figura (2.23).

Como hemos visto del análisis, la estabilidad de este modelo dependerá de las magnitudes relativas de densidad y del beneficio mutuo,  $a_{11}$  y  $a_{22}$  (May [59]; Travis y Post [72]; Wolin and Lawlor [79]). A diferencia de los modelos mutualistas obligados, este sistema se comportará de forma estable como si fuera uno en donde las parejas no interactúan entre sí, tal y como se describe en un modelo logístico. Es decir, ambas poblaciones no verán afectadas las capacidades reproductivas por la ausencia de su contraparte mutualista. Las especies serán persistentes en su medio (Addicott [2], May [59], Wolin y Lawlor [79]). Como observación general, este modelo es matemáticamente equivalente al propuesto por Gause y Witt (véase [23]), Vandermeer y Boucher (véase [73]) y al de Addicott (véase [2]).

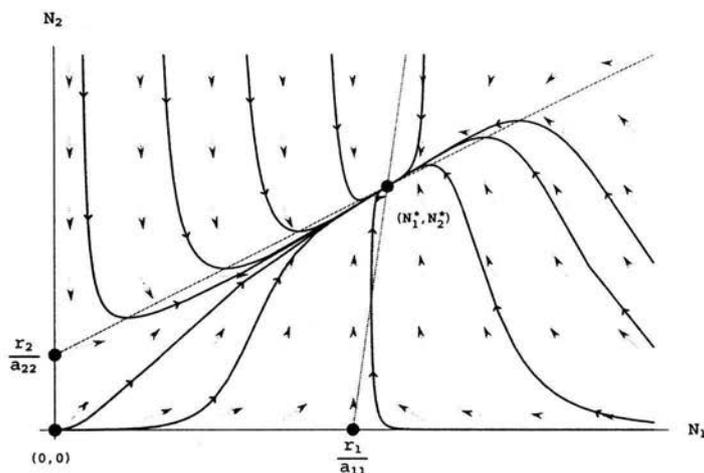


Figura 2.23: Retrato fase del sistema (2.28).

### 2.4.2. Modelo facultativo a alta densidad mutualista

De manera alternativa al modelo (2.28), si el efecto benéfico de la relación mutualista actúa de tal manera que reducen las densidades dependientes en altas cantidades de densidad poblacional o cuando simplemente la población en cuestión posee altas densidades poblacionales; el siguiente modelo puede usarse para describir la fenomenología de esta relación interespecífica.

Para iniciar el planteamiento del sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, se supondrá que solamente la tasa de nacimientos se verá afectada por el mutualismo. Ésta, al igual que la tasa de mortandad, estarán descritas respectivamente por

$$\begin{aligned}\zeta &= b_0 - \frac{bN_1}{1 + a_{12}N_2} \\ \sigma &= d_0 + dN_1,\end{aligned}$$

donde  $b_0$  y  $d_0$  representan respectivamente, la tasa de nacimientos y mortandad para una densidad inicial de cero.  $d$  y  $b$  son respectivamente las tasas *per capita* de nacimientos y muertes de las densidades dependientes a factores regulatorios ambientales. Finalmente,  $a_{12}$  es efecto *per capita* de la población  $N_1$  sobre la  $N_2$ .

Por lo tanto, el cambio con respecto al tiempo de la densidad poblacional de una de las especies será:

$$\dot{N}_1/N_1 = b_0 - \frac{bN_1}{1 + a_{12}N_2} - (d_0 + dN_1).$$

Renombrando términos y haciendo  $r_1 = (b_0 - d_0)$ , la ecuación anterior se escribe como

$$\dot{N}_1/N_1 = r_1 - \frac{b_1N_1}{1 + a_{12}N_2} - d_1N_1.$$

Para la otra especie se tiene una ecuación análoga, por lo que el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que describe la dinámica es:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left( r_1 - \frac{b_1N_1}{1 + a_{12}N_2} - d_1N_1 \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left( r_2 - \frac{b_2N_2}{1 + a_{21}N_1} - d_2N_2 \right). \end{aligned} \quad (2.30)$$

Algunas de las propiedades de estabilidad de este sistema de ecuaciones pueden ser esbozadas haciendo un análisis de los puntos de equilibrio. Empecemos éste calculando las intersecciones de las ceroclinas del sistema. Por abreviar, sólo mostraremos los puntos resultantes, éstos son:  $(0, 0)$ ,  $(0, \frac{r_2}{b_2+d_2})$ ,  $(\frac{r_1}{b_1+d_1}, 0)$ ,  $(\check{N}_1, \check{N}_2)$  y  $(-\check{N}_1, -\check{N}_2)$ . Los dos últimos los expresamos usando una notación compacta debido a la extensión de sus términos que los definen.

Empecemos con el  $(0, 0)$ . La matriz de Jacobi asociada al sistema (2.30) evaluada en este equilibrio es

$$A = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}.$$

Ésta tiene por valores propios a  $r_1$  y  $r_2$ , ambos reales y con signo positivo. Luego, este equilibrio es un nodo inestable.

Continuemos el análisis evaluando la matriz de Jacobi en  $(0, \frac{r_2}{b_2+d_2})$  y  $(\frac{r_1}{b_1+d_1}, 0)$  y así obtener sus valores propios. Éstos son:  $r_1$  y  $-r_2$ , para el primer equilibrio y  $-r_1$ ,  $r_2$ , para el restante. Todo esto conduce a que ambos puntos son puntos silla.

La matriz de Jacobi en el equilibrio  $(\tilde{N}_1, \tilde{N}_2)$  es

$$\begin{pmatrix} -2d_1\tilde{N}_1 - \frac{2b_1\tilde{N}_1}{1+a_{12}\tilde{N}_2} + r_1 & \frac{a_{12}b_1\tilde{N}_1^2}{(1+a_{12}\tilde{N}_2)^2} \\ \frac{a_{21}b_2\tilde{N}_2^2}{(1+a_{21}\tilde{N}_1)^2} & -2d_2\tilde{N}_2 - \frac{2b_2\tilde{N}_2}{1+a_{21}\tilde{N}_1} + r_2 \end{pmatrix}. \tag{2.31}$$

Ésta tiene por valores propios a:

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-A_{11} - A_{22} \pm \sqrt{(A_{22} + A_{11})^2 - 4(A_{21}A_{12} - A_{11}A_{22})}}{2},$$

ambos reales y negativos cuando  $(A_{22} + A_{11})^2 > 4(A_{21}A_{12} - A_{11}A_{22})$  y  $2d_i\tilde{N}_i + \frac{2b_i\tilde{N}_i}{1+a_{ij}\tilde{N}_j} > r_i$ . Por lo que concluimos que este equilibrio es un nodo estable localmente. Además es globalmente estable. Esto lo asegura un resultado de Goh, (véase [28])<sup>4</sup>. Por consiguiente, el retrato fase global del sistema (2.30) es como el que se muestra en la figura (2.24).

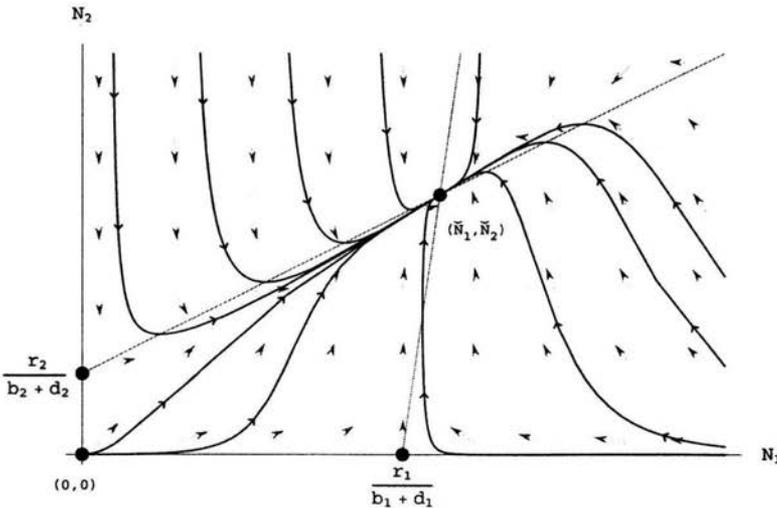


Figura 2.24: Retrato fase global del sistema (2.30).

<sup>4</sup>El resultado sobre el que se basa esta conclusión, se prueba en la sección 2.5

Debido a que los cálculos del análisis local son similares, sólo mencionamos que el equilibrio  $(-\tilde{N}_1, -\tilde{N}_2)$  es un punto silla. Esto es porque al evaluar la matriz (2.31) en éste, obtenemos valores propios de signo contrario.

El análisis de estabilidad de los puntos de equilibrio muestra que este tipo de modelos, los de alta concentración de densidades mutualistas, serán menos estables que uno en donde las especies no presentan interacción alguna, como en el modelo logístico. Por lo que, éste dependerá de las magnitudes iniciales de sus densidades poblacionales (Addicott [2], May [59], Wolin y Lawlor [80]). Además, por las mismas razones expuestas en el modelo anterior, las especies de éste, presentarán persistencia.

### 2.4.3. Modelo facultativo a baja densidad mutualista

Para el caso en el que el beneficio mutuo decrezca de forma lineal mientras que se mejoren las tasas de nacimientos, ambas en densidades poblacionales bajas. Consideraremos, para este modelo, que la tasa de nacimientos es

$$\varsigma = (b_0 + mN_2) - (b + uN_2)N_1.$$

De igual manera para la tasa de muertes, para ésta tenemos

$$\sigma = d_0 + dN_1$$

Sumando ambas tasas y sustituyendo  $r = (b_0 + d_0)$ , el cambio *per capita* en la densidad poblacional se escribe como

$$\dot{N}_1/N_1 = r + mN_2 - (b + uN_2)N_1$$

Observamos que si  $u$  se aproxima a cero, describirá uno de densidad independiente (como el 2.28). Con el fin de garantizar que el mutualismo actúe a densidades bajas, consideraremos  $u = m/K$ .

Sustituyendo en la igualdad anterior el valor de  $u$  y el de  $(b + d) = r/K$ , obtenemos

$$\dot{N}_1/N_1 = (r + mN_2)(1 - N_1/K).$$

Por lo que el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que describe una interacción interespecífica de este tipo, se escribe como

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (r_1 + a_{12}N_2) (1 - N_1/K_1) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 (r_2 + a_{21}N_1) (1 - N_2/K_2). \end{aligned} \quad (2.32)$$

Como parte fundamental del análisis local de estabilidad, se necesita determinar los puntos de equilibrio del sistema (2.32). Éstos se obtienen de la intersección de las cero-clinas,

$$\begin{aligned} N_1(r_1 + a_{12}N_2)(1 - N_1/K_1) &= 0 & \text{y} \\ N_2(r_2 + a_{21}N_1)(1 - N_2/K_2) &= 0. \end{aligned}$$

Los puntos resultantes son:  $(0, 0)$ ,  $(0, K_2)$ ,  $(K_1, 0)$ ,  $(K_1, K_2)$  y  $(-\frac{r_2}{a_{21}}, -\frac{r_1}{a_{12}})$ . Para encontrar el carácter de estabilidad de cada uno, se calculará la matriz de Jacobi del sistema (2.32) evaluada en cada equilibrio. Como primer paso, calcularemos la matriz de Jacobi del sistema (2.32) evaluada en el origen. La matriz resultante es

$$A = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix}.$$

Dado que  $A$  es una matriz diagonal, los valores propios son  $r_1$  y  $r_2$ . Por tanto, el origen es nodo inestable.

Para el equilibrio  $(0, K_2)$ , tenemos por matriz de Jacobi a

$$A = \begin{pmatrix} a_{12}K_2 + r_1 & 0 \\ 0 & -r_2 \end{pmatrix}.$$

Ésta tiene por valores propios a  $a_{12}K_2 + r_1$  y  $-r_2$ , ambos reales y de signo contrario. Por lo que se concluye que este equilibrio es un punto silla.

De igual manera para el equilibrio  $(K_1, 0)$ , evaluando la matriz de Jacobi en éste obtenemos la matriz

$$A = \begin{pmatrix} -r_1 & 0 \\ 0 & a_{21}K_1 + r_2 \end{pmatrix},$$

la cual tiene por valores propios a  $-r_1$  y  $a_{21}K_1 + r_2$ , ambos reales y de signo contrario. Por consiguiente este equilibrio también es un punto silla.

El equilibrio  $(K_1, K_2)$  es un nodo estable localmente, dado que obtenemos de la matriz de Jacobi,

$$\begin{pmatrix} -a_{12}K_2 - r_1 & 0 \\ 0 & -a_{21}K_1 - r_2 \end{pmatrix},$$

valores propios,  $-a_{12}K_2 - r_1$  y  $-a_{21}K_1 - r_2$ , reales y con signo negativo. Además aplicando el resultado de la sección 2.5, también es nodo estable globalmente. Por

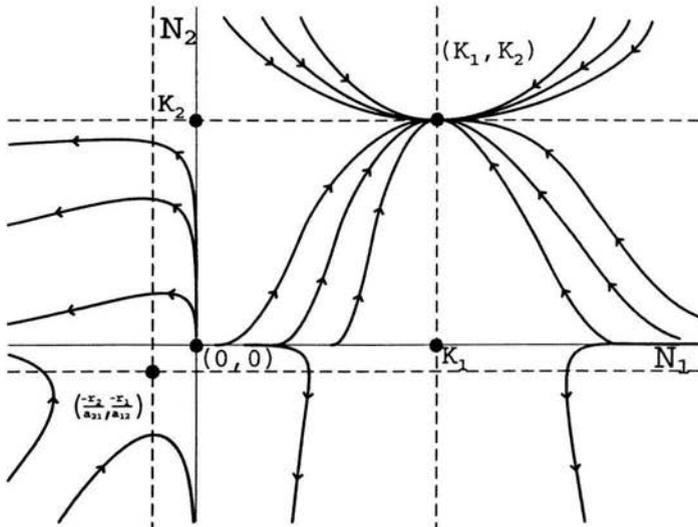


Figura 2.25: Retrato fase global del sistema (2.32).

lo que el retrato fase queda descrito como el de la figura (2.25).

Finalmente el punto  $(-\frac{r_2}{a_{21}}, -\frac{r_1}{a_{12}})$ , por encontrarse en el tercer cuadrante, carece de interpretación ecológica. Sólo por completéz, hacemos el análisis local resultando que tal punto es un punto silla del sistema (2.32).

Al igual que el modelo anterior, el (2.30), de este modelo se puede concluir que las especies pueden ser persistentes. Primordialmente, porque este tipo de sistema de ecuaciones diferenciales se comportan de forma estable, como ya ha sido explicado en su momento. Por otro lado, una propiedad que posee este modelo y que no poseen anteriores es que, a densidades poblaciones por arriba de las capacidades de carga ( $K_1$  y  $K_2$ ), la tasa de nacimientos es más baja que la que se presenta cuando no hay interacción entre especies. Lo que provoca, en este caso particular, que exista un fenómeno de densidad dependiente, ejemplificado por el modelo (2.27). Por consiguiente, la especie con una densidad receptora baja, comparativamente a la otra especie, se comportará como un competidor o un parásito si su densidad se comporta como hemos explicado en las líneas anteriores. (Addicott [2], May [59],

Wolin y Lawlor [79] y [80]). Como nota especial, este modelo es matemáticamente equivalente al propuesto por Addicott (véase [2]), haciendo  $mK/r = \alpha$ .

Una vez establecidas las diferencias que poseen los modelos mutualistas facultativos y obligatorios, nos encontramos en momento apropiado para presentar las coincidencias que éstos poseen. Éstas se condensan en criterios para determinar cuando un modelo, del tipo Lotka-Volterra para mutualismo, posee un equilibrio globalmente estable en el primer cuadrante del plano cartesiano, (Goh [28]). Dichos resultados, se expondrán en la sección que sigue.

## 2.5. Estabilidad global en los modelos mutualistas

Como se ha probado a lo largo de este capítulo, los modelos mutualistas basados en las ecuaciones de Lotka-Volterra, poseen ciertas coincidencias en cuanto a resultados de estabilidad global. En realidad, la estabilidad global del punto de equilibrio en el primer cuadrante, también la tienen sistemas más generales que describen una interacción del tipo mutualista. Esto es lo que presentamos en esta sección, a lo largo de la cual seguimos muy de cerca el trabajo de B. S Goh (véase [28]).

Para llevar a cabo dicha generalización, haremos algunas suposiciones globales. Primeramente, consideremos la definición de las relaciones mutualista para luego proponer a

$$\dot{N}_i = N_i F_i(N_1, N_2, \dots, N_m), \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, m, \quad (2.33)$$

como el modelo general que las describe. En éste,  $N_i(t)$  representa la densidad poblacional para la  $i$ -ésima especie.

Supongamos que el sistema (2.33) posee un equilibrio en  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2, \dots, \bar{N}_m)$ , que por convención lo denotamos por  $\bar{N}$ . A su vez, si éste se encuentra en el primer cuadrante,  $\bar{N}_i > 0$  para  $i = 1, 2, \dots, m$ , y, desde luego, satisface

$$F_i(\bar{N}_1, \bar{N}_2, \dots, \bar{N}_m) = 0, \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, m,$$

se le llamará *equilibrio factible* o *punto factible*.

Asimismo, supondremos que las especies presentan una asociación del tipo mutualista, es decir, las tasas *per capita*  $F_i$  son tales que

$$\frac{\partial F_i}{\partial N_j}(N_1, N_2, \dots, N_m) \geq 0, \quad \text{para cualesquiera } i \neq j.$$

Finalmente, para cualquier conjunto de funciones  $F_i(N)$  donde,  $i = 1, 2, \dots, m$ , si sus derivadas parciales  $\partial F_i / \partial N_j$  son continuas en una vecindad de  $\bar{N}$ , el sistema (2.33) puede aproximarse en dicha vecindad de  $\bar{N}$ , por las ecuaciones de Lotka-Volterra,

$$\begin{aligned} \dot{N}_i &= N_i \sum_{j=1}^m \frac{\partial F_i(\bar{N})}{\partial N_j} (N_j - \bar{N}_j) \\ &= N_i \sum_{j=1}^m a_{ij} (N_j - \bar{N}_j), \end{aligned} \quad (2.34)$$

donde  $a_{ij} = \frac{\partial F_i(\bar{N})}{\partial N_j}$ .

A continuación presentamos los resultados sobre estabilidad global del equilibrio factible del sistema (2.33), éstos los resumimos en teoremas. Así, introduzcamos el primero.

**Teorema 2.5.1** *El sistema (2.33) es globalmente estable en  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m\}$ , si existen constantes positivas  $c_1, c_2, \dots, c_m$  tal que*

$$\sum_{j=1}^m c_j (N_j - \bar{N}_j) F_i(N_1, N_2, \dots, N_m)$$

*es negativa en la región  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m; N \neq \bar{N}\}$ .*

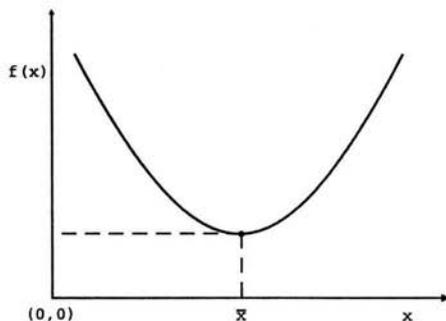
**Demostración.** El teorema se prueba usando el Método de Lyapunov<sup>5</sup>. Para esto, probaremos que si existen  $c_1, c_2, \dots, c_m$ , constantes positivas, la función

$$V(N) = \sum_{i=1}^m c_i \left[ N_i - \bar{N}_i - \bar{N}_i \ln \left( \frac{N_i}{\bar{N}_i} \right) \right] \quad (2.35)$$

es de Lyapunov para el sistema (2.33) y para el equilibrio  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2, \dots, \bar{N}_m)$ .

---

<sup>5</sup>Véase el apéndice C.



**Figura 2.26:** El aspecto cualitativo de  $f(x)$

A continuación mostraremos que esta función tiene un único mínimo global en el equilibrio no trivial  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2, \dots, \bar{N}_m)$ .

Primeramente, para  $x > 0$  consideremos la función

$$f(x) = x - \bar{x} - \bar{x} \ln(x/\bar{x}),$$

donde  $\bar{x} > 0$ . Esta función está definida para todo  $x > 0$  y su derivada es

$$f'(x) = 1 - \frac{\bar{x}}{x}.$$

Cuando  $0 < x < \bar{x}$ ,  $f'(x)$  es negativa y si  $x > \bar{x}$ ,  $f'(x)$  es positiva. Por lo tanto,  $f(x)$  tiene un único mínimo global en  $\bar{x}$ . El aspecto cualitativo de  $f$  es el que se ilustra en la figura (2.26).

Sea  $c_i > 0$  para  $i = 1, 2, \dots, m$ . La función definida en (2.35), se descompone como la suma de  $m$  funciones, cada una de las cuales depende sólo de  $N_i$ . Más aun, cada sumando tiene las mismas propiedades cualitativas que la función  $f$ , considerada en líneas atrás. Por este argumento, se concluye que la función (2.35) alcanza su mínimo global en el punto de equilibrio  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2, \dots, \bar{N}_m)$  y es positiva para  $(N_1, N_2, \dots, N_m)$  diferente al equilibrio.

La estabilidad de este equilibrio estará íntimamente relacionada con la existencia de la matriz  $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_m)$ , tal que  $CA + A^T C$  es definida negativa, donde  $A = \{a_{ij}\}$ . Por tal razón, nos apegaremos al hecho de que existe cuando  $c_1$ ,

$c_2, \dots, c_m$  son positivos, una hipótesis de este teorema.

Continuemos la demostración calculando la derivada (2.35) a lo largo de las soluciones del sistema (2.33). Ésta es

$$\begin{aligned}\dot{V} &= \sum_{i=1}^m c_i(N_i - \bar{N}_i) \left( \frac{\dot{N}_i}{N_i} \right) \\ &= \sum_{i=1}^m c_i(N_i - \bar{N}_i) F_i(N_1, N_2, \dots, N_m).\end{aligned}\quad (2.36)$$

Claramente  $\dot{V}$  es definida negativa cuando se satisfacen las condiciones de este teorema. Por lo que el equilibrio factible del sistema (2.33) es globalmente estable en la región  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m\}$ . ■

Existe un inconveniente al tratar de usar directamente el Teorema 2.5.1. Éste es, el verificar que existen constantes  $c_1, c_2, \dots, c_m$  positivas, tal que la función  $\dot{V}(N)$  sea negativa definida en la región factible  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m\}$ . Un camino para escoger constantes positivas es seleccionarlas de manera que el sistema (2.34), el cual aproxima en una vecindad de  $\bar{N}$  a (2.33), sea globalmente estable. No obstante, si no se encuentran dichas constantes, el siguiente corolario puede ser una herramienta para determinar la estabilidad en una región finita.

**Corolario 2.5.2** *Sea  $V(N)$ , para  $N = (N_1, N_2, \dots, N_m)$ , una función como en (2.35). Si  $\mu$  es una constante positiva y  $\dot{V}(N)$  es negativa en el conjunto*

$$W = \{N | V(N) \leq \mu, N \neq \bar{N}\},$$

*entonces  $W$  es un región finita de atracción del equilibrio  $\bar{N}$ .*

El siguiente teorema proporciona una manera conveniente para establecer si  $\dot{V}(N)$  es negativa en la región factible, menos el equilibrio  $\bar{N}$ . Este resultado es el que presentamos a continuación.

**Teorema 2.5.3** *El sistema (2.33) es globalmente estable en la región factible, si el equilibrio  $\bar{N}$  se halla en ésta y existen  $c_1, c_2, \dots, c_m$ , tales que la matriz*

$$\left( c_i \frac{\partial F_i}{\partial N_j} + c_j \frac{\partial F_j}{\partial N_i} \right)$$

*es negativa definida para todo punto en la región  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m\}$ .*

**Demostración.** Aplicando el teorema de Taylor a las funciones  $F_i$  que aparecen en (2.36) y quedándose hasta el término de primer orden, obtenemos

$$\dot{V} = \sum_{i=1}^m c_i (N_i - \bar{N}_i) \frac{\partial F_i}{\partial N_j} (N_i - \bar{N}_i). \quad (2.37)$$

Para un valor dado de  $i$ , el vector  $\frac{\partial F_i}{\partial N_j}$  es calculado en  $\bar{N} + \theta_i(N - \bar{N})$ ,  $0 < \theta_i < 1$ .  $\bar{N} + \theta_i(N - \bar{N})$  es un punto en el segmento de recta que une a los puntos  $N$  y  $\bar{N}$ . En notación matricial, la igualdad (2.37) se escribe como

$$\dot{V} = \frac{1}{2}(N - \bar{N})^T \left( \frac{c_i \partial F_i}{\partial N_j} + \frac{c_j \partial F_i}{\partial N_j} \right) (N - \bar{N}). \quad (2.38)$$

Si la matriz

$$\left( \frac{c_i \partial F_i}{\partial N_j} + \frac{c_j \partial F_i}{\partial N_j} \right)$$

es negativa definida en todo punto factible, la derivada (2.38) es negativa definida. Esto completa la demostración del teorema. ■

El siguiente corolario es una consecuencia del Teorema 2.5.3

**Corolario 2.5.4** Sean  $c_1 = c_2 = \dots = c_m = 1$ . El sistema (2.33) es globalmente estable, si el equilibrio  $\bar{N}$  se encuentra en la región factible y  $\left( \frac{\partial F_i}{\partial N_j} + \frac{\partial F_j}{\partial N_i} \right)$  es negativa definida en todo punto factible.

Bajo la misma línea, el siguiente teorema proporciona criterios para determinar cuando un sistema como el (2.33), que tiene un equilibrio en la región de interés —punto factible—, es globalmente estable. El siguiente teorema resulta ser menos general que el Teorema 2.5.1, ya que se piden condiciones sobre una vecindad de  $\bar{N}$ . Éste se muestra a continuación.

**Teorema 2.5.5** Supóngase que para  $E$ , una matriz constante de  $m \times m$ , se satisface

$$\frac{\partial F_i}{\partial N_i} \leq E_{ii} < 0, \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, m \text{ y}$$

$$E_{ij} \geq \frac{\partial F_i}{\partial N_j} \geq 0 \quad \text{para } i \neq j.$$

Si el sistema (2.33) tiene un punto de equilibrio factible en  $\bar{N}$  y todos los menores principales de la matriz  $-E$  son positivos, entonces (2.33) será estable en la región  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m\}$ .

**Demostración.** Consideremos el sistema mutualista

$$\dot{N}_i = N_i F_i(N_{1,1}, N_2, \dots, N_m), \quad i = 1, 2, \dots, m, \quad (2.39)$$

para  $m$  especies con un equilibrio factible en

$$\bar{N} = (\bar{N}_1, \bar{N}_2, \dots, \bar{N}_m).$$

Asimismo, en una vecindad de este equilibrio, el sistema (2.39) se aproxima por

$$\dot{N}_i = N_i \sum_{i=1}^m \frac{\partial F_i}{\partial N_i} (N_i - \bar{N}_i), \quad i = 1, 2, \dots, m. \quad (2.40)$$

donde

$$\frac{\partial F_i(N)}{\partial N_i} \leq E_{ii} < 0, \quad i = 1, 2, \dots, m \quad \text{y} \quad (2.41)$$

$$E_{ij} \geq \frac{\partial F_i(N)}{\partial N_j} \geq 0 \quad \text{si } i \neq j, \quad (2.42)$$

para toda  $N$  en  $\{N | N_i > 0, i = 1, 2, \dots, m\}$  y con  $E = (E_{ij})$ , una matriz constante.

La demostración la haremos usando la función

$$V(N) = \sum_{i=1}^m c_i \left[ N_i - \bar{N}_i - \bar{N}_i \ln \left( \frac{N_i}{\bar{N}_i} \right) \right], \quad (2.43)$$

que sabemos que es positiva definida en la región factible. Sólo queda verificar que su derivada temporal a lo largo de las soluciones de (2.39) es negativa definida. Veamos

$$\dot{V}(t) = \sum_{i=1}^m c_i \frac{(N_i - \bar{N}_i) \partial F_i(\bar{N} + \theta_i(N - \bar{N}))}{\partial N_j}, \quad (2.44)$$

para  $0 < \theta_i < 1$ .

De las condiciones (2.41), (2.42) y (2.44), se implica

$$\dot{V}(N) \leq \sum_{i=1}^m c_i E_{ii} (N_i - \bar{N}_i)^2 + \sum_{i \neq j}^m c_i E_{ij} |N_i - \bar{N}_i| |N_j - \bar{N}_j|. \quad (2.45)$$

Haciendo  $p_i = |N_i - \bar{N}_i|$ ,  $p = (p_i)$  y  $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_m)$  con  $c_i > 0$  e  $i = 1, 2, \dots, m$ , se sigue de (2.45) que

$$\dot{V}(N) \leq \frac{1}{2} p^T (CE + E^T C) p. \quad (2.46)$$

Conviene aquí introducir la siguiente definición.

**Definición 2.5.6** Una matriz con entradas en la diagonal negativas y en las demás positivas es una *M*-matriz.

De (2.41) y (2.42), la matriz  $E$  es una *M*-matriz. Si los menores principales de  $-E$  son positivos, entonces ésta poseería una matriz diagonal positiva  $C$ , tal que  $CE + E^T C$  es negativa definida. Véase Johnson (1974). Luego, esto implica que  $\dot{V}(N)$  es negativa para toda  $N$ , tal que  $N_i > 0$ ,  $i = 1, 2, \dots, m$  y  $N \neq \bar{N}$ . Por consiguiente, (2.39) es globalmente estable. ■

Nuevamente, este teorema subraya la importancia de los modelos Lotka-Volterra para entender la estabilidad de los modelos poblacionales no lineales. Nótese que el Teorema 2.5.5 es menos general que el Teorema 2.5.1.

El siguiente corolario subraya un caso particular del Teorema 2.5.5, cuando la vecindad, de la que se habla en el Teorema (2.5.5), es una región con radio menor o igual a un número  $\mu'$ .

**Corolario 2.5.7** Supóngase que (2.33) satisface (2.39) y (2.41) en la región

$$W' = \{N | V(N) \leq \mu'\},$$

donde  $\mu'$  es un número positivo. Para cada valor de  $\mu$  de las condiciones (2.39) y (2.41), obtenemos una matriz  $E$ . Sea  $\bar{N}$  el equilibrio un equilibrio factible. El sistema (2.33) es estable si todo menor principal de  $-E$  es positivo.

En comparación con los modelos de competencia o depredación, los mutualistas presentan dinámicas favorables para el análisis matemático en la medida que se entiendan los modelos del tipo Lotka-Volterra. Hecho que resulta de gran ayuda, debido a que si uno piensa en modelos de varias especies, aplicando alguno de los teoremas expuestos en esta sección, su estabilidad global quedará justificada. Sin embargo, estos resultados presentan algunos inconvenientes. Ciertamente, justifican el hecho de que estabilidad local implica estabilidad global, pero solamente si el

sistema estudiado se puede reducir a uno del tipo Lotka-Volterra para mutualismo.

Por otro lado, del análisis realizado, cabe la posibilidad de que existan regiones de parámetros que conduzcan a la estabilidad global de los modelos de Lotka-Volterra para mutualismo entre tres o más especies. Éstas serán pequeñas en comparación con las que se presentan en modelos de competencia o depredación con el mismo número de especies. Ésto presta soporte a la idea de algunos ecólogos que sostienen que las relaciones mutualistas, así como las comensalistas, son relativamente menos comunes en la naturaleza como lo pudieran ser las competitivas o las del tipo presa-depredador. Sin embargo, existe una inconsistencia seria entre lo que pasa en la naturaleza y lo que se muestra en estos resultados matemáticos. Uno de ellos es el hecho de que los ecólogos de campo no han logrado medir la frecuencia en que ocurren cada una de las interacciones en la naturaleza.

Sin lugar a dudas, cada uno de los resultados expuestos en este capítulo, así como los de esta sección, proporcionan una cierta inclinación a cuáles son los factores que afectan la estabilidad de un ecosistema complejo. Es por ello que en el siguiente capítulo, se estudiarán con mayor detalle las interacciones mutualistas entre tres especies, para así establecer conclusiones sobre cómo es la estabilidad en interacciones con cierto grado de complejidad.

## Capítulo 3

# El mutualismo en sistemas ecológicos complejos

### 3.1. Introducción

Uno de los temas centrales dentro del estudio de la dinámica de poblaciones es el estudiar la dinámica que se da como resultado de las relaciones interespecíficas. Las complicadas redes de interacción entre especies, conlleva a modelos matemáticos *no lineales* en los que, además, aparecen muchos parámetros con interpretación ecológica precisa. Al variar éstos, la dinámica asociada es muy rica para los ecólogos teóricos dedicados al estudio de las relaciones mutualistas. Este hecho, los ha llevado a formular modelos matemáticos que, teniendo la no linealidad como una de sus características, describan este tipo de asociaciones. Con esta idea en mente, May (véase [58]) y Boucher (véase [12]) han propuesto modelos no lineales para así alcanzar el realismo deseado. Otra posibilidad de este hecho, es variar el beneficio que obtienen las especies al vincularse (Gilbert [25]). Dichos enfoques, que si bien abren nuevos caminos en el uso de métodos más especializados para su estudio cualitativo, presentan inconvenientes, esto debido en gran medida, a que no se toman en cuenta factores externos, tales como la distribución espacial de las especies involucradas o la consideración de más poblaciones interactuando.

En este capítulo, parcialmente motivados por los trabajos hechos por R. May [59] en cuanto a la extensión realizada al modelo presa-depredador, analizaremos algunos modelos mutualistas para *tres* especies.

Se tiene por sabido en la Teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales ordina-

rias que dinámicas complicadas como comportamientos caóticos o la existencia de atractores extraños, pueden aparecer sólo si el número de ecuaciones diferenciales en el sistema no lineal que se estudia, es mayor o igual a tres. Teniendo esto en mente, nuestra búsqueda no obstante, intentaremos se mantenga lo más sencilla posible.

En las secciones subsecuentes consideraremos los casos en que una tercer especie modifica las relaciones como la depredación o la competencia hacia un beneficio de una presa o de un competidor.

## 3.2. Sistemas depredación-mutualismo

Dada la relación de tipo presa-depredador entre dos especies, hay más de una forma en la que una relación mutualista con una tercera especie puede afectar a aquélla. Por ejemplo, bien puede ocurrir que la relación mutuamente benéfica se dé con la especie presa o con la depredadora o con ambas. En esta revisión solamente analizaremos una, a saber: un mutualista que disuade la depredación de una presa. Probablemente este tipo de interacción entre un depredador, una presa y un mutualista con estas cualidades, sea de las más comunes en la naturaleza. Existen ejemplos como el de las hormigas que impiden el consumo de plantas por parte de herbívoros (Bently [11]) o el de crustáceos que limitan el consumo de corales a estrellas de mar (Glynn [27]), que constatan este hecho.

### 3.2.1. Sistemas depredador-presa-mutualista

En esta sección, se presentará un modelo general para la interacción depredador-presa-mutualista. Así,  $y(t)$  denotará la densidad de los depredadores al tiempo  $t$ ,  $x(t)$  será la correspondiente para la presa mutualista; mientras que  $u(t)$  representará el tamaño poblacional de la especie mutualista que limita la depredación de la presa-mutualista.

El modelo consistirá en un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias definidas por funciones lo suficientemente "suaves" para así garantizar que un problema de condiciones iniciales asociado, tiene una única solución. Así, el modelo que consideramos es

$$\begin{aligned}
 \dot{u} &= u h(u, x) \\
 \dot{x} &= \alpha x g(u, x) - y p(u, x) \\
 \dot{y} &= y(-s + c p(u, x)).
 \end{aligned}
 \tag{3.1}$$

donde la tasa de cambio *per capita* del mutualista  $u$ , está dada por la función  $h(u, x)$ . Para ésta, se supondrá:

- (H1)  $\frac{\partial h(u, x)}{\partial u} < 0$ ,  $\frac{\partial h(u, x)}{\partial x} > 0$ ,  $\forall u, x \geq 0$ ,  $h(0, x) > 0$ ,  $\forall x \geq 0$ . La primera de estas condiciones tiene la siguiente interpretación: la tasa de cambio *per capita* de la especie mutualista, además de ser dependiente de las densidades de  $u$  y  $x$ , decrece al aumentar la densidad de la especie mutualista, es decir, ella misma inhibe su crecimiento; mientras que la segunda de las desigualdades, se interpreta así: un aumento en la densidad poblacional de la especie mutualista presa, favorece su crecimiento poblacional.
- (H2) Existe  $L(x)$  tal que  $h(L(x), x) = 0$  y  $\frac{dL(x)}{dx} \geq 0$ , donde  $L : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ . Esto implica la existencia de una capacidad de carga dependiente de la densidad para la especie mutualista que se incrementa monótonamente con el aumento de la especie presa.

La función  $g(u, x)$  representa la tasa de cambio *per capita* de la población de la presa  $x$  en ausencia del depredador  $y$ . Para ésta, supondremos:

- (G1)  $g(u, 0) > 0$ ,  $\frac{\partial g(u, x)}{\partial x} < 0$ ,  $\forall u, x \geq 0$ . De esta condición se sigue que en ausencia de depredación, la tasa de cambio *per capita* de la población de la presa, es dependiente de la densidad y disminuye cuando la población de éstas se incrementa. Si  $\frac{\partial g(u, x)}{\partial u} > 0$ , entonces aun en ausencia de depredación,  $u$  actúa como mutualista con respecto a  $x$ . Sin embargo, si  $\frac{\partial g(u, x)}{\partial u} < 0$ , entonces existe un costo para  $x$  el asociarse con  $u$ . En el caso de que  $\frac{\partial g(u, x)}{\partial u} = 0$ , la relación entre  $u$  y  $x$  sin depredación es de comensalismo.
- (G2) Existe  $K(u)$  tal que  $g(u, K(u)) = 0$  donde  $K : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$ . Esto implica que existe una capacidad de carga para la presa dependiente de la densidad en ausencia de depredación, es decir, el mutualista se vuelve parte del ambiente de la presa.

Finalmente, la función  $p(u, x)$  que aparece en la tercera ecuación del sistema (3.1), es la función de respuesta del depredador  $y$ . Ésta representa el cambio en el número de presas por depredador por unidad de tiempo como una función del número de presas disponibles. Se supondrá que  $p(u, x)$  posee las siguientes propiedades:

$$(P1) \quad p(u, 0) = 0, \quad \frac{\partial p(u, x)}{\partial u} < 0, \quad \frac{\partial p(u, x)}{\partial x} \geq 0, \quad \forall u, x \geq 0.$$

Además de las condiciones para las funciones  $h$ ,  $g$  y  $p$ , se supondrá que  $\alpha$ ,  $s$  y  $c$  son constantes positivas.

En el primer paso del análisis del modelo (3.1), se probará, bajo las condiciones antes mencionadas, que las soluciones correspondientes a condiciones iniciales del sistema en el primer octante están acotadas. Este es el contenido del siguiente teorema.

**Teorema 3.2.1** *Supóngase que (H1), (H2), (G1), (G2) y (P1) se cumplen. Además, supóngase que*

$$(G3) \quad \frac{\partial g(u, x)}{\partial u} < 0 \text{ o que existe } 0 < \tilde{K} < \infty \text{ tal que } \lim_{u \rightarrow \infty} K(u) = \tilde{K}.$$

*Si  $(u_0, x_0, y_0)$  es una condición inicial en el primer octante del plano cartesiano, entonces la solución del sistema (3.1) correspondiente a  $(u_0, x_0, y_0)$ , está acotada.*

**Demostración.** Primeramente se mostrará que  $x(t)$  está acotada para todo  $t \geq 0$ . Para ello, consideremos

$$\dot{x} = \alpha x g(u, x) - y p(u, x).$$

Para  $u$  fija, tenemos que  $g(u, 0) > 0$ . Entonces por (G2) y  $u$  fija, se obtiene  $g(u, 0) \geq g(u, x)$ , de donde se sigue que

$$\alpha x g(u, x) \leq \alpha x g(u, 0).$$

Por lo que,  $x' \leq \alpha x g(u, 0)$  para toda  $t \geq 0$ .

Ahora, considérese el siguiente problema de valor inicial:

$$\dot{z} = \alpha z g(0, z) \quad \text{con} \quad z(0) = x_0,$$

del cual, dependiendo del comportamiento de  $g(0, z)$ , se puede dar lugar a diferentes situaciones:

- (i) Si  $\frac{\partial g(u,x)}{\partial x} < 0$ , entonces por (G2), existe  $K(u)$  tal que  $g(0, K(u)) = 0$ . Por lo que usando el comportamiento de límite, se obtiene

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \alpha z g(0, K(u(t))) = \lim_{t \rightarrow \infty} \sup x(t) \leq x_0.$$

- (ii) Si  $\frac{\partial g(u,x)}{\partial u} \geq 0$ , entonces por (G2), existe  $K(u)$  tal que  $g(0, K(u)) = 0$ . Usando (G3), se asegura que existe  $0 < \tilde{K} < \infty$  tal que

$$\lim_{u \rightarrow \infty} K(u) = \tilde{K}.$$

Si además  $x_0 < \tilde{K}$ , entonces para  $\epsilon > 0$  con  $t \geq T(\epsilon)$  tenemos que las soluciones del problema alterno

$$\dot{z} = \alpha z g(0, z) \quad \text{con} \quad z(0) = x_0,$$

son tales que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \alpha z g(0, K(u(t))) = \lim_{t \rightarrow \infty} \sup x(t) \leq K(u) + \epsilon \leq \tilde{K} + \epsilon.$$

Por lo tanto, sea  $\bar{x} = \max\{x_0, \tilde{K} + \epsilon\}$  la cota buscada. Por consiguiente,

$$x(t) \leq \bar{x}.$$

Luego, para mostrar que  $u(t)$  está acotada para todo  $t \geq 0$ , considere

$$\dot{u} = u h(u, \bar{x}).$$

Siguiendo un procedimiento semejante al caso anterior, se tiene  $h(0, x) > 0$  para todo  $x \geq 0$ . En particular para  $x = \bar{x}$ , obtenemos

$$h(0, \bar{x}) \geq h(u, \bar{x})$$

de donde se sigue que  $u h(u, \bar{x}) \leq h(0, \bar{x})$ . Por lo que,  $u' \leq h(0, \bar{x})$ .

Ahora, considere el problema alterno:

$$\dot{z} = z h(z, \bar{x}(t)) \quad \text{con} \quad z(0) = u_0.$$

De nueva cuenta, dependiendo de cómo sea  $h$  se tienen varias posibilidades:

- (i) Si  $\frac{\partial h(u,x)}{\partial u} < 0$ , entonces por (H2) y usando el comportamiento de límite, se tiene

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \bar{x} h(L(x(t)), \bar{x}) = \lim_{t \rightarrow \infty} \sup u(t) \leq u_0$$

- (ii) Si  $\frac{\partial h(u,x)}{\partial x} \geq 0$  entonces por (H1), (H2) y usando el comportamiento de límite, obtenemos

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \bar{x} h(L(\bar{x}), \bar{x}) = \lim_{t \rightarrow \infty} \sup u(t) \leq L(\bar{x}).$$

Por lo tanto, sea  $\bar{u} = \max\{K(\bar{x}), u_0\}$  la cota buscada. Por consiguiente,

$$u(t) \leq \bar{u}.$$

Finalmente para probar que  $y(t)$  está acotada, considérese

$$c\dot{x} + \dot{y} = c\alpha x g(u, x) - yp(u, x) - sy + yp(u, x).$$

Por (P1), la ecuación anterior se reduce a

$$c\dot{x} + \dot{y} = c\alpha x g(u, 0) - sy.$$

Ahora, para  $u$  fija, en particular para  $u = \bar{u}$  y dado que  $x(t) \leq \bar{x}$  y  $g(u, x) \leq g(\bar{u}, 0)$ , tenemos

$$c\dot{x} + \dot{y} = c\alpha x g(u, 0) - sy \leq c\alpha \bar{x} g(\bar{u}, 0) - sy \leq A - s(cx + y),$$

donde  $A = c\alpha \bar{x} \max_{u, x \geq 0} (g(u, x)) + cs\bar{x}$ . Con razonamientos semejantes a los casos anteriores, tenemos

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sup (cx + y) \leq A - s(cx + y).$$

Por lo que,

$$cx + y \leq \frac{A}{1+s}$$

y entonces se tiene

$$y(t) \leq \frac{A}{1+s} - c\bar{x}, \forall t \geq 0.$$

Por lo demostrado en los tres casos, se concluye que  $u(t)$ ,  $x(t)$  y  $y(t)$  están acotadas para todo  $\forall t \geq 0$ . ■

Una vez mostrado que las soluciones de (3.1), bajo las condiciones establecidas, están acotadas para todo  $t \geq 0$ , procederemos a calcular los puntos de equilibrio del sistema (3.1). Éstos se obtienen resolviendo el siguiente sistema de ecuaciones algebraicas

$$\begin{aligned} u h(u, x) &= 0, \\ \alpha x g(u, x) - y p(u, x) &= 0, \\ y(-s + c p(u, x)) &= 0. \end{aligned} \tag{3.2}$$

Claramente,  $E_0 = (0, 0, 0)$  es un equilibrio. Además, dado que  $g(0, K(0)) = 0$ , el punto  $E_1 = (0, K(0), 0)$  es también un equilibrio de (3.1).

Aunque existen más equilibrios, basta decir se pueden dar condiciones bajo las cuales efectivamente existen los puntos

$$E_2 = (0, \hat{x}, \hat{y}), \quad E_3 = (L(0), 0, 0), \quad E_4 = (\bar{u}, \bar{x}, 0) \quad \text{y} \quad E_5 = (x^*, y^*, z^*).$$

Sin embargo, por considerar que presentar en esta parte del texto los detalles de tal análisis, nos desviaría del objetivo principal, se decidió hacer esa presentación en el Apéndice A.

A continuación, se determinará la característica de estabilidad local para cada equilibrio. Para ello, primeramente se calculará la matriz de Jacobi asociada al sistema (3.1) para cualquier punto  $(u, x, y)$ . Ésta es

$$M(u, x, y) = \begin{pmatrix} h(u, x) + u h_u(u, x) & u h_x(u, x) & 0 \\ \alpha x g_u(u, x) - y p_u(u, x) & \alpha x g_x(u, x) + \alpha x g_x(0, 0) - y p_x(u, x) & -p(u, x) \\ c y p_u(u, x) & c y p_x(u, x) & -s + c p(u, x) \end{pmatrix}. \tag{3.3}$$

Ahora se procederá a evaluarla en cada uno de los equilibrios. La matriz resultante evaluada en el equilibrio  $E_0$  es

$$M(E_0) = \begin{pmatrix} h(0, 0) & 0 & 0 \\ 0 & \alpha x g_x(0, 0) + \alpha x g_x(0, 0) & 0 \\ 0 & 0 & -s \end{pmatrix},$$

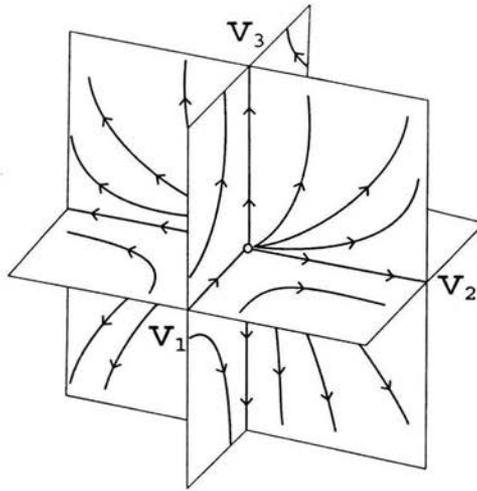
y su polinomio característico es

$$P_0(\lambda) = (\lambda + s)(\lambda - \alpha g(0, 0))(\lambda - h(0, 0)).$$

Por consiguiente, los valores propios son:

$$\lambda_1 = -s, \quad \lambda_2 = \alpha g(0, 0) \quad \text{y} \quad \lambda_3 = h(0, 0).$$

Se trata de dos positivos y uno negativo por lo que localmente hay una variedad de dimensión uno (una recta) que atrae y otra de dimensión dos (un plano) que repele. A los puntos de equilibrio con esta dinámica local, por extensión a lo que ocurre en sistemas planos, los llamaremos “puntos silla”<sup>1</sup>. Véase la figura (3.1).



**Figura 3.1:** Retrato fase local de (3.1) cuando  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2, \lambda_3$ : contracción en una dirección y una expansión en las dos restantes.

La matriz (3.3) evaluada en el equilibrio  $E_1$  es

$$M(E_1) = \begin{pmatrix} h(0, K(0)) & 0 & 0 \\ \alpha K(0)x g_u(0, K(0)) & \alpha K(0) g_x(0, K(0)) & -p(0, K(0)) \\ 0 & 0 & -s + c p(0, K(0)) \end{pmatrix},$$

con un polinomio característico dado por

$$P_1(\lambda) = \left( \lambda + s - c p(0, K(0)) \right) \left( \lambda - \alpha K(0) g_x(0, K(0)) \right) \left( \lambda - h(0, K(0)) \right),$$

<sup>1</sup>También denominaremos punto silla a aquel equilibrio cuya matriz de Jacobi tiene dos valores propios negativos y un valor propio positivo.

del cual se sigue que los valores propios son:

$$\lambda_1 = h(0, K(0)), \quad \lambda_2 = \alpha K(0) g_x(0, K(0)) \quad \text{y} \quad \lambda_3 = -s + c p(0, K(0)),$$

por lo que se tienen dos valores positivos  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  y uno negativo  $\lambda_3$  para  $s > cp(0, k(0))$ . Por tanto, el equilibrio  $E_1$  es un punto "silla".

Evaluando el equilibrio  $E_2$  en la matriz (3.3), obtenemos

$$M(E_2) = \begin{pmatrix} h(0, \hat{x}) & 0 & 0 \\ \alpha \hat{x} g_u(u, \hat{x}) - \hat{y} p_u(0, \hat{x}) & \alpha g(0, \hat{x}) + \alpha \hat{x} g_x(0, \hat{x}) - \hat{y} p(0, \hat{x}) & -p(0, \hat{x}) \\ c \hat{y} p_u(0, \hat{x}) & c \hat{y} p_x(0, \hat{x}) & 0 \end{pmatrix},$$

la cual tiene por polinomio característico a

$$P_2(\lambda) = (\lambda - h(0, \hat{x})) \left( \lambda^2 + (\hat{y} p_x(0, \hat{x}) - \alpha g(0, \hat{x}) - \alpha \hat{x} g_x(0, \hat{x})) \lambda + c \hat{y} p(0, \hat{x}) p_x(0, \hat{x}) \right),$$

del que a su vez, se determinan los valores propios:

$$\lambda_1 = h(0, \hat{x}) \quad \text{y} \quad \lambda_{2,3} = \frac{1}{2} \left( H(\hat{x}) \pm \left( H(\hat{x})^2 - 4c\alpha g(0, \hat{x}) p_x(0, \hat{x}) \right)^{\frac{1}{2}} \right)$$

donde  $H(\hat{x}) = \alpha g(0, \hat{x}) + \alpha \hat{x} g_x(0, \hat{x}) - \hat{x} g(0, \hat{x}) p_x(0, \hat{x}) / p(0, \hat{x})$ . Dado que  $\lambda_1 = h(0, \hat{x}) > 0$ , cualquiera que sean  $\lambda_2$  y  $\lambda_3$ , el equilibrio  $E_2$  es inestable.

Al evaluar la matriz (3.3) en el equilibrio  $E_3$ , obtenemos

$$M(E_3) = \begin{pmatrix} L(0)h_u(L(0), 0) & L(0)h_x(L(0), 0) & 0 \\ 0 & \alpha g(L(0), 0) & 0 \\ 0 & 0 & -s \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico es:

$$P_3(\lambda) = (\lambda + s) \left( \lambda - \alpha g(L(0), 0) \right) \left( \lambda - L(0) h_u(L(0), 0) \right),$$

el cual, tiene por los valores propios:

$$\lambda_1 = -s, \quad \lambda_2 = \alpha g(L(0), 0) \quad \text{y} \quad \lambda_3 = L(0) h_u(L(0), 0).$$

Dado que por (G1), se tiene  $g(L(0), 0) > 0$ . Entonces para cualquier  $\lambda_3$ , se concluye que el equilibrio  $E_3$  es un punto "silla".

Evaluando (3.3) en el equilibrio  $E_4$ , obtenemos la matriz

$$M(E_4) = \begin{pmatrix} \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) & \tilde{u}h_x(\tilde{u}, \tilde{x}) & 0 \\ \alpha\tilde{x}g_u(\tilde{u}, \tilde{x}) & \alpha\tilde{x}g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) & -p(\tilde{u}, \tilde{x}) \\ 0 & 0 & -s + c p(\tilde{u}, \tilde{x}) \end{pmatrix},$$

la cual tiene como polinomio característico a

$$P_4(\lambda) = (\lambda + s - c p(\tilde{u}, \tilde{x})) \left( \lambda^2 - (\tilde{u} h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) + \alpha\tilde{x} g_x(\tilde{u}, \tilde{x})) \lambda + \alpha\tilde{u}\tilde{x} \right. \\ \left. \times (h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) - h_x(\tilde{u}, \tilde{x}) g_u(\tilde{u}, \tilde{x})) \right).$$

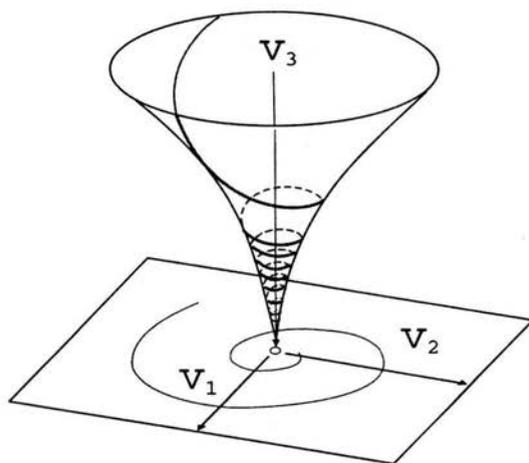
Por tanto, los valores propios son:

$$\lambda_1 = -s + c p(\tilde{u}, \tilde{x}) \quad y \\ \lambda_{2,3} = \frac{1}{2} \left( \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) + \alpha\tilde{x} g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) \pm \left( \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) - \left( \alpha\tilde{x} g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) \right)^2 \right. \right. \\ \left. \left. + 4\tilde{u}\tilde{x} h_x(\tilde{u}, \tilde{x}) g_u(\tilde{u}, \tilde{x}) \right)^{\frac{1}{2}} \right).$$

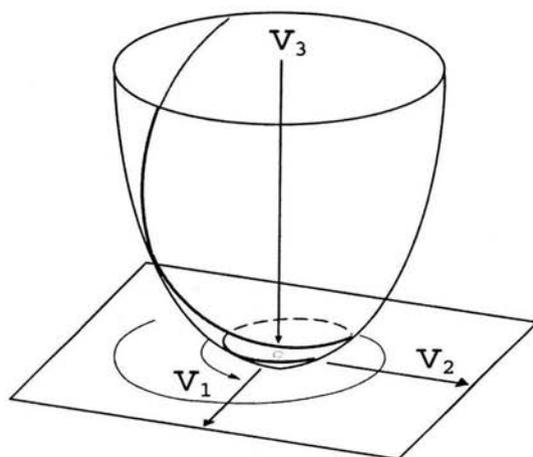
Si  $\tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}) + \alpha\tilde{x} g_x(\tilde{u}, \tilde{x}) < 0$ , entonces  $\text{Re}(\lambda_1) < 0$  y  $\text{Re}(\lambda_2) < 0$ . Además, si se supone  $-s > cp(\tilde{u}, \tilde{x})$ , entonces  $\lambda_1 > 0$ . Por lo que, el punto en cuestión es "silla". En caso contrario,  $-s > cp(\tilde{u}, \tilde{x})$ , entonces  $\lambda_1 < 0$  y se tiene una espiral que, dependiendo de sus magnitudes son como se ilustran en las figuras (3.2) y en (3.3). Para el caso de  $\lambda_1 = 0$ , dado que entonces se tendrá un punto de equilibrio no hiperbólico, no se puede determinar el retrato fase local de sistema (3.1) con la aproximación lineal. Por lo que, análisis locales no lineales serían necesarios.

La matriz (3.3) evaluada en  $E_5$  es

$$M(E_5) = \begin{pmatrix} u^*h_u(u^*, x^*) & u^*h_x(u^*, x^*) & 0 \\ \alpha x^* g_u(u^*, x^*) - y^* p_u(u^*, x^*) & \alpha g(u^*, x^*) - y^* p_x(u^*, x^*) + \alpha x^* g_x(u^*, x^*) & -p(u^*, x^*) \\ cy^* p_u(u^*, x^*) & cy^* p_x(u^*, x^*) & 0 \end{pmatrix}.$$



**Figura 3.2:** Retrato fase local de (3.1) cuando  $Re(\lambda_{2,3}) < \lambda_1 < 0$ : contracción en dirección de  $v_3$  y rotación seguida de una contracción en el plano de  $v_1$  y  $v_2$ .



**Figura 3.3:** Retrato fase local de (3.1) cuando  $\lambda_1 < Re(\lambda_{2,3}) < 0$ : contracción en la dirección de  $v_3$  y rotación seguida de una contracción en el plano de  $v_1$  y  $v_2$ .

Haciendo  $y^* = \frac{\alpha x^* g(u^*, x^*)}{p(u^*, x^*)}$  y  $p(u^*, x^*) = s/c$ , el polinomio característico toma la

forma

$$P_5(\lambda) = \lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3,$$

donde

$$\begin{aligned} a_1 &= -\left(\alpha g(u^*, x^*)\left(1 - cx^* p_x(u^*, x^*)s^{-1}\right) + \alpha x^* g_x(u^*, x^*)\right. \\ &\quad \left.+ L(x^*) h_u(u^*, x^*)\right), \\ a_2 &= \alpha g(u^*, x^*)\left(cx^* p_x(u^*, x^*) + L(x^*) h_u(u^*, x^*)\right) \\ &\quad + \alpha x^* L(x^*)\left(h_u(u^*, x^*)g_x(u^*, x^*) - h_x(u^*, x^*)g_u(u^*, x^*)\right) \\ &\quad c\alpha x^* L(x^*)g(u^*, x^*)s^{-1} \\ &\quad \times \left(h_x(u^*, x^*)p_u(u^*, x^*) - h_u(u^*, x^*)p_x(u^*, x^*)\right), \\ a_3 &= c\alpha x^* L(x^*)g(u^*, x^*) \\ &\quad \times \left(h_x(u^*, x^*)p_u(u^*, x^*) - h_u(u^*, x^*)p_x(u^*, x^*)\right). \end{aligned} \quad (3.4)$$

Para examinar las propiedades de estabilidad de  $E_5$ , utilizaremos los criterios de Routh-Hurwitz para el polinomio  $P_5(\lambda)$ . Según éstos, si  $a_1 > 0$ ,  $a_3 > 0$  y  $a_1a_2 - a_3 > 0$ , entonces  $E_5$  asintóticamente estable localmente.

A continuación expondremos las conclusiones que se desprenden de este análisis. De las más importantes, se encuentran:

- El mutualismo en esta relación, no es el factor que establece una cota superior a la densidad de las especies y justo por tal razón, los comportamientos dinámicos resultan ser realistas bajo condiciones biológicamente razonables. Algunas de éstas, como ya se dijo al principio de esta sección, son: (i) la presa mutualista  $x$  posee una capacidad de carga y el mutualista  $u$  no ejerce un efecto positivo directo a la presa,  $\frac{\partial g(u,x)}{\partial u} \leq 0$  o en caso contrario (ii) el mutualista sí ejerce un efecto de carácter positivo hacia la especie  $x$  y  $K(u)$  está acotada.
- Dependiendo de la región de parámetros, el depredador y la presa, en ausencia del mutualista, coexisten. Igualmente, se observa en el caso de que el depredador no esté presente, el mutualista y la presa coexisten. Ambos casos resultan interesantes, dado que no siempre al incorporar una especie mutualista, se

observa coexistencia entre las especies. Esto se constata al considerar uno como el siguiente y bajo las hipótesis:

- (I) El mutualista crece de modo logístico.
- (II) El crecimiento de la presa en ausencia de depredadores es independiente y crece que manera logística.
- (III) La depredación en ausencia de mutualismo es del tipo Lotka-Volterra.

El modelo, propuesto por Addicott [3] es

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \gamma u \left( 1 - \frac{u}{L_0 + lx} \right) \\ \dot{x} &= \alpha x \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{\beta xy}{1 + mu} \\ \dot{y} &= y \left( -s + \frac{c\beta x}{1 + mu} \right) \end{aligned}$$

En este tipo de sistemas y bajo estas suposiciones anteriores, en [3] los autores mostraron que las especies no logran coexistir y algo importante sucede: el mutualista conduce a la extinción del depredador.

En la siguiente sección, analizaremos con mayor detalle un caso especial de la relación depredador-presa-mutualista.

### 3.2.2. Un modelo herbívoro-planta-polinizador

Los polinizadores son conocidos por actuar negativamente ante la variación en la morfología floral. Por consiguiente, cuando un herbívoro se alimenta de una flor, indirectamente reduce la reproducción de la planta. El daño puede rebajar las propiedades llamativas de ésta, y con ello, las visitas que hace la especie polinizadora disminuyen, lo que conduce a que la planta no se reproduzca exitosamente (Karban [48], Krupnick [49] y Lehtila [53]).

En esta sección, basándose en el estudio realizado por Soberón y Martínez del Río [67], se propone un modelo planta-polinizador-herbívoro (Jang [43]). Específicamente, se incorpora la relación planta-polinizador-herbívoro, descrita en líneas anteriores.

Como primer paso en el planteamiento del modelo, se supondrá que la especie vegetal, cuya densidad al tiempo  $t$  denotaremos por  $y(t)$ , es incompatible consigo misma, es decir, no realizará ninguna fecundación sin la intervención de un polinizador y se excluyen otros medios. Dado que la tasa de polinización es proporcional a la tasa de visitas hechas por la especie polinizadora, cuya densidad al tiempo  $t$  es  $x(t)$ , se tomará a  $v$ , la tasa instantánea de visitas por un polinizador (Holling [37]), como

$$v = \frac{\alpha y}{1 + \alpha \beta y}, \quad (3.5)$$

donde  $\alpha$  representan la tasa de búsqueda del polinizador. Esta forma de representar la tasa instantánea de visitas, se basa en un hecho biológico. Éste es: los polinizadores no exceden la cota superior para la tasa de visitas, dada por  $1/\beta$ , por más recursos que éstos tengan. Por otro lado, la tasa de manejo por cada visita a la planta se denotará con  $\beta$ . Entendiéndose por tasa de manejo, a la constante que mide el empleo de los recursos que proporciona la especie vegetal (polen néctar) por parte del polinizador.

La tasa de nacimientos de la planta  $\mathfrak{N}_p$ , bajo la suposición de que se ignorará el suministro finito de óvulos u otros factores limitantes, es

$$\mathfrak{N}_p = \frac{k_1 \alpha x y}{1 + \alpha \beta y}, \quad (3.6)$$

donde  $k_1$  es la constante de eficiencia para el número de óvulos fertilizados por cada visita (Lungberg *et al.*[57]).

Asimismo, si se supone que la probabilidad de encuentros entre ambas especies es constante y que la tasa de búsqueda del polinizador, representada por  $\alpha$ , será una función de la recompensa energética que obtiene por cada visita. De resultar buena, aprenderá a visitar a este tipo particular de especie vegetal (Heinrich [35]). Se supondrá el caso más sencillo, es decir,

$$\alpha = \sigma \mu, \quad (3.7)$$

donde  $\sigma$  denota la probabilidad de encuentros y  $\mu$  es la recompensa energética.

De manera análoga, la tasa de manejo por cada visita, representada por  $\beta$ , será una función de la recompensa energética, denotada por  $\mu$ , es decir,

$$\beta = \xi + \phi \mu, \quad (3.8)$$

donde  $\phi$ , la tasa de extracción de la recompensa energética (Wolf [78]) y  $\xi$ , el tiempo invertido en plantas vacías. Por simplicidad matemática, se considerará  $\xi = 0$ . Por tanto, sustituyendo (3.7) y (3.8) en (3.6), tenemos

$$\mathfrak{N}_p = \frac{k_1 \sigma \phi \mu x y}{1 + \sigma \phi \mu^2 y}. \quad (3.9)$$

Dado que el herbívoro puede reducir la tasa de visitas, se tomará a  $g(z)$  como una función dependiente de la densidad de los herbívoros que describe dicha reducción. Por consiguiente, al incorporar este hecho, la ecuación (3.9) se escribe como

$$\mathfrak{N}_p = \frac{g(z) k_1 \sigma \phi \mu x y}{1 + \sigma \phi \mu^2 y}, \quad (3.10)$$

donde  $g(z)$  cumple con

$$g \in C^1[0, \infty) \text{ tal que } g(0) = 1, \quad g(z) > 0, \quad \text{y } g'(z) \leq 0, \quad \text{para } z \geq 0$$

Cuando las plantas son consumidas en su totalidad por los herbívoros, su tasa de mortandad  $\mathfrak{M}_p$ , en ausencia de éstos, se incrementa. En términos de la efectividad que tienen los herbívoros al consumir plantas, denotada por  $\mathfrak{D}$ , ésta quedará descrita por

$$\mathfrak{M}_p = \gamma y + \mathfrak{D} z, \quad (3.11)$$

donde  $\gamma$  representa la tasa máxima de mortandad de plantas.

Luego, restando (3.11) a (3.10), obtenemos la ecuación para el crecimiento de la especie vegetal, la cual se escribe como

$$\dot{y} = \frac{g(z) k_1 \sigma \phi \mu x y}{1 + \sigma \phi \mu^2 y} - \gamma y - \mathfrak{D} z \quad (3.12)$$

El siguiente paso es obtener una ecuación similar para la especie polinizadora. Para esto, se supondrá que en presencia de la población de plantas, la tasa máxima de mortandad de los polinizadores, denotada por  $\lambda$ , decrece por un aumento en la tasa de energía consumida, que a su vez, es proporcional al producto de visitas con la recompensa energética. Por consiguiente, la tasa instantánea de muertes  $\mathfrak{M}_a$ , se escribe como

$$\mathfrak{M}_a = \lambda x - \frac{k_2 \sigma \mu^2 x y}{1 + \phi \sigma \mu^2 y}, \quad (3.13)$$

donde  $k_2$  es la constante de transformación energética. Como habíamos mencionado, el herbívoro puede influir negativamente en la tasa de visitas, se tomará a

$g(z)$  como la función que describe dicha influencia. Por lo que la ecuación (3.13), se reescribe como

$$\mathfrak{N}_a = \lambda x - \frac{g(z)k_2\sigma\mu^2xy}{1 + \phi\sigma\mu^2y}. \quad (3.14)$$

También se supondrá que la tasa de nacimientos para los polinizadores  $\mathfrak{N}_a$  será dependiente de la densidad, debido a la competencia por los recursos protéicos o parejas. La tasa de nacimientos, bajo estas suposiciones, es

$$\mathfrak{N}_a = x(\delta_1 - bx), \quad (3.15)$$

donde  $\delta_1$  es la tasa máxima de nacimientos y  $b$  denota una constante de regulación de la dependencia de la densidad. Sumando las ecuaciones (3.14) y (3.15), obtenemos

$$\dot{x} = x(\delta_1 - bx) + \lambda x - \frac{g(z)k_2\sigma\mu^2xy}{1 + \phi\sigma\mu^2y}.$$

Haciendo  $K = \frac{\delta_1 - \lambda}{b}$ , la constante que mide la especialización del polinizador a la planta, tenemos que la ecuación para el crecimiento de los polinizadores es

$$\dot{x} = bx(K - x) + \frac{g(z)k_2\sigma\mu^2xy}{1 + \phi\sigma\mu^2y}. \quad (3.16)$$

Finalmente, para la población de herbívoros, cuyo tamaño poblacional representamos por  $z(t)$ , se interpretará como una población de depredadores de plantas, por lo que se usará una respuesta funcional del tipo II de Holling para describir el consumo (depredación) de éstas. La respuesta funcional es

$$\mathfrak{D} = \frac{m_1y}{a + y},$$

donde  $m_1$  representa la tasa de ingestión máxima. A la constante de saturación media, la denotamos por  $a$ .

Por simplicidad del modelo, se supondrá que la tasa de mortalidad del depredador (herbívoro),  $\delta$ , es independiente de la densidad. La tasa de crecimiento de la especie herbívora se denotará con  $m_2$ , con  $0 < m_2 < m_1$ . Incorporando todas las suposiciones, la ecuación para el crecimiento de la especie herbívora es

$$\dot{z} = \frac{m_2yz}{a + y} - \delta z. \quad (3.17)$$

Bajo estas premisas y haciendo las debidas sustituciones, el modelo planta-polinizador-herbívoro queda dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias

$$\begin{aligned} \dot{x} &= bx(K-x) + \frac{g(z)k_2\sigma\mu^2xy}{1+\sigma\phi\mu^2y} \\ \dot{y} &= \frac{g(z)k_1\sigma\mu xy}{1+\sigma\phi\mu^2y} - \gamma y - \frac{m_1yz}{a+y} \\ \dot{z} &= \frac{m_2yz}{a+y} - \delta z. \end{aligned} \tag{3.18}$$

Dado que el tamaño poblacional no toma valores negativos, nos restringimos solamente al octante no negativo, es decir,  $\{(x, y, z) | x \geq 0, y \geq 0, z \geq 0\} \subset \mathbb{R}^3$  y al octante positivo,  $\mathbb{R}_+^3 = \{(x, y, z) | x > 0, y > 0, z > 0\} \subset \mathbb{R}^3$ .

Ahora, verificaremos que las poblaciones no crecen ilimitadamente y permanecen no negativas. Este es el contenido del siguiente teorema.

**Teorema 3.2.2** *Las soluciones del sistema (3.18) son no negativas y están acotadas para todo  $t \geq 0$ .*

**Demostración.** Primero veamos que le ocurre al campo vectorial definido por (3.18), es decir, consideremos la restricción del campo vectorial definido por (3.18) a los ejes coordenados. Así,

(a) Si  $y = z = 0$ , entonces el sistema (3.18) se escribe como

$$\begin{aligned} \dot{x} &= bx(K-x) \\ \dot{y} &= 0 \\ \dot{z} &= 0. \end{aligned}$$

Por consiguiente, toda solución con condiciones iniciales  $(x_0, 0, 0)$  tiende, por ambos lados, hacia  $x = K$ .

(b) Si  $x = y = 0$ , entonces el sistema (3.18) se escribe como

$$\begin{aligned} \dot{x} &= 0 \\ \dot{y} &= 0 \\ \dot{z} &= -\delta z. \end{aligned}$$

Por consiguiente, toda solución con condiciones iniciales  $(0, 0, z_0)$  tiende hacia  $z = 0$ .

(b) Si  $x = z = 0$ , entonces el sistema (3.18) se escribe como

$$\begin{aligned}\dot{x} &= 0 \\ \dot{y} &= -\gamma y \\ \dot{z} &= 0.\end{aligned}$$

Por consiguiente, toda solución con condiciones iniciales  $(0, y_0, 0)$  tiende, hacia  $y = 0$ .

Por lo tanto, las soluciones del sistema (3.18) con condición inicial  $(x_0, y_0, z_0)$  en el octante positivo, permanecen en éste y cumplen con  $x(t) \geq 0$ ,  $y(t) \geq 0$  y  $z(t) \geq 0$  para todo  $t$ .

A continuación haremos el análisis para probar que la terna de funciones  $x(t)$ ,  $y(t)$  y  $z(t)$  está acotada para  $t \geq 0$ . Empecemos con la primera de éstas. De la primera ecuación (3.18), se tiene que para  $x$  fija que

$$\lim_{y \rightarrow \infty} x \left( \frac{k_2 \sigma \mu^2}{\frac{1}{y} + \phi \sigma \mu^2} \right) = \frac{x k_2}{\phi}.$$

Ahora del hecho que

$$\dot{x} = bx(K - x) + \frac{k_2 \sigma \mu^2 xy}{1 + \phi \sigma \mu^2 y} \leq bx(K - x) + x \left( \frac{k_2 \sigma \mu^2}{\frac{1}{y} + \phi \sigma \mu^2} \right),$$

tenemos

$$\dot{x}(t) \leq bx \left[ K + \frac{k_2}{b\phi} - x \right].$$

En el caso de darse la igualdad, se tiene una ecuación diferencial logística, es decir

$$\dot{x} = bx \left( K + \frac{k_2}{b\phi} - x \right)$$

cuya capacidad de carga es  $\bar{k} \equiv K + \frac{k_2}{b\phi}$ . Luego, a la solución del problema

$$\dot{x} = bx \left[ \bar{k} - x \right] \quad \text{con } x(0) = x_0 \geq 0,$$

le ocurre que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K + \frac{k_2}{b\phi}. \quad (3.19)$$

Ahora regresando al problema

$$\dot{x} \leq bx \left[ \bar{k} - x \right] \quad \text{con } x(0) \geq 0$$

y usando el comportamiento del límite (3.19), se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( \sup x(t) \right) \leq K + \frac{k_2}{b\phi}$$

Por lo tanto, se concluye que

$$x(t) \leq K + \frac{k_2}{b\phi},$$

por lo que  $x(t)$  es acotada para toda  $t \geq 0$ .

Para probar que  $y(t)$  está acotada, se sigue un razonamiento similar. Es decir, para  $t$  grande se tiene, por lo anterior

$$x(t) \leq K + \frac{k_2}{b\phi}.$$

Luego,  $\dot{y}(t)$  satisface la desigualdad

$$\dot{y}(t) \leq \frac{k_1 x}{\phi\mu} - \gamma y \leq \frac{k_1}{\phi\mu} \left[ K + \frac{k_2}{b\phi} \right] - \gamma y.$$

En el caso extremo, se tiene la ecuación diferencial ordinaria de primer orden

$$\dot{y} = \frac{k_1}{\phi\mu} \left[ K + \frac{k_2}{b\phi} \right] - \gamma y,$$

a cuyas soluciones les pasa que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{k_1}{\gamma\phi\mu} \left[ K + \frac{k_2}{b\phi} \right],$$

por lo que, en el caso de la desigualdad

$$\dot{y} \leq \frac{k_1}{\phi\mu} \left[ K + \frac{k_2}{b\phi} \right] - \gamma y,$$

se tiene, al usar el comportamiento límite cuando  $t \rightarrow \infty$ , que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( \sup y(t) \right) \leq \frac{k_1}{\gamma \phi \mu} \left[ K + \frac{k_2}{b \phi} \right].$$

Por lo tanto, se concluye que

$$y(t) \leq \frac{k_1}{\gamma \phi \mu} \left( K + \frac{k_2}{b \phi} \right),$$

es decir,  $y(t)$  está acotada para todo  $t \geq 0$ .

Para probar que  $z(t)$  está acotada, notamos que

$$\dot{y} + \dot{z} \leq \frac{k_1 x}{\phi \mu} - \gamma y - \delta z$$

y haciendo  $c = \min\{\gamma, \delta\}$ , se tiene

$$\dot{y} + \dot{z} \leq \frac{k_1 \left( K + \frac{k_2}{b \phi} \right)}{\phi \mu} - c(y + z).$$

Con razonamientos semejantes a los casos anteriores, se tiene que las soluciones de la ecuación diferencial ordinaria para la suma  $y(t) + z(t)$ , dada por

$$\dot{y} + \dot{z} = \frac{k_1 \left( K + \frac{k_2}{b \phi} \right)}{\phi \mu} - c(y + z),$$

cumplen con

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left( \sup (y(t) + z(t)) \right) \leq \frac{k_1}{c \phi \mu} \left( K + \frac{k_2}{b \phi} \right),$$

por lo que

$$y(t) + z(t) \leq \frac{k_1}{c \phi \mu} \left( K + \frac{k_2}{b \phi} \right)$$

para  $t \geq 0$ . Por tanto, una cota para  $z(t)$  es

$$z(t) \leq \left( \frac{1}{c} - \frac{1}{\gamma} \right) \left( K + \frac{k_2}{b \phi} \right) \frac{k_1}{\phi \mu}.$$

Por lo demostrado en los tres casos, se concluye que  $x(t)$ ,  $y(t)$  y  $z(t)$  están acotadas  $t \geq 0$  y son no negativas. ■

Una vez probado que las soluciones del sistema (3.18) están acotadas, se procederá con el respectivo análisis local alrededor de los puntos de equilibrio del sistema (3.18). Éstos son:  $(0, 0, 0)$ ,  $(K, 0, 0)$  y  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$ , donde

$$\begin{aligned}\bar{x} &= K + \frac{k_2 \mu^2 \sigma \bar{y}}{b(1 + \phi \sigma \mu^2 \bar{y})}, \\ \bar{y} &= \frac{a\delta}{m_2 - \delta} \quad y \\ \bar{z} &= \frac{(a + \bar{y}) k_1 \mu \sigma \bar{x}}{m_1 \delta (1 + \phi \gamma \mu^2 \bar{y})},\end{aligned}$$

con  $(m_2 - \delta) > 0$ . Para encontrar su carácter de estabilidad, se calculará la matriz de Jacobi asociada al sistema (3.18). Ésta, para todo punto  $(x, y, z)$ , es

$$\begin{pmatrix} bK - 2bx + k_2 \mu g(z) f(y) & k_2 \mu g(z) f'(y) x & k_2 \mu g'(z) f(y) x \\ k_1 g(z) f(y) & k_1 g(z) f'(y) x - \gamma - m_1 h'(y) z & k_1 g'(z) f(y) x - m_1 h(y) \\ 0 & m_2 h'(y) z & m_2 h(y) - \delta \end{pmatrix},$$

donde  $f(y) = \frac{\sigma \mu y}{1 + \phi \sigma \mu^2 y}$  y  $h(y) = \frac{y}{a + y}$ .

En particular, evaluada en  $(0, 0, 0)$  es

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} bk & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma & 0 \\ 0 & 0 & -\delta \end{pmatrix},$$

por lo que  $(0, 0, 0)$  siempre es un punto silla. Por otra parte, para el equilibrio  $(K, 0, 0)$  tenemos que la matriz resultante es

$$J(K, 0, 0) = \begin{pmatrix} -bK & k_2 \mu f'(0) K & 0 \\ 0 & k_1 f'(0) K - \gamma & 0 \\ 0 & 0 & -\delta \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$P_1(\lambda) = (\lambda + \delta) (\lambda + bK) (\lambda - (k_1 f'(0) K + \gamma))$$

lo que conduce a que este equilibrio sea un atractor local si

$$\mu < \frac{\gamma}{k_1 \sigma}$$

y punto silla si

$$\mu > \frac{\gamma}{k_1\sigma}.$$

Asimismo, la matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$  es

$$J(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}) = \begin{pmatrix} -bK - 2b\bar{x} & k_2\mu g(\bar{z})f'(\bar{y})\bar{x} & k_2\mu g'(\bar{z})f(\bar{y})\bar{x} \\ k_1g(\bar{z})f(\bar{y}) & k_1f'(\bar{y})\bar{x} - \gamma - m_1h'(\bar{y})\bar{z} & k_1g'(\bar{z})f(\bar{y})\bar{x} - m_1h(\bar{y}) \\ 0 & m_2h'(\bar{y})\bar{z} & m_2h(\bar{y}) - \delta \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$P_2(\lambda) = \lambda^3 + A\lambda^2 + B\lambda + C$$

donde

$$\begin{aligned} A &= bK + 2bk_1f'(\bar{y})\bar{x} + \gamma + m_1h'(\bar{y})\bar{z} - m_2h(\bar{y}) + \delta \\ B &= \left(k_2\mu g(\bar{z})f'(\bar{y})\bar{x}\right)\left(k_1g(\bar{z})f(\bar{y})\right) + \left(bK + 2b\right)\left(k_1f'(\bar{y})\bar{x} - \gamma - m_1h'(\bar{y})\bar{z}\right) \\ &\quad + \left(k_1g'(\bar{z})f(\bar{y})\bar{x} - m_1h(\bar{y})\right)\left(m_2h'(\bar{y})\bar{z}\right) + \left(bK + 2b\bar{x}\right)\left(m_2h(\bar{y}) - \delta\right) \\ &\quad - \left(k_1f'(\bar{y})\bar{x} - \gamma - m_1h'(\bar{y})\bar{z}\right)\left(m_2h(\bar{y}) - \delta\right) \\ C &= \left(k_2\mu g'(\bar{z})f(\bar{y})\bar{x}\right)\left(k_1g(\bar{z})f(\bar{y})\right)\left(m_2h'(\bar{y})\bar{z}\right) \\ &\quad + \left(bK + 2b\right)\left(k_1g'(\bar{z})f(\bar{y})\bar{x} - m_1h(\bar{y})\right)\left(m_2h'(\bar{y})\bar{z}\right) \\ &\quad - \left(k_2\mu g(\bar{z})f'(\bar{y})\bar{x}\right)\left(k_1g(\bar{z})f(\bar{y})\right)\left(m_2h(\bar{y}) - \delta\right) \\ &\quad + \left(-bK - 2b\right)\left(k_1f'(\bar{y})\bar{x} - \gamma - m_1h'(\bar{y})\bar{z}\right)\left(m_2h(\bar{y}) - \delta\right). \end{aligned}$$

Al usar el criterio Routh-Hurwitz, se concluye que el equilibrio  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$  es asintóticamente estable localmente si y solamente si  $A > 0$ ,  $B > 0$  y  $AB > C$ , con  $A, B$  y  $C$  definidas en líneas anteriores.

Una vez hecho el análisis local del sistema (3.18) alrededor de cada equilibrio, el siguiente paso sería realizar el correspondiente análisis global. Sin embargo, debido al número de ecuaciones diferenciales, a la cantidad de parámetros involucrados y sobre todo, al carácter no lineal del sistema, no lo realizaremos. En vez de adoptar el enfoque analítico para extraer propiedades cualitativas de las trayectorias, decidimos realizar exploraciones numéricas. Con ellas, pretendemos tener un indicativo

del tipo de dinámicas que pueden aparecer, pero de ninguna manera a través de ellas, dar un resultado que nos de la dinámica global del sistema (3.18) para los diferentes conjuntos de parámetros. Por otro lado, si las simulaciones numéricas fuesen exhaustivas, tendríamos elementos que apoyarían un eventual resultado de carácter global.

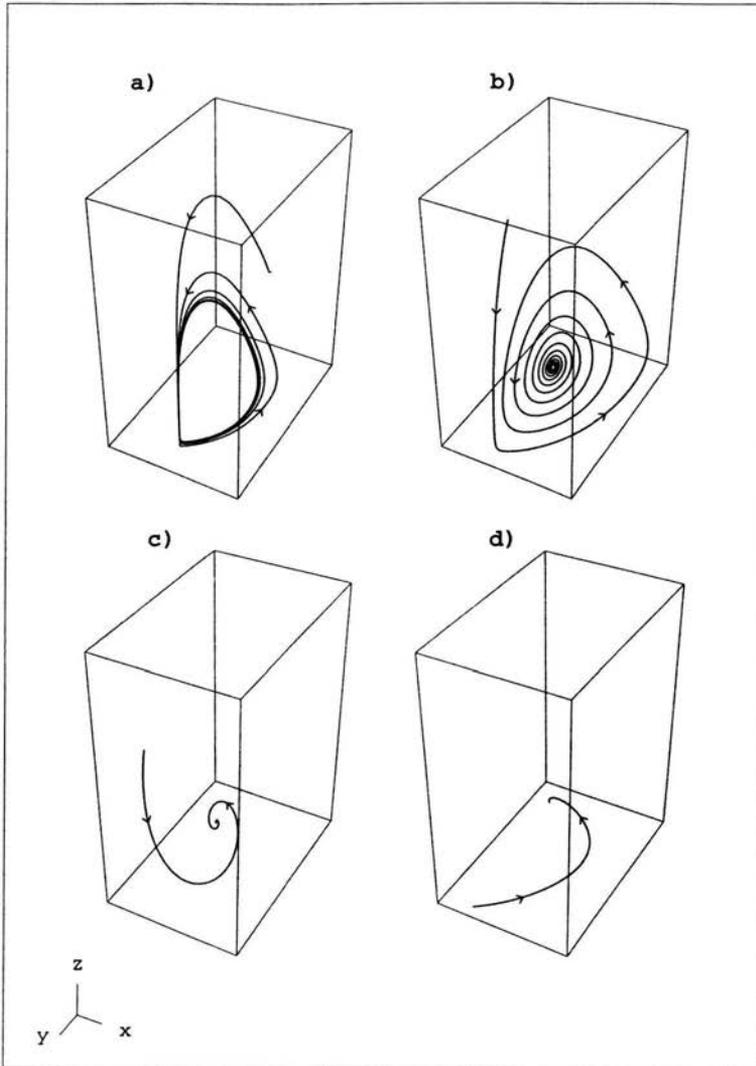
Así, al ser simplemente un indicativo, podemos mencionar que para una cierta región de parámetros puede existir un ciclo límite atractor que rodea al equilibrio  $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$ , véase la figura (3.4- a)). Además, al ir variando justo la tasa de mortalidad  $\delta$ , se comprueba la destrucción de dicho ciclo y se obtiene una espiral, véase la figura (3.4- b)). Asimismo, al igualar numéricamente la saturación media  $a$  y la probabilidad de encuentros  $\sigma$ , se obtiene una espiral que es cuantitativamente distinta a la anterior, véase (3.4- c)). Finalmente, al variar de igual manera las magnitudes de los parámetros  $\gamma$  y  $a$ , se observa un comportamiento de las trayectorias como se muestra en la figura (3.4- d)).

De acuerdo con estos resultados numéricos, la inclusión de una tercera especie, bajo las suposiciones anteriormente descritas, trae como consecuencia una coexistencia de las especies involucradas. Esto, debido a que el herbívoro promueve las visitas de los polinizadores en cierto nivel poblacional. Es decir, la presencia de éste vuelve más atractiva a la planta. Por consiguiente, el polinizador frecuentará más a la especie vegetal. Por tanto, tal mecanismo promoverá la coexistencia de la poblaciones interactuantes y producirá niveles altos de densidad poblacional de polinizadores y plantas. Por lo que ateniéndose a los resultados numéricos obtenidos, se concluye que al agregar un "depredador" se lograría estabilizar una relación polinizador-planta.

En la siguiente sección, se explorará la dinámica de los sistemas mutualistas al considerar a un competidor como tercera especie interactuante.

### 3.3. Sistemas competencia-mutualismo

Las relaciones mutualistas, con la participación de especies competidoras, son poco estudiadas, debido en gran medida, a que resulta difícil de comprobar experimentalmente la competencia entre especies. Sin embargo, existe un gran número de ejemplos de este tipo de relaciones, desde sistemas que involucran a distintas especies herbáceas y hormigas (Heithaus [36]), hasta larvas de escarabajos, moscas



**Figura 3.4:** Soluciones numéricas del sistema (3.18) correspondiente a los parámetros  $b = 1$ ,  $K = 1$ ,  $k_2 = 3,5$ ,  $\sigma = 2$ ,  $\mu = 1$ ,  $\phi = 1$ ,  $m_1 = 2$ ,  $m_2 = 3$  y  $g(z) = 1$ . (a)  $a = 1$ ,  $\delta = ,7$  y  $\gamma = 1$ . (b)  $a = 1$ ,  $\delta = 1$  y  $\gamma = 1$ . (c)  $a = 2$ ,  $\delta = 1$  y  $\gamma = 1$ . (d)  $a = 2$ ,  $\delta = 1$  y  $\gamma = 2$ .

y ácaros. Estos últimos, interfieren con las moscas que a su vez compiten con las larvas por recursos enterrados (Springett [68]).

### 3.3.1. Sistemas competidor-mutualista-competidor

En esta sección, apegándose lo más posible a la fenomenología de estas asociaciones, mostraremos un modelo general de la interacción competidor-mutualista-competidor (Adiccott [3]). Así, consideraremos a una especie mutualista-competidora, una competidora y una mutualista, cuyas densidades poblacionales son denotadas respectivamente como:  $x_2$ ,  $x_1$  y  $u$ . Así, el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que abstrae dicha relación, es

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u h(u, x_1) \\ \dot{x}_1 &= \alpha x_1 \left( g_1(u, x_1) - q_1(u, x_1, x_2) \right) \\ \dot{x}_2 &= x_2 \left( g_2(x_2) - q_2(x_1, x_2) \right),\end{aligned}\tag{3.20}$$

donde  $\alpha > 0$ . Nótese que en este modelo, el mutualista no proporciona algún efecto al segundo competidor o viceversa. De esta manera, el sistema que nos proponemos estudiar es un caso particular de la forma en la que una especie mutualista puede interactuar con una relación de competencia.

La forma particular a la que nos referimos, la definen las condiciones impuestas a las funciones  $h$ ,  $g_1$ ,  $g_2$ ,  $q_1$  y  $q_2$  que aparecen en (3.20). A continuación las presentaremos.

La función  $h(u, x_1)$  representa las tasas *per capita* de cambio para la especie mutualista. Supondremos que  $h$  tiene las siguiente propiedades:

$$(H1) \quad h(0, x_1) > 0, \quad \frac{\partial h(u, x_1)}{\partial u} < 0, \quad \frac{\partial h(u, x_1)}{\partial x_1} > 0, \quad x_1 \geq 0, \quad u \geq 0.$$

$$(H2) \quad \exists L(x_1) \text{ tal que } h(L(x_1), x_1) = 0 \text{ y } \frac{dL(x_1)}{dx_1} \geq 0, \text{ donde } L : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+.$$

Las funciones  $g_1$  y  $g_2$  son las tasas *per capita* de cambio para los competidores  $x_1$  y  $x_2$ , respectivamente, en ausencia de competencia. Se supondrá que estas funciones satisfacen las siguientes condiciones:

$$(G1) \quad g_1(0) > 0, \quad g_2(u, 0) > 0, \quad \frac{\partial g_1(u, x_1)}{\partial x_1} < 0, \quad \frac{\partial g_2(x_2)}{\partial x_2} < 0, \quad u, x_1 \geq 0, \quad u, x_2 \geq 0.$$

$$(G2) \quad \exists K_1(u) \text{ tal que } g_1(u, K_1(u)) = 0 \text{ y } \exists K_2(u) \text{ tal que } g_2(K_2(u)) = 0 \text{ donde } K_1, K_2 : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+.$$

(G3)  $\frac{\partial g_1(u, x_1)}{\partial u} < 0$ ,  $\frac{\partial g_2(x_2)}{\partial x_2} < 0$  o que existe  $0 < \tilde{K}_1 < \infty$  tal que  $\lim_{u \rightarrow \infty} K_1(u) = \tilde{K}_1$  y  $0 < \tilde{K}_2 < \infty$  tal que  $\lim_{u \rightarrow \infty} K_2(u) = \tilde{K}_2$ .

(G4) Existe  $K_2 > 0$  tal que  $g_1(K_2) = 0$ .

Las funciones  $g_1$  y  $g_2$  representan las competencia interespecifica entre los competidores  $x_1$  y  $x_2$ . Se supondrá que estas funciones cumplen con:

(Q1)  $q_1(u, x_1, 0) = 0$ ,  $\frac{\partial q_1(u, x_1, x_2)}{\partial u} < 0$ ,  $\frac{\partial q_1(u, x_1, x_2)}{\partial x_1} \geq 0$  y  $\frac{\partial q_1(u, x_1, x_2)}{\partial x_2} > 0$ ,

(Q2)  $q_2(0, x_2) = 0$ ,  $\frac{\partial q_2(x_1, x_2)}{\partial x_1} > 0$ ,  $\frac{\partial q_2(x_1, x_2)}{\partial x_2} \geq 0$ .

Las condiciones (Q1) y (Q2) implican que la competencia se intensifica a medida que se da un incremento de las densidades poblaciones de ambos competidores. Al mismo tiempo, el mutualismo tiende a reducir el efecto de esta interacción de  $x_2$  en  $x_1$ .

Una vez establecidas las condiciones para todas la funciones involucradas en el sistema (3.20), procedemos a enunciar un resultado que asegura que las soluciones de (3.20) están acotadas. Éste es:

**Teorema 3.3.1** *Supóngase que (H1), (H2), (G1), (G2) y (G3) se cumplen. Entonces todas las soluciones del sistema (3.20), con condición inicial en el primer octante, están acotadas.*

**Demostración.** Ésta, salvo algunos detalles, es análoga a la correspondiente del Teorema 3.2.1, por lo que será omitida. ■

A continuación haremos el análisis local del sistema (3.20) para esto, se determinarán los puntos de equilibrio del sistema. Éstos son:

$$F_0 = (0, 0, 0), \quad F_1 = (0, K_1(0), 0) \quad F_2 = (0, 0, K_2),$$

$$F_3 = (L(0), 0, 0) \quad \text{y} \quad F_4 = (L(0), 0, k_2)$$

Bajo ciertas condiciones, puede existir un quinto equilibrio de la forma  $F_5 = (0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)$ . Éstas son las siguientes:

(C1a)  $\exists x_1^{(0)} \geq 0$  tal que

$$\lim_{x_2 \rightarrow +\infty} q_1(0, x_1^{(0)}, x_2) = g_1(0, x_1^{(0)}).$$

(C1b)  $\exists \bar{x}_2 > 0$  tal que  $q_1(0, 0, \bar{x}_2) = g_1(0, 0)$ .

(C2a)  $\exists x_2^{(0)} \geq 0$  tal que

$$\lim_{x_1 \rightarrow +\infty} q_2(x_1, x_2^{(0)}) = g_2(x_2^{(0)}).$$

(C2b)  $\exists \bar{x}_1 > 0$  tal que  $q_2(\bar{x}_2, 0) = g_2(0)$ .

Para cualquiera de los siguientes casos, se tiene la existencia de  $F_5$  con  $\hat{x}_1, \hat{x}_2 > 0$ .

- (i) (C1a) y (C2a),
- (ii) (C1a), (C2b) y  $\bar{x}_1 > K_1(0)$ ,
- (iii) (C1b), (C2a) y  $\bar{x}_2 > K_2$ ,
- (iv) (C1b), (C2b),  $\bar{x}_1 > K_1(0)$  y  $\bar{x}_2 > K_2$ ,
- (v) (C1b), (C2b) y  $\bar{x}_1, \bar{x}_2 < K_2$ .

Un sexto equilibrio de la forma  $(\bar{u}, \bar{x}_1, 0)$ , con  $\bar{u}, \bar{x}_1 > 0$  existe bajo las siguientes suposiciones:

- 1) Si  $\frac{\partial K_1}{\partial u} \leq 0$ , entonces para  $u = L(x_1)$  y  $x_1 = K_1(u)$ , ambas curvas se intersecarán solamente en  $(\bar{u}, \bar{x}_1)$ .
- 2) Si  $\frac{\partial K_1}{\partial u} > 0$ , entonces por (G3),  $\lim_{u \rightarrow \infty} K_i(u) = \bar{K}_i$ , por lo que, pueden existir una o más intersecciones entre  $L(x_1)$  y  $K_1(u)$ . Sin embargo, bajo las suposiciones generales (H1, H2, G1, G2, G3, Q1 y Q2), solamente existe uno.

Denótese al equilibrio que cumple con estas condiciones así  $F_6 = (\bar{u}, \bar{x}_1, 0)$ .

La pregunta de que si hay o no un equilibrio, llámese a éste  $F_7 = (u^*, x_1^*, x_2^*)$ , en la región factible, es un poco más laborioso de ser analizada. Para que exista tal, debe de haber una solución positiva al siguiente sistema algebraico:

$$\begin{aligned} h(u, x_1) &= 0, \\ g_1(u, x_1) &= q_1(u, x_1, x_2), \\ g_2(x_2) &= q_2(x_1, x_2). \end{aligned} \tag{3.21}$$

Aunque hay varias posibilidades, basta decir que se pueden dar las condiciones bajo las cuales efectivamente existe un séptimo punto de equilibrio. Sin embargo, por considerar que presentar en esta parte del texto los detalles de tal análisis, nos desviaría del objetivo principal, decidimos hacer esa presentación en el Apéndice B.

A continuación, se determinará la característica de estabilidad para cada equilibrio. Para ello, se calcula la matriz de Jacobi asociada al sistema (3.20) en el punto  $(u, x_1, x_2)$ . Ésta es

$$\begin{pmatrix} uh_u(u, x_1) + h(u, x_1) & uh_{x_1}(u, x_1) & 0 \\ \alpha x_1 (g_{1u}(u, x_1) - q_{1u}(u, x_1, x_2)) & \alpha (g_{11}(u, x_1) - q_{11}(u, x_1, x_2)) & -\alpha x_1 q_{1x_2}(u, x_1, x_2) \\ 0 & +\alpha x_1 (g_{1x_1}(u, x_1) - q_{1x_1}(u, x_1)) & -\alpha x_1 q_{1x_2}(u, x_1, x_2) \\ 0 & -\alpha x_2 q_{2x_1}(x_1, x_2) & x_2 (g_{2x_2}(x_2) - q_{2x_2}(x_1, x_2)) \\ & & +g_2(x_2) - q_2(x_1, x_2) \end{pmatrix}.$$

Una vez calculada, se evalúa en cada uno de los equilibrios. La matriz evaluada en  $F_0$  es

$$\begin{pmatrix} h(0, 0) & 0 & 0 \\ 0 & \alpha g_1(0, 0) & 0 \\ 0 & 0 & g_2(0) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_0(\lambda) = (\lambda - h(0, 0))(\lambda - \alpha g_1(0, 0))(\lambda - g_2(0)).$$

Dado que las tres raíces  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  y  $\lambda_3$  son positivas, se concluye que  $F_0$  es inestable en las tres direcciones.

La matriz de Jacobi evaluada en  $F_1$  es

$$\begin{pmatrix} h(0, K_1(0)) & 0 & 0 \\ \alpha K_1(0)g_{1u}(0, K_1(0)) & \alpha K_1(0)g_{1x_1}(0, K_1(0)) & -\alpha K_1(0)q_{1x_1}(0, K_1(0), 0) \\ 0 & 0 & g_2(0) - q_2(K_1(0), 0) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_1(\lambda) = (\lambda - h(0, K_1(0)))(\lambda - \alpha K_1(0)g_{1x_1}(0, K_1(0)))(\lambda + q_2(K_1(0), 0) - g_2(0)),$$

por lo que, se concluye que  $F_1$  es inestable en la dirección  $u$ , estable en la  $x_1$  y, dependiendo si  $q_2(K_1(0), 0) - g_2(0)$  es positivo o negativo, es estable o no en la dirección  $x_2$ . En cualquier caso,  $F_1$  es un punto silla.

La matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $F_2$  es

$$\begin{pmatrix} h(0, 0) & 0 & 0 \\ 0 & \alpha(g_1(0, 0) - q_1(0, 0, K_2)) & 0 \\ 0 & -K_2 q_{1x_1}(0, K_2) & K_2 g_{2x_2}(K_2) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_2(\lambda) = (\lambda - h(0, 0)) (\lambda - \alpha(g_1(0, 0) - q_1(0, 0, K_2))) (\lambda - K_2 g_{2x_2}(K_2)),$$

lo que conduce a que el equilibrio  $F_2$  sea inestable en la dirección  $u$ , estable en la  $x_2$  y, dependiendo si  $g_1(0, 0) - q_1(0, 0, K_2)$  es positivo o negativo, se concluye si es estable o no en la dirección  $x_1$ . De cualquier manera,  $F_2$  es un punto silla.

La matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $F_3$  es

$$\begin{pmatrix} L(0)h_u(L(0), 0) & L(0)h_{x_1}(L(0), 0) & 0 \\ 0 & -\alpha g_1(L(0), 0) & 0 \\ 0 & 0 & g_2(0) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_3(\lambda) = (\lambda - L(0)h_u(L(0), 0)) (\lambda + \alpha g_1(L(0), 0)) (\lambda - g_2(0)),$$

por lo que se concluye que  $F_3$  es un punto silla, es decir, estable en dirección  $u$  e inestable en las direcciones  $x_1$  y  $x_3$ .

La matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $F_4$  es

$$\begin{pmatrix} L(0)h_u(L(0), 0) & L(0)h_{x_1}(L(0), 0) & 0 \\ 0 & \alpha(g_1(L(0), 0) - q_1(L(0), 0, K_2)) & 0 \\ 0 & -K_2 q_{2x_1}(0, K_2) & K_2 q_{2x_2}(K_2) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_4(\lambda) = \left( \lambda - L(0)h_u(L(0), 0) \right) \left( \lambda - \alpha \left( g_1(L(0), 0) - q_1(L(0), 0, K_2) \right) \right) \left( \lambda - K_2 q_{2x_2}(K_2) \right),$$

por lo que este equilibrio es estable en las direcciones  $u$  y  $x_2$  y, dependiendo del signo de  $g_1(L(0), 0) - q_1(L(0), 0, K_2)$ , estable o inestable en la dirección  $x_1$ .

La matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $F_5$  es

$$\begin{pmatrix} h(0, x_1) & 0 & 0 \\ \alpha \hat{x}_1 (g_{1u}(0, \hat{x}_1) - q_{1u}(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)) & \alpha \hat{x}_1 (g_{1x_1}(0, \hat{x}_1) - q_{1x_1}(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)) & -\alpha \hat{x}_1 q_{1x_2}(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2) \\ 0 & -\hat{x}_2 q_{2x_1}(\hat{x}_1, \hat{x}_2) & \hat{x}_2 (g_{2x_2}(\hat{x}_2) - q_{2x_2}(\hat{x}_1, \hat{x}_2)) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_5(\lambda) = \left( \lambda - h(0, x_1) \right) \left( \lambda^2 - \left( \alpha \hat{x}_1 (g_{1x_1}(0, \hat{x}_1) - q_{1x_1}(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)) + \hat{x}_2 (g_{2x_2}(\hat{x}_2) - q_{2x_2}(\hat{x}_1, \hat{x}_2)) \right) \lambda + \alpha \hat{x}_1 \hat{x}_2 \left( (g_{1x_1}(0, \hat{x}_1) - q_{1x_1}(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2)) (g_{2x_2}(\hat{x}_2) - q_{2x_2}(\hat{x}_1, \hat{x}_2)) - q_{1x_2}(0, \hat{x}_1, \hat{x}_2) q_{2x_1}(\hat{x}_1, \hat{x}_2) \right) \right),$$

por lo que se concluye que  $F_5$  es inestable en dirección  $u$ . En el plano  $x_1 x_2$ ,  $F_5$  puede ser asintóticamente estable, o bien, un punto silla. Todo dependerá de las raíces del polinomio de segundo grado que aparece como segundo factor en  $Q_5(\lambda)$ .

La matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $F_6$  es

$$\begin{pmatrix} \tilde{u} h_u(\tilde{u}, \tilde{x}_1) & \tilde{u} h_{x_1}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) & 0 \\ \alpha \tilde{x}_1 g_{au}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) & \alpha \tilde{x}_1 g_{1x_1}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) & -\alpha \tilde{x}_1 q_{1x_2}(\tilde{u}, \tilde{x}_1, 0) \\ 0 & 0 & g_2(0) - q_2(\tilde{x}_1, 0) \end{pmatrix}$$

y su polinomio característico es

$$Q_6(\lambda) = \left( \lambda - g_2(0) + q_2(\tilde{x}_1, 0) \right) \left( \lambda^2 - \left( \tilde{u}h_u(\tilde{u}, \tilde{x}_1) + \alpha\tilde{x}_1g_{1x_1}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) \right) \lambda + \alpha\tilde{u}\tilde{x}_1 \left( h_u(\tilde{u}, \tilde{x}_1)g_{1x_2}(\tilde{u}, \tilde{x}_2) - h_{x_1}(\tilde{u}, \tilde{x}_1)g_{1u}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) \right) \right),$$

por lo que, se concluye que este equilibrio es estable o no en dirección  $x_2$ , todo depende del signo de  $g_2(0) - q_2(\tilde{x}_1, 0)$ . En el plano  $ux_1$ , si  $g_{1u}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) \leq 0$ , entonces  $F_6$  es asintóticamente estable. Sin embargo, si  $g_{1u}(\tilde{u}, \tilde{x}_1) > 0$ , entonces  $F_6$  puede ser estable o punto silla, hecho que dependerá del signo de los demás términos.

La matriz de Jacobi evaluada en el equilibrio  $F_7$  es

$$\begin{pmatrix} u^*h_u(u^*, x_1^*) & u^*h_{x_1}(u^*, x_1^*) & 0 \\ \alpha x_1^* \Omega_1 & \alpha x_1^* \Omega_2 & -\alpha x_1^* q_{1x_2}(u^*, x_1^*, x_2^*) \\ 0 & -x_2^* q_{2x_1}(x_1^*, x_2^*) & x_2^* g_{2x_2}(x_2^*) - x_2^* q_{2x_2}(x_1^*, x_2^*) \end{pmatrix}$$

donde  $\Omega_1 = g_{1u}(u^*, x_1^*) - q_{1u}(u^*, x_1^*, x_2^*)$  y  $\Omega_2 = g_{1x_1}(u^*, x_1^*) - q_{1x_1}(u^*, x_1^*, x_2^*)$ . Además, su polinomio característico es

$$Q_7(\lambda) = \lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3$$

donde

$$\begin{aligned} a_1 &= \left( u^*h_u + \alpha x_1^*(g_{1x_1} - q_{1x_1}) + x_2^*(g_{2x_2} - q_{2x_2}) \right), \\ a_2 &= u^*h_u \left( \alpha x_1^*(g_{1x_1} - q_{1x_1}) + x_2^*(g_{2x_2} - q_{2x_2}) \right) \\ &\quad + \alpha x_1^* x_2^* \left( (g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) - q_{1x_1} q_{2x_2} \right) \\ &\quad - \alpha u^* x_1^* h_{x_1}(g_{1x_1} - q_{1x_1}) \quad \text{y} \\ a_3 &= \alpha u^* x_1^* x_2^* \left( h_u \left( (g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) - q_{1x_1} q_{2x_2} \right), \right. \\ &\quad \left. - h_{x_1}(g_{1x_1} - q_{1x_1})(g_{2x_2} - q_{2x_2}) \right), \end{aligned}$$

donde todas las funciones están evaluadas en  $u^*, x_1^*$  o en  $x_2^*$  según sea el caso. Al usar el criterio Routh-Hurwitz, se concluye que  $F_7$  es asintóticamente estable si y solamente si  $a_1 > 0$ ,  $a_3 > 0$  y  $a_1 a_2 > a_3$ .

En la siguiente sección presentaremos un ejemplo sencillo donde se podrá apreciar algunas de las propiedades vistas previamente.

### 3.3.2. Un modelo hormiga-planta-competidor

En esta sección, se estudiará una relación mutualista entre dos especies, la cual será estabilizada por una tercera. Ésta fungirá con el papel de una especie competidora del otro mutualista y contendrá por los recursos que favorezcan su crecimiento poblacional. Concretamente, se formulará un modelo para la mirmecocoria, es decir, la interacción entre las diásporas de algunas plantas herbáceas y sus dispersores, las hormigas (*Formicidae*) (Heithaus [36]).

La dispersión de las diásporas de algunas especies herbáceas, tales como la mayoría de las especies de *Viola* (Beatie y Lyons [9]), *Carex pedunculata* (Handel *et al.* [31]) y *Trillium grandiflora* (Gates [22]), poseen un fuerte vínculo con algunas especies de hormigas. Varias muestran morfologías altamente llamativas, por lo que son recolectadas para después ser llevadas a los nidos.

Aunque en la mirmecocoria se muestra una relación un tanto obligada por parte de las especies herbáceas, las hormigas no poseen un alto grado de dependencia como aquéllas. La ventaja que toman de la interacción es alimenticia, puesto que los elaiosomas son una fuente importante de los diglicéridos para las hormigas. Sin embargo, existen otras fuentes de mayor importancia como los insectos muertos (Dadd [16]). Por tal razón, el proceso de dispersión de diásporas tiene un pequeño efecto positivo en las hormigas.

Para el caso de las especies herbáceas, Handel [31] mostró que, aun con mirmecocoria, *Carex pedunculata* no compite favorablemente con otras especies de *Carex*, es decir, se presentó una disminución de nuevos brotes en *C. pedunculata*. De igual manera para su peso neto, éste se redujo considerablemente. Dado los factores desfavorables, *C. pedunculata* utiliza a la dispersión de diásporas como una salida a la competencia. Por tal motivo, la mirmecocoria, ayuda a *C. pedunculata* a actuar como una especie fugitiva.

Una vez explicado el proceso de dispersión de semillas y los beneficios para todas las especies involucradas, procederemos a plantear el modelo adecuado para describir su dinámica de competidor-mutualista-competidor. Éste, como otros que hemos planteado aquí, se basará en suposiciones, las más importantes son:

1. La población de hormigas, en ausencia de mirmecocoria, crece en forma logística.

2. Cuando todas las especies están presentes, disponen de recursos limitados, por lo que hay competencia intraespecífica.
3. Las especies se encuentran en un medio homogéneo.
4. Cuando todas de las especies herbáceas están presentes, se desfavorece el crecimiento de cada una, en una razón propocional al número de encuentros por unidad de tiempo entre las especies involucradas en la competencia.

El sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que incorporan estas suposiciones es

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \frac{r_1 x_1}{k_1} (k_1 - x_1 + \alpha_{12} x_2) \\ \dot{x}_2 &= \frac{r_2 x_2}{k_2} (k_2 + \alpha_{21} x_1 - x_2 - \alpha_{23} x_3) \\ \dot{x}_3 &= \frac{r_3 x_3}{k_3} (k_3 - x_3 - \alpha_{32} x_2), \end{aligned} \quad (3.22)$$

donde  $x_1$  es la densidad poblacional del número de trabajadores hormigas que activamente transportan semillas.  $x_2$  y  $x_3$  son las densidades poblacionales de diásporas de la especie *Carex pedunculata* que son transportadas y de un competidor (*C. plantaginea*), respectivamente.  $r_1$ ,  $r_2$  y  $r_3$  denotan la tasa de crecimiento intrínseco para cada especie.  $k_1$ ,  $k_2$  y  $k_3$  representan la capacidad de carga de cada especie. Finalmente, los términos  $\alpha_{12}$ ,  $\alpha_{21}$ ,  $\alpha_{23}$  y  $\alpha_{32}$  describen las influencia que reciben las especies de su contraparte, sea ésta la especie herbácea mutualista o la competidora. Es decir,  $\alpha_{ij}$  con  $i \neq j$ , denota la intensidad de la interacción.

Antes de llevar a cabo el análisis cualitativo del sistema(3.22) es conveniente reescalar las variables a fin de reducir el número de los pámetros que en él aparecen. Así, definamos  $a_{11}$ ,  $a_{22}$ ,  $a_{33}$ ,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  y  $\beta_4$  como

$$\begin{aligned} a_{11} &= \frac{r_1}{k_1}, \quad a_{22} = \frac{r_2}{k_2}, \quad a_{33} = \frac{r_3}{k_3}, \quad \beta_1 = \frac{\alpha_{12} r_1}{k_1}, \quad \beta_2 = \frac{\alpha_{21} r_2}{k_2}, \\ \beta_3 &= \frac{\alpha_{23} r_2}{k_2} \quad \text{y} \quad \beta_4 = \frac{\alpha_{32} r_3}{k_3} \end{aligned}$$

En estos términos, el sistema (3.22) se reescribe así

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 (r_1 - a_{11} x_1 + \beta_1 x_2) \equiv f_1(x_1, x_2, x_3) \\ \dot{x}_2 &= x_2 (r_2 + \beta_2 x_1 - a_{22} x_2 - \beta_3 x_3) \equiv f_2(x_1, x_2, x_3) \\ \dot{x}_3 &= x_3 (r_3 - a_{33} x_3 - \beta_4 x_2) \equiv f_3(x_1, x_2, x_3) \end{aligned} \quad (3.23)$$

Para determinar algunas de sus características de estabilidad del sistema (3.23), se realizará un análisis local, para lo cual se determinan sus puntos de equilibrio. Éstos son obtenidos mediante el método ya conocido, es decir, se resuelve el sistema  $f_i(x_1, x_2, x_3) = 0$  con  $i = 1, 2, 3$ . Los puntos resultantes son:

$$P_0 = (0, 0, 0), P_1 = \left(0, \frac{a_{33}r_2 - r_3\beta_3}{a_{22}a_{33} + \beta_3\beta_4}, \frac{a_{22}r_3 + r_2\beta_4}{a_{22}a_{33} + \beta_3\beta_4}\right), P_2 = \left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0, 0\right),$$

$$P_3 = \left(0, \frac{r_2}{a_{22}}, 0\right), P_4 = \left(\frac{a_{22}r_1 + r_2\beta_1}{a_{11}a_{33} - \beta_1\beta_2}, \frac{a_{11}r_2 + r_1\beta_2}{a_{11}a_{22} - \beta_1\beta_2}, 0\right),$$

$$P_5 = \left(0, 0, \frac{r_3}{a_{33}}\right), P_6 = \left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0, \frac{r_3}{a_{33}}\right) \text{ y } P_7 = (\bar{x}_1, \bar{x}_2, \bar{x}_3)$$

con

$$\begin{aligned}\bar{x}_1 &= \frac{a_{22}a_{33}r_1 + a_{33}r_2\beta_1 - r_3\beta_1\beta_4r_1\beta_3^2}{a_{11}a_{22}a_{33} - a_{33}\beta_1\beta_2 + a_1\beta_3\beta_4} \\ \bar{x}_2 &= \frac{a_{11}a_{33}r_2 + a_{33}r_1\beta_2 - a_{11}r_3\beta_3}{a_{11}a_{22}a_{33} - a_{33}\beta_1\beta_2 + a_1\beta_3\beta_4} \\ \bar{x}_3 &= \frac{a_{11}a_{22}r_3 - r_3\beta_1\beta_2 + a_{11}r_2\beta_4 + r_1\beta_2\beta_4}{a_{11}a_{22}a_{33} - a_{33}\beta_1\beta_2 + a_1\beta_3\beta_4}.\end{aligned}$$

Nótese que una condición para que  $P_7$  exista, es que el denominador de las expresiones  $\bar{x}_i$  sean diferentes de cero, cosa que supondremos.

A continuación, se determinará el tipo de estabilidad de cada equilibrio. Para ello, primeramente se calculará la matriz de Jacobi asociada al sistema (3.23) en cualquier punto  $(x_1, x_2, x_3)$ . Ésta es

$$M(x_1, x_2, x_3) = \begin{pmatrix} r_1 - 2a_{11}x_1 + \beta_1x_2 & \beta_1x_1 & 0 \\ \beta_2x_2 & r_2 + \beta_2x_1 - 2a_{22}x_2 - \beta_3x_3 & -\beta_3x_2 \\ 0 & -\beta_4x_2 & r_3 - 2a_{33}x_3 - \beta_4x_2 \end{pmatrix}.$$

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_0$ , obtenemos

$$M(P_0) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 & 0 \\ 0 & r_2 & 0 \\ 0 & 0 & r_3 \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico está dado por

$$Q_0(\lambda) = (\lambda - r_1)(\lambda - r_2)(\lambda - r_3),$$

cuyas raíces son reales y positivas. Por lo que se concluye que  $P_0$  es inestable.

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_1$ , obtenemos

$$M(P_1) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 & 0 \\ \beta_2 x_2^* & r_2 - 2a_{22}x_2^* & -\beta_3 x_2^* \\ 0 & \beta_4 x_2^* & r_3 - 2a_{33}x_3^* - \beta_4 x_2^* \end{pmatrix},$$

donde  $x_2^* = \frac{a_{33}r_2 - r_3\beta_3}{a_{22}a_{33} + \beta_3\beta_4}$  y  $x_3^* = \frac{a_{22}r_3 + r_2\beta_4}{a_{22}a_{33} + \beta_3\beta_4}$ . El polinomio característico asociado a  $M(P_1)$ , está determinado por

$$Q_1(\lambda) = (\lambda - r_1)(\lambda^2 + A_1\lambda + A_2)$$

donde

$$\begin{aligned} A_1 &= -r_2 - r_3 + 2a_{22}x_2^* + 2a_{33}x_3^* + x_2^*\beta_4 \\ A_2 &= r_2r_3 - 2a_{22}r_3x_2^* - 2a_{33}r_2x_3^* + 4a_{22}a_{33}x_2^*x_3^* - r_2x_2^*\beta_4 \\ &\quad + 2a_{22}x_2^{*2}\beta_4 + x_2^{*2}\beta_3\beta_4, \end{aligned}$$

donde todas las constantes son positivas. Los valores propios asociados a la matriz  $M(P_1)$  son:

$$\lambda_1 = r_1 \quad y \quad \lambda_{2,3} = \frac{-A_1 \pm \sqrt{A_1^2 - 4A_2}}{2},$$

lo que conduce a que el equilibrio  $P_1$  atrae en la dirección  $x_2$ ; mientras que repele en las direcciones  $x_1$  y  $x_3$ , si  $A_2 < 0$ . Por tanto,  $P_1$  es punto silla.

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_2$ , obtenemos

$$M(P_2) = \begin{pmatrix} -r_1 & \beta_1 \frac{r_1}{a_{11}} & 0 \\ 0 & r_2 + \beta_2 \frac{r_1}{a_{11}} & 0 \\ 0 & 0 & r_3 \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico es

$$Q_2(\lambda) = (\lambda + r_1) \left( \lambda - r_2 - \beta_2 \frac{r_1}{a_{11}} \right) (\lambda - r_3),$$

por lo que, se concluye que  $P_2$  es, al menos, inestable en una variedad de dimensión dos. A saber, aquella cuya aproximación local es el plano generado por los vectores

propios asociados a  $\lambda_2$  y  $\lambda_3$ . Por lo tanto, se concluye que el punto en cuestión, es del tipo silla.

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_3$ , obtenemos

$$M(P_3) = \begin{pmatrix} r_1 + \beta_1 \frac{r_2}{a_{22}} & 0 & 0 \\ \beta_2 \frac{r_2}{a_{22}} & -r_2 & \beta_3 \frac{r_2}{a_{22}} \\ 0 & \beta_4 & r_3 - \beta_4 \frac{r_2}{a_{22}} \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico está dado por

$$Q_3(\lambda) = \left( \lambda - r_1 + \beta_1 \frac{r_2}{a_{22}} \right) \left( \lambda^2 - \left( r_2 - r_3 + \beta_4 \frac{r_2}{a_{22}} \right) \lambda - r_2 r_3 + \beta_4 \frac{r_2^2}{a_{22}} + \beta_3 \beta_4 \left( \frac{r_2}{a_{22}} \right)^2 \right),$$

por lo que, los valores propios son:  $\lambda_1 = r_1 - \beta_1 \frac{r_2}{a_{22}}$  y

$$\lambda_{2,3} = \frac{1}{2} \left( r_3 - r_2 \beta_4 \frac{r_2}{a_{22}} \pm \left( \left( r_2 - r_3 + \beta_4 \frac{r_2}{a_{22}} \right)^2 - 4 \left( r_2 \beta_4 \frac{r_2^2}{a_{22}} - r_2 r_3 + \left( \frac{r_2}{a_{22}} \right)^2 \beta_3 \beta_4 \right) \right)^{\frac{1}{2}} \right),$$

lo que conduce a que, por lo menos repele en dirección  $x_1$ , si  $\beta_1 \frac{r_2}{a_{22}} > r_1$ . La parte real de  $\lambda_2$  y  $\lambda_3$  es  $\frac{1}{2} \left( r_3 - r_2 \beta_4 \frac{r_2}{a_{22}} \right)$ , por lo que si ésta es negativa, entonces el sistema tendría una variedad estable de dimensión dos.

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_4$ , obtenemos

$$M(P_4) = \begin{pmatrix} r_1 - 2a_{11}\hat{x}_1 + \beta_1\hat{x}_2 & \beta_1\hat{x}_1 & 0 \\ \beta_2\hat{x}_2 & r_2 + \beta_2\hat{x}_1 - 2a_{22}\hat{x}_2 & -\beta_3\hat{x}_2 \\ 0 & \beta_4\hat{x}_2 & r_3 - \beta_4\hat{x}_2 \end{pmatrix},$$

donde  $\hat{x}_1 = \frac{a_{22}r_1 + r_2\beta_1}{a_{11}a_{33} - \beta_1\beta_2}$  y  $\hat{x}_2 = \frac{a_{11}r_2 + r_1\beta_2}{a_{11}a_{22} - \beta_1\beta_2}$ . Además su polinomio característico es de la forma

$$Q_4(\lambda) = \lambda^3 + B_1\lambda^2 + B_2\lambda + B_3,$$

donde

$$B_1 = r_1 + r_2 + r_3 - a_{11}\hat{x}_1 + \beta_1\hat{x}_2 - 2a_{22}\hat{x}_2 + \hat{x}_1\beta_2 - \hat{x}_2\beta_4$$

$$\begin{aligned}
B_2 = & -r_1r_2 - r_1r_3 - r_2r_3 + a_{11}r_2x_1 + a_{11}r_3x_1 + 2a_{22}r_1\hat{x}_2 - \beta_1r_2\hat{x}_2 - \beta_1r_3\hat{x}_2 \\
& + 2a_{22}r_3\hat{x}_2 - 2a_{11}a_{22}\hat{x}_1\hat{x}_2 + 2\beta_1a_{22}\hat{x}_2^2 - r_1\hat{x}_1\beta_2 - r_3\hat{x}_1\beta_2 + a_{11}\hat{x}_1^2\beta_2 \\
& + r_1\hat{x}_2\beta_4 + r_2\hat{x}_2\beta_4 - a_{11}\hat{x}_1\hat{x}_2\beta_4 + \beta_1\hat{x}_2^2\beta_4 - 2a_{22}\hat{x}_2^2\beta_4 + \\
& \hat{x}_1\hat{x}_2\beta_2\beta_4 - \hat{x}_2^2\beta_3\beta_4
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
B_3 = & -r_1r_2r_3 + a_{11}r_2r_3\hat{x}_1 + 2a_{22}r_1r_3\hat{x}_2 - \beta_1r_2r_3\hat{x}_2 \\
& - 2a_{11}a_{22}r_3\hat{x}_1x_2 + 2\beta_1a_{22}r_3\hat{x}_2^2 - r_1r_3\hat{x}_1\beta_2 + a_{11}r_3\hat{x}_1^2\beta_2 \\
& + r_1r_2\hat{x}_2\beta_4 - a_{11}r_2\hat{x}_1\hat{x}_2\beta_4 - 2a_{22}r_1\hat{x}_2^2\beta_4 + \beta_1r_2\hat{x}_2^2\beta_4 \\
& + 2a_{11}a_{22}\hat{x}_1\hat{x}_2^2\beta_4 - 2\beta_1a_{22}\hat{x}_2^3\beta_4 + r_1\hat{x}_1\hat{x}_2\beta_2\beta_4 \\
& - a_{11}\hat{x}_1^2\hat{x}_2\beta_2\beta_4 - r_1\hat{x}_2^2\beta_3\beta_4 + a_{11}\hat{x}_1\hat{x}_2^2\beta_3\beta_4 \\
& - \beta_1\hat{x}_2^3\beta_3\beta_4,
\end{aligned}$$

donde todas las constantes son positivas. Al aplicar el criterio de Routh-Hurwitz, se concluye que  $P_4$  es asintóticamente estable si y solamente si  $B_1 > 0$ ,  $B_2 > 0$  y  $B_1B_2 > B_3$ .

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_5$ , obtenemos

$$M(P_5) = \begin{pmatrix} r_1 & 0 & 0 \\ 0 & r_2 - \beta_3 \frac{r_3}{a_{33}} & 0 \\ 0 & 0 & -r_3 \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico es

$$Q_5(\lambda) = (\lambda - r_1) \left( \lambda - r_2 + \beta_3 \frac{r_3}{a_{33}} \right) (\lambda + r_3),$$

por tanto, cualquiera que sea el signo de  $r_2 - \beta_3 \frac{r_3}{a_{33}}$  se concluye que  $P_5$  es inestable en una dirección, lo que conduce a que este equilibrio sea punto silla.

Al evaluar la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_6$ , obtenemos

$$M(P_6) = \begin{pmatrix} -r_1 & \beta_1 \frac{r_1}{a_{11}} & 0 \\ 0 & \beta_2\beta_3 \frac{r_1}{a_{11}} - \beta_3 \frac{r_3}{a_{33}} & 0 \\ 0 & 0 & -r_3 \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico es

$$Q_6(\lambda) = (\lambda + r_1) \left( \lambda - \beta_2\beta_3 \frac{r_1}{a_{11}} + \beta_3 \frac{r_3}{a_{33}} \right) (\lambda + r_3),$$

por tanto, se concluye que  $P_6$  repele en las direcciones de  $x_1$  y  $x_3$  y, dependiendo si  $\beta_2\beta_3\frac{r_1}{a_{11}} > \beta_3\frac{r_3}{a_{33}}$  o  $\beta_2\beta_3\frac{r_1}{a_{11}} < \beta_3\frac{r_3}{a_{33}}$ , atrae o repele en la dirección  $x_2$ , respectivamente.

Evaluando la matriz  $M$  en el equilibrio  $P_7$ , obtenemos

$$M(P_7) = \begin{pmatrix} r_1 - a_{11}\bar{x}_1 + \beta_1\bar{x}_2 & \beta_1\bar{x}_1 & 0 \\ \beta_2\bar{x}_2 & r_2 + \beta_2\bar{x}_1 - 2a_{22}\bar{x}_2 - \beta_3\bar{x}_3 & -\beta_3\bar{x}_2 \\ 0 & \beta_4\bar{x}_2 & r_3 - 2a_{33}\bar{x}_3 - \beta_4\bar{x}_2 \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico es

$$Q_7(\lambda) = \lambda^3 + C_1\lambda^2 + C_2\lambda + C_3,$$

donde

$$\begin{aligned} C_1 &= r_1 + r_2 + r_3 - a_{11}\bar{x}_1 + \beta_1\bar{x}_2 - 2a_{22}\bar{x}_2 - 2a_{33}\bar{x}_3 + \bar{x}_1\beta_2 - \bar{x}_3\beta_3 - \bar{x}_2\beta_4 \\ C_2 &= -r_1r_2 - r_1r_3 - r_2r_3 + a_{11}r_2\bar{x}_1 + a_{11}r_3\bar{x}_1 + 2a_{22}r_1\bar{x}_2 - \beta_2r_2\bar{x}_2 - \beta_1r_3\bar{x}_2 \\ &\quad + 2a_{22}r_3\bar{x}_2 - 2a_{11}a_{22}\bar{x}_1\bar{x}_2 + 2\beta_1a_{22}\bar{x}_2^2 + 2a_{33}r_1\bar{x}_3 + 2a_{33}r_2\bar{x}_3 - r_3\bar{x}_1\beta_2 \\ &\quad - 2a_{11}a_{33}\bar{x}_1\bar{x}_3 + 2\beta_1a_{33}\bar{x}_2\bar{x}_3 - 4a_{22}a_{33}\bar{x}_2\bar{x}_3 - r_1\bar{x}_1\beta_2 - \bar{x}_2^2\beta_3\beta_4 \\ &\quad + a_{11}\bar{x}_1^2\beta_2 + 2a_{33}\bar{x}_1\bar{x}_3\beta_2 + r_1\bar{x}_3\beta_3 + r_3\bar{x}_3\beta_3 - a_{11}\bar{x}_1\bar{x}_3\beta_3 + \beta_1\bar{x}_2\bar{x}_3\beta_3 \\ &\quad - 2a_{33}\bar{x}_3^2\beta_3 + r_2\bar{x}_2\beta_4 - a_{11}\bar{x}_1\bar{x}_2\beta_4 + \beta_1\bar{x}_2^2\beta_4 - 2a_{22}\bar{x}_2^2\beta_4 - \bar{x}_2\bar{x}_3\beta_3\beta_4 \\ &\quad + \bar{x}_1\bar{x}_2\beta_2\beta_4 + r_1\bar{x}_2\beta_4 \\ C_3 &= -r_1r_2r_3 + a_{11}r_2r_3\bar{x}_1 + 2a_{22}r_1r_3\bar{x}_2 - \beta_1r_2r_3\bar{x}_2 - 2a_{11}a_{22}r_3\bar{x}_1\bar{x}_2 \\ &\quad + 2\beta_1a_{22}r_3\bar{x}_2^2 + 2a_{33}r_1r_2\bar{x}_3 - 2a_{11}a_{33}r_2\bar{x}_1\bar{x}_3 - 4a_{22}a_{33}r_1\bar{x}_2\bar{x}_3 \\ &\quad + 2\beta_1a_{33}r_2\bar{x}_2\bar{x}_3 + 4a_{11}a_{22}a_{33}\bar{x}_1\bar{x}_2\bar{x}_3 - 4\beta_1a_{22}a_{33}\bar{x}_2^2\bar{x}_3 - r_1r_3\bar{x}_1\beta_2 \\ &\quad + 2a_{33}r_1\bar{x}_1\bar{x}_3\beta_2 - 2a_{11}a_{33}\bar{x}_1^2\bar{x}_3\beta_2 + r_1r_3\bar{x}_3\beta_3 - a_{11}r_3\bar{x}_1\bar{x}_3\beta_3 \\ &\quad + \beta_1r_3\bar{x}_2\bar{x}_3\beta_3 - 2a_{33}r_1\bar{x}_3^2\beta_3 + 2a_{11}a_{33}\bar{x}_1\bar{x}_3^2\beta_3 - 2\beta_1a_{33}\bar{x}_2\bar{x}_3^2\beta_3 \\ &\quad - a_{11}r_2\bar{x}_1\bar{x}_2\beta_4 - 2a_{22}r_1\bar{x}_2^2\beta_4 + \beta_1r_2\bar{x}_2^2\beta_4 + 2a_{11}a_{22}\bar{x}_1\bar{x}_2^2\beta_4 + r_1r_2\bar{x}_2\beta_4 \\ &\quad - 2\beta_1a_{22}\bar{x}_2^3\beta_4 + r_1\bar{x}_1\bar{x}_2\beta_2\beta_4 - a_{11}\bar{x}_1^2\bar{x}_2\beta_2\beta_4 - r_1\bar{x}_2^2\beta_3\beta_4 + a_{11}\bar{x}_1\bar{x}_2^2\beta_3\beta_4 \\ &\quad - \beta_1\bar{x}_2^3\beta_3\beta_4 - r_1\bar{x}_2\bar{x}_3\beta_3\beta_4 + a_{11}\bar{x}_1\bar{x}_2\bar{x}_3\beta_3\beta_4 - \beta_1\bar{x}_2^2\bar{x}_3\beta_3\beta_4 + a_{11}r_3\bar{x}_1^2\beta_2, \end{aligned}$$

con todas las constantes positivas. Por lo tanto, según el criterio Routh-Hurwitz,  $P_7$  es asintóticamente estable si y solamente si  $C_1 > 0$ ,  $C_2 > 0$  y  $C_1C_2 > C_3$ .

Una vez efectuado el análisis local, el siguiente paso sería llevar a cabo el correspondiente análisis global del sistema (3.23). Por la cantidad de parámetros involucrados, seguro la dinámica es rica. Por ejemplo, una posibilidad es que el punto

de equilibrio  $P_7$  sea un atractor global cosa que podría probarse usando el método el método de Lyapunov. En efecto, al usar los resultados de Goh, expuestos en el Capítulo 2, tenemos que siempre que exista una matriz  $C$  diagonal con elementos de la diagonal positivos de manera que  $(CA + A^tC)$  sea negativa definida. Por lo que  $P_7$  sería globalmente estable.

### Un ciclo heteroclínico

Una vez hecho este análisis del sistema (3.22), a continuación presentamos otro aspecto de la dinámica a la que dan lugar aquéllos. Para esto introducimos la siguiente definición.

**Definición 3.3.2** Sean  $P_1$ ,  $P_2$  y  $P_3$  tres puntos de equilibrio hiperbólico de un sistema autónomo de tres ecuaciones diferenciales y supóngase que existen trayectorias heteroclínicas de tal sistema conectando los equilibrios  $P_1$  con  $P_2$ ,  $P_2$  con  $P_3$  y  $P_3$  con  $P_1$ . A la unión de estas trayectorias le llamaremos ciclo heteroclínico del sistema en cuestión.

Aunque es evidente, no está por demás señalar que un ciclo heteroclínico no es un ciclo límite, pues los puntos de equilibrio son parte de aquél. Sin embargo, al igual que los ciclos límite se les puede caracterizar en términos de su estabilidad, también a los ciclos heteroclínicos se les puede asociar tal característica.

Para el sistema (3.22), la terna de puntos de equilibrios hiperbólicos (de hecho son puntos silla) son:

$$F_1 = \left( \frac{r_1}{a_{11}}, 0, 0 \right), \quad F_2 = \left( 0, \frac{r_2}{a_{22}}, 0 \right) \quad \text{y} \quad F_3 = \left( 0, 0, \frac{r_3}{a_{33}} \right).$$

A fin de hacer el análisis, introduzcamos la siguiente notación:

$$c_{11} = \frac{a_{11}}{r_1}, \quad c_{12} = -\frac{\beta_1}{r_1}, \quad c_{21} = -\frac{\beta_2}{r_2}, \quad c_{22} = \frac{a_{22}}{r_2}, \quad c_{23} = \frac{\beta_3}{r_2},$$

$$c_{33} = \frac{a_{33}}{r_3} \quad \text{y} \quad c_{32} = \frac{\beta_4}{r_3}.$$

En estos términos, el sistema (3.22) toma la forma

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= r_1 x_1 (1 - c_{11} x_1 - c_{12} x_2) \\ \dot{x}_2 &= r_2 x_2 (1 - c_{21} x_1 - c_{22} x_2 - \beta_3 x_3) \\ \dot{x}_3 &= r_3 x_3 (1 - c_{32} x_2 - c_{33} x_3), \end{aligned} \tag{3.24}$$

de igual manera, los puntos de equilibrio  $F_i$ , con  $i = 1, 2, 3$ , se reescriben así

$$F_1 = \left( \frac{1}{c_{11}}, 0, 0 \right), \quad F_2 = \left( 0, \frac{1}{c_{22}}, 0 \right) \quad \text{y} \quad F_3 = \left( 0, 0, \frac{1}{c_{33}} \right).$$

Una vez hechas las sustituciones adecuadas, introduzcamos otra definición.

**Definición 3.3.3** *Por valor propio transversal en  $F_j$  en la dirección  $e_j$  entendemos el número*

$$V^t \Big|_{F_1, e_2} = r_j \left( 1 - \frac{c_{ji}}{c_{ii}} \right) \quad \text{para } i, j = \{1, 2, 3\}; \quad i \neq j. \quad (3.25)$$

Nótese que, dependiendo del término entre paréntesis en (3.25), los valores propios transversales de un equilibrio, pueden ser positivos o negativos. Por ejemplo, los valores propios transversales en  $F_1$  en las direcciones  $e_2$  y  $e_3$  son:

$$V^t \Big|_{F_1, e_2} = r_2 \left( 1 - \frac{c_{21}}{c_{11}} \right) \quad \text{y} \quad V^t \Big|_{F_1, e_3} = r_3 \left( 1 - \frac{0}{c_{11}} \right),$$

respectivamente. Por lo tanto, siempre que  $c_{21} > c_{11}$ , tenemos que  $V^t \Big|_{F_1, e_2} < 0$  y  $V^t \Big|_{F_1, e_3} > 0$ .

Análogamente, los valores propios transversales en  $F_2$  en las direcciones  $e_1$  y  $e_3$  son:

$$V^t \Big|_{F_2, e_1} = r_1 \left( 1 - \frac{c_{12}}{c_{22}} \right) \quad \text{y} \quad V^t \Big|_{F_2, e_3} = r_3 \left( 1 - \frac{c_{32}}{c_{22}} \right).$$

Por consiguiente, si  $c_{32} > c_{22} > c_{12}$ , tenemos que  $V^t \Big|_{F_2, e_1} < 0$  y  $V^t \Big|_{F_2, e_3} > 0$ .

Finalmente, los valores propios transversales en  $F_3$  en las direcciones  $e_1$  y  $e_2$  son:

$$V^t \Big|_{F_3, e_1} = r_1 \left( 1 - \frac{0}{c_{33}} \right) \quad \text{y} \quad V^t \Big|_{F_3, e_2} = r_2 \left( 1 - \frac{\beta_3}{c_{33}} \right).$$

Por lo que, siempre que  $c_{33} < \beta_3$ ,  $V^t \Big|_{F_3, e_1} > 0$  y  $V^t \Big|_{F_3, e_2} < 0$ .

A continuación enunciamos un lema que asegura la existencia de un ciclo heteroclínico para el sistema (3.24).

**Lema 3.3.4** Sean los puntos  $F_i$  puntos silla con un valor propio transversal positivo y otro negativo, de tal manera que todos estén ordenados en un patrón cíclico, es decir que los coeficientes  $c_{ij}$  estén relacionados así:

$$\begin{aligned}c_{31} &> c_{11} > c_{21} \\c_{12} &> c_{22} > c_{32} \\c_{23} &> c_{33} > c_{13},\end{aligned}$$

entonces, para  $r_i > 0$  y  $a_{ii} < 0$  con  $i = \{1, 2, 3\}$ , el sistema (3.24) tiene un ciclo heteroclínico.

En el siguiente teorema<sup>2</sup> se muestra el carácter de estabilidad que poseen los ciclo heteroclínicos.

**Teorema 3.3.5** (tomado de [38])

Sea  $C$  la matriz diagonal asociada al sistema (3.24).

(a) Si el  $\det C > 0$  y

$$\prod_{i=1}^3 \left( \frac{c_{i-1,i}}{c_{ii}} - 1 \right) < \prod_{i=1}^3 \left( 1 - \frac{c_{i+1,i}}{c_{ii}} \right), \quad (3.26)$$

entonces (3.24) es permanente<sup>3</sup>.

(b) Si

$$\prod_{i=1}^3 \left( \frac{c_{i-1,i}}{c_{ii}} - 1 \right) > \prod_{i=1}^3 \left( 1 - \frac{c_{i+1,i}}{c_{ii}} \right), \quad (3.27)$$

entonces el ciclo heteroclínico de (3.24) es un atractor.

En nuestro caso, según lo muestran los cálculos hechos anteriormente, bajo las condiciones sobre los coeficientes  $\beta_3$  y  $c_{ij}$ , con  $i = 1, 2, 3$ , cada puntos de equilibrio,

<sup>2</sup>La demostración de este teorema puede consultarse en [38]

<sup>3</sup>Un sistema dinámico, definido en  $\mathbb{R}^n$ , se llamará permanente, si existe  $\delta > 0$  tal que  $x_i(0) > 0$  para  $i = 1, 2, \dots, n$  entonces

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (\inf x_i(t)) > \delta, \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, n.$$

además de ser punto silla, tiene su par de valores propios transversales: uno positivo y otro negativo. Por tanto, el sistema (3.24) tiene un ciclo heteroclínico estable.

Con objeto de tener una imagen de este aspecto dinámico del sistema (3.24), realizamos una simulación numérica en la región apropiada de los parámetros y consideramos como condición inicial un punto  $(x_1^0, x_2^0, x_3^0)$ , con  $x_i^0 > 0$  para  $i = 1, 2, 3$ , perteneciente al plano  $\mathfrak{P}$  determinado por los equilibrios  $F_1$ ,  $F_2$  y  $F_3$ . El resultado se ilustra en la figura (3.5). En ella, con trazos interrumpidos se ve el ciclo heteroclínico; mientras que con trazos continuos se muestra la trayectoria de (3.24) que parte de  $(x_1^0, x_2^0, x_3^0)$ . Nótese que efectivamente, la trayectoria tiende al ciclo heteroclínico cuando  $t$  aumenta y lo hace en forma de espiral contenida en el plano  $\mathfrak{P}$ . Este comportamiento lo tienen todas las trayectorias de (3.24) cuya condición inicial sea un punto perteneciente al plano  $\mathfrak{P}$  y a la región encerrada por éste.

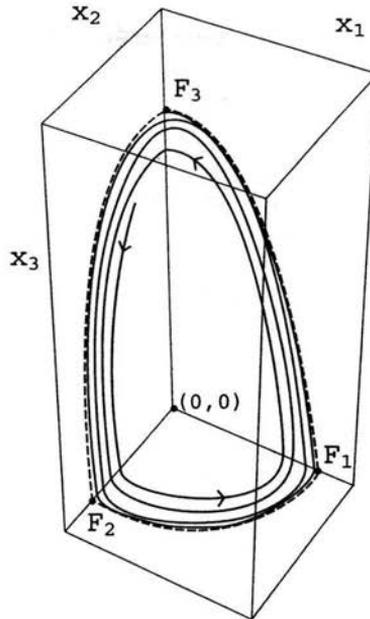
En términos ecológicos, las trayectorias heteroclínicas del sistema (3.24) que forman el ciclo, tienen la siguiente interpretación:

Sea  $P_0$  una condición inicial sobre la trayectoria heteroclínica que conecta  $F_1$  con  $F_3$  y sea  $T_1$  una trayectoria de (3.24) que parte de  $P_0$  y termina en  $F_3$ . Dado que  $T_1$  está contenida en el plano  $x_1x_2$ , la especie denotada por  $x_1$ , cuando  $t \rightarrow \infty$ , reducirá su tamaño poblacional hasta anularse justamente en el equilibrio  $F_3$ ; mientras que la especie denotada  $x_3$ , aumentará su densidad poblacional hasta alcanzar  $\frac{1}{c_{33}}$ . *Mutatis mutandis*, la interpretación de las otras trayectorias heteroclínicas es similar

Para los casos en donde la condición inicial se encuentre sobre la trayectoria heteroclínica que conecta  $F_3$  con  $F_2$  o  $F_2$  con  $F_1$ , se observan comportamientos similares al caso mencionado en líneas anteriores para las especies denotadas por  $x_2$  y  $x_3$ . Es decir, estas especies se extinguirán al aproximarse su respectivo tamaño poblacional a  $F_2$  o  $F_3$ , dependiendo de la situación que se trate.

Mientras que el comportamiento asintótico de las trayectorias de (3.24) con condición inicial  $(x_1^0, x_2^0, x_3^0)$  como dijimos antes, significa que, a la larga, el tamaño poblacional de las tres especies tiende a ser periódica como función del tiempo.

En conclusión, la competencia entre un mutualista y uno que no lo es, tiene más efectos, diferentes entre ellos, que un mutualista y un depredador. En este



**Figura 3.5:** Con línea punteada se muestra el ciclo heteroclínico  $F_1 \rightarrow F_3 \rightarrow F_2 \rightarrow F_1$ . Con línea continua se ilustra una trayectoria del sistema (3.24) que tiende al ciclo  $F_1 \rightarrow F_3 \rightarrow F_2 \rightarrow F_1$ .

modelo, se ha mostrado que un equilibrio en la región factible es posible para dos mutualistas y un competidor. Sin embargo, la introducción de éste, no conlleva a una estabilización del sistema, como en el caso de la depredación. Es decir, la competencia reduce la región de parámetros donde se logra la coexistencia. Por ello, bajo las suposiciones, se sugiere como uno de los efectos que provoca la competencia en las relaciones mutualistas, está la tendencia a desestabilizarlo.

Sin lugar a dudas, con los modelos estudiados en este capítulo, si bien se logra dar pautas para entender cómo es que se afectan las relaciones mutualistas al incluir una tercera especie, no se logra examinar completamente sus dinámicas globales. Por ello y por la falta de datos experimentales, sólo nos podemos dar una idea de cómo es que se limitan los costos y beneficios para cada una de las especies involucradas. Ésta es, justamente, la que proporciona la consideración de interacciones complejas, a decir, depredación-mutualismo y competencia-mutualismo.

Ambas, en términos de los resultados netos obtenidos, podemos decir que resultan beneficiosas y perjudiciosas, respectivamente, para un relación mutualista.

Así, el papel que desempeñe cada una de las especies, será determinante en el tipo de beneficio o costo que se obtenga. Sin embargo, aún falta por explorar cuales son los beneficios y costos al considerar tres especies mutualistas. Algunos de estos ya han sido estudiados de manera muy general en los resultados propuestos por Goh (véase [28]) en el Capítulo 2. Algunas de las consecuencias de éstos, serán listadas en el siguiente y último capítulo que, además de incluirlas, se presentarán las conclusiones de este trabajo, así como los posibles caminos a través de los cuales se podría continuar el estudio de las relaciones mutuamente benéficas.

## Capítulo 4

# Conclusiones

A lo largo de este trabajo hemos estudiado la dinámica asociada a modelos que describen las interacciones mutuamente benéficas. Éstas poseen propiedades particularmente interesantes desde el punto de vista de la modelación matemática. Esto se debe a que el planteamiento de los modelos que las describen, presenta diversas suposiciones que los hacen apearse de manera distinta a la variada fenomenología del mutualismo. Aunque todos ellos describen el intercambio de efectos positivos, unos cuantos incorporan suposiciones que van más allá de la simple consideración de éstos. Pero ¿cuál es la mejor forma de explorar la dinámica básica de este tipo de relaciones?

Ante esta pregunta, se ha sugerido que la mejor manera de estudiar a las relaciones mutualistas no es el considerar modelos que las engloben todas, sino todo lo contrario (véase [79]), es decir, proponer modelos que, basados en premisas “razonables” capturen las características cualitativas de cada tipo. Es así que en este trabajo, se optó por la clasificación más común de esta clase de asociaciones, la de *mutualismos facultativos* y *mutualismos obligados*. Con ella, se observó un desarrollo significativo de los modelos matemáticos.

Desde el primer modelo matemático expuesto en este trabajo (May [59]), se observa una preocupación por ver cómo es que cambian los tamaños poblacionales de las especies involucradas en este tipo de relaciones en periodos largos. A pesar de que en este modelo, basado en las ecuaciones de Lotka-Volterra, no se logra representar correctamente cómo es que las especies interactúan, sí se logra captar la esencia básica de la interacción. Ésta es, la de la disminución de las muertes e incremento de nacimientos en ambas especies. Una de éstas se ve beneficiada a

tal grado que se observa un crecimiento ilimitado, al considerar una tasa de crecimiento constante. Las deficiencias observadas en los modelos tipo Lotka-Volterra para mutualismo, pueden ser superadas al incorporar dentro de un conjunto de suposiciones, unas que regulen los recursos para cada población (Vandeermeer y Boucher [73]).

Al incorporar dichas consideraciones, si bien se logra controlar el crecimiento desmedido, no se garantiza uno controlado. De hecho, dado que el modelo propuesto por Vandeermeer y Boucher (véase [73]), muestra ser altamente dependiente de una relación fuerte entre mutualistas, el desarrollo de su crecimiento poblacional en periodos de tiempo largo podrá ser un ilimitado o limitado. Es decir, si la tasa de beneficios mutuos entre las especies involucradas es mayor que uno, el crecimiento del tamaño poblacional de ambas especies, será ilimitado. En caso contrario, se observará uno limitado. Dicho lo anterior y dada la interacción de mutualismo obligado que presentan las especies, se estudiaron modelos que representan avances significativos para este modelo. Los que resaltan por sus propiedades de estabilidad global son: el propuesto por Soberón y Martínez del Río (véase [67]) y el propuesto por Dean (véase [17]). Ambos modelos proporcionan dinámicas sumamente parecidas. Por tal razón, su estudio es importante.

Estos modelos de mutualismo obligado provienen de suposiciones diferentes y, por tanto, contienen sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias un cuanto distintas. Por lo que uno pensaría que las dinámicas que proporcionan no son parecidas. Sin embargo, en nuestro estudio se observó que, a pesar de esto, sus dinámicas no distan mucho de una equivalencia. Es decir, en ambos se presentaron comportamientos muy semejantes. Entre los que destaca la aparición de dos equilibrios a partir de uno en la región factible de estudio. Este comportamiento se conoce en la literatura como una bifurcación *silla-nodo*. Cabe resaltar que dentro de las suposiciones que los hacen distintos son: la dependencia o no de la densidad de las especies involucradas. Esto es, en la formulación del modelo debido a Dean (véase [17]), se tomaron en cuenta factores que correlacionan directamente la densidad poblacional de las especies con su crecimiento. Caso contrario ocurrió para el modelo que Soberón y Martínez del Río proponen (véase [67]), en donde se optó por consideraciones de independencia de la densidad.

La aplicabilidad de estos modelos a los sistemas de polinización es la ideal. Pues al poseer una dinámica rica, de éstos se pueden desprender conclusiones ecológicas importantes con respecto a las especies y su grado de especialización. La inde-

pendencia de una respecto a la otra estará dada cuando la población de la planta presente una tasa de reproducción alta y una de recompensa baja. Por consiguiente, si estas tasas son bajas y altas, respectivamente, determinarán una especie vegetal especializada. Más aun, si la capacidad de carga para la especie polinizadora es considerablemente mayor a las tasas de reproducción y de recompensa relativa, ésta incrementará el número de especies vegetales con las que pueda sostener una relación mutualista. A este tipo de polinizadores se les considera no especializados. Contrariamente, si poseen capacidades menores en comparación al caso anterior, resulta que se infiere una asociación altamente coevolucionada (especializada), con una o varias especies (Wells [76]).

Los modelos de Soberón y Martínez del Río [67] y Dean [17], como modificaciones del propuesto por Lotka y Volterra, sugieren que el mutualismo deber ser estabilizado por factores externos. Esto se logra, ya sea con la introducción de una tercera especie, incorporando recursos limitados o inhibidores. Para el caso del modelo de Dean (véase [17]), la estabilidad es alcanzada porque al considerar de capacidades de carga dependientes de la densidad poblacional. Por lo tanto, se infiere que las poblaciones necesariamente requerirán de cierto nivel poblacional para que los beneficios de la interacción se hagan presentes. En caso contrario, no se recibirán éstos y por consiguiente, una extinción de las especies involucradas ocurrirá.

Cabe resaltar que dependiendo de la región de parámetros, el modelo propuesto por Dean (véase [17]) describirá a una asociación del tipo facultativo. Este tipo de modelos, como se vio en el Capítulo 2, poseen comportamientos más estables que los obligados. Tal característica es debida a que los individuos de cada especie logran sobrevivir y reproducirse sin la necesidad de relacionarse permanentemente en una interacción como la facultativa. Por tal motivo, los modelos que se enfocan a éstas, incorporan ciertas suposiciones, así como artificios matemáticos para poder describirlos. Con el fin de agrupar resultados, se tomaron modelos representativos de cada uno de los tipos de densidad independiente, alta densidad mutualista y baja densidad mutualista (véase [80]). En ella se hace énfasis en el tipo de relación que existe entre la tasa *per capita* de beneficios del mutualista y su densidad.

Para los modelos de los tipos de densidad independiente y alta densidad mutualista, su estabilidad dependerá de sus magnitudes relativas de la autoregulación dependiente de la densidad que posean y de sus tasas de beneficios mutuos. Es decir, para la existencia de un equilibrio globalmente estable en la región factible, necesariamente las tasas de beneficios mutuos, así como los factores autoregulatorios

rios dependientes de la densidad deberán estar por debajo de cierta cota, la cual, a su vez, dependerá del modelo que se trate. Con ello, se asegura que los tamaños poblacionales no aumenten ilimitadamente.

La baja densidad mutualista, en la que la tasa *per capita* de beneficios para un mutualista se disminuye al aumentar la densidad de éste, puede presentarse en los modelos que describen solamente una relación mutuamente benéfica facultativa. Esto es, cuando los factores dependientes de la densidad no son sobrepasados o cuando la contraparte mutualista presenta un efecto perjudicial en altos niveles poblacionales. En cuanto a estabilidad se refiere, en este tipo de modelos y usando los resultados de los trabajos de Goh (véase [28]), la estabilidad local del punto factible cambia a estabilidad global. Hecho que dependerá de que se logren satisfacer todas las condiciones establecidas de antemano en cada uno de estos resultados que se deseen aplicar.

Un resultado importante de los trabajos de Goh (véase [28]) es la posibilidad de que existan regiones de parámetros, comparativamente menores a los que pudieran aparecer en modelos del tipo de Lotka-Volterra para competencia o presa-depredador con el mismo número de especies que conduzcan a una estabilidad global. Esto apoya la idea de algunos ecólogos quienes sostienen que las relaciones mutualistas, así como las comensalistas, son relativamente menos comunes en la naturaleza como lo pudieran ser las competitivas o las del tipo presa-depredador. Sin embargo, existe una inconsistencia seria entre lo que pasa en la naturaleza y lo que se muestra en estos resultados matemáticos. Uno de ellos es el hecho de que los ecólogos de campo no han logrado medir la frecuencia en que ocurren cada una de las interacciones en la naturaleza.

Sin lugar a dudas, a lo largo de cada uno de los resultados expuestos, se proporciona una cierta inclinación a cuáles son los factores relevantes en una relación interespecífica del tipo mutualista y con ellos, se dan nociones de cómo es que evolucionan en tiempos grandes este tipo de asociaciones. Sin embargo, estos resultados se basan solamente en una interacción entre dos especies, lo que conlleva a que se descarten cadenas tróficas complejas. Por tal razón, en el Capítulo 3, se presentaron modelos que las consideran. Todos ellos se apoyan en premisas, dentro de las cuales destaca: el tipo de beneficio que obtendrán las especies. Es así que se adopta un papel específico para el mutualista en la cadena trófica de que se trate. Para el caso de la depredación, se optó por una, a saber: un mutualista que disuade la depredación de una presa. Para especies en competencia, se eligió una donde el

mutualista inhibe el efecto del competidor. En ambas situaciones, se observaron comportamientos cualitativamente distintos.

Los comportamientos dinámicos que se desprenden de los modelos que describen los sistemas depredación-mutualismo, son un tanto interesantes. Debido a que la incorporación de una tercera especie mutualista, bajo las condiciones descritas en líneas anteriores, provoca una estabilización de este tipo de interacción, es decir, dependiendo de la región parámetros, el depredador y la presa, en ausencia del mutualista, coexisten. Igualmente, se observa en el caso de que el depredador no esté presente, el mutualista y la presa coexisten. Sin embargo, esto no es lo único que sucede en este tipo de asociaciones. Tal hecho, lo constata el trabajo elaborado por Jang [43], en él se presenta un modelo para un sistema herbívoro-planta-polinizador. Éste se basa, en la relación que existe entre estas especies y en los perjuicios que provoca el herbívoro a la planta que, a su vez, pueden rebajar las propiedades llamativas de ésta y con ello, las visitas de realiza la especie polinizadora se disminuyen. Contrariamente a lo que se infiere de este tipo de asociación, las especies coexisten, en una cierta región de parámetros. Lo que se traduce no solamente en una reproducción exitosa de la planta, sino también de las demás especies involucradas.

Para el caso de los modelos de competencia-mutualismo, (véanse [3] y [36]), el resultados que se obtiene es que las especies coexisten, para una región de parámetros comparativamente menor que en el caso de los modelos de depredación-mutualismo. Es decir, la competencia reduce la región de parámetros donde se logra la coexistencia. Con ello, se sugiere como uno de los efectos que provoca la competencia en las relaciones mutualistas, es la tendencia a desestabilizarlo, contrariamente a lo que sucede en los sistemas depredación-mutualismo, en donde la incorporación de la depredación en este tipo de asociaciones, causa un efecto estabilizador.

Sin lugar a dudas, con los modelos propuestos por Addicott, Freedman (véase [3]), Heithaus (véase [36]) y Jang (véase [43]), si bien se logra dar pautas para entender como es que se afectan las relaciones mutualistas al incluir una tercera especie, no se logra examinar completamente sus dinámicas globales. Por ello y por la faltan de datos experimentales, sólo nos podemos dar una idea de como es que se limitan los costos y beneficios para cada una de las especies involucradas en este tipo de interacciones. Ésta es, justamente, la que proporciona la consideración de cadenas tróficas complejas, a decir, depredación-mutualismo y competencia-

mutualismo. Ambas, en términos de los resultados netos obtenidos, podemos decir que resultan beneficiosas y perjudiciales, respectivamente, para un relación mutualista.

Así, el papel que desempeñe cada una de las especies, será determinate en el tipo de beneficio o costo que se obtenga. Sin embargo, aún falta por explorar cuáles son los beneficios y costos al considerar tres especies mutualistas. Algunos de estos ya han sido estudiados de manera muy general en los resultados propuestos por Goh (véase [28]) en el Capítulo 2. Por lo que podemos esperar dinámicas poco complejas. Además, considerando a la coexistencia entre especies como la característica fundamental que se busca, podemos decir que, apoyándonos en los resultados obtenidos para dos especies, la región de parámetros donde se logre aquélla, no será más grande que la mostrada en los sistemas depredación-mutualismo.

En el desarrollo de este trabajo, presentamos solamente un camino por el cual se ha continuado el estudio de las interacciones mutuamente benéficas. Una de las premisas que nos condujo a introducir ecuaciones diferenciales ordinarias como modelos para estudiar las interacciones mutualistas fue que el hábitat es homogéneo. Desde el punto de vista de la modelación matemática, sería importante considerar el hecho de que el lugar donde viven las especies es no homogéneo. Así, la incorporación de la componente espacial puede hacerse de varias formas; una, quizás la clásica, es la de tomar modelos que incluyan difusión. El planteamiento de éstos se hará en términos de las ecuaciones de reacción-difusión.

Como se puede observar, existen varios caminos por dónde seguir líneas nuevas de investigación que nos ayuden a entender los beneficios y perjuicios que reciben las especies en una interacción del tipo mutualista.

## Apéndice A

### La existencia de los equilibrios $E_2$ , $E_3$ , $E_4$ y $E_5$

A continuación presentamos la deducción de los equilibrios  $E_2$ ,  $E_3$ ,  $E_4$  y  $E_5$  a la que se hace referencia en la sección 3.2.1.

Para tener un sistema viable del tipo depredador-presa en ausencia de la especie mutualista  $u$ , debemos tener que  $s/c \in \mathbf{R}(p(u, x))$ , en particular, basta con que  $s/c \in \mathbf{R}(p(0, x))$ . Aquí  $\mathbf{R}$  denota el rango de la función  $p(0, x)$ . Supongamos que existe  $\hat{x}$  tal que  $p(0, \hat{x}) = s/c$ , entonces  $\hat{x} < K(0)$ , en tal caso obtendremos que un segundo equilibrio  $E_2 = (0, \hat{x}, \hat{y})$  existe con

$$\hat{y} = \frac{\alpha \hat{x} g(0, \hat{x})}{p(0, \hat{x})} > 0.$$

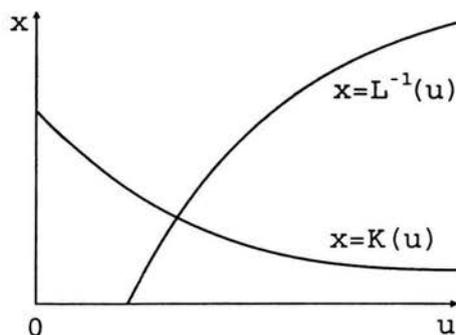
En caso de no existir depredación,  $E_3 = (L(0), 0, 0)$  es siempre un equilibrio. Para que exista un cuarto equilibrio con segunda coordenada positiva, en particular, las funciones  $h(u, x) = g(u, x) = 0$  deberán intersectarse en el primer cuadrante del plano  $ux$ . Esto es equivalente a tener que la gráfica de las funciones<sup>1</sup>

$$\begin{aligned}u &= L(x) \\x &= K(u)\end{aligned}$$

se intersequen para valores positivos de  $u$  y  $x$ . Por (H2), la función  $u = L(x)$  es monótonamente creciente que pasa por  $(L(0), 0)$ . La función  $x = K(u)$ , cuya gráfica pasa por  $(0, k(0))$ , puede decrecer o aumentar. Si  $\frac{\partial g(u, x)}{\partial u} \leq 0$ , entonces la función en cuestión es monótona creciente (véase figura (A.1)),

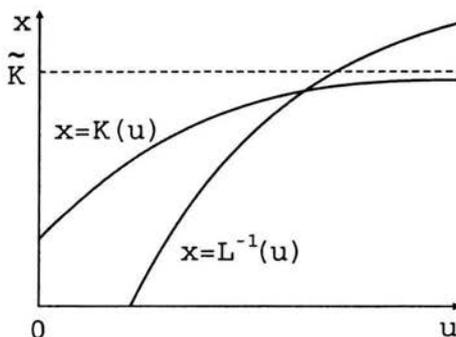
---

<sup>1</sup>Propiamente para poder graficar la función  $u = L(x)$ , se toma su inversa.

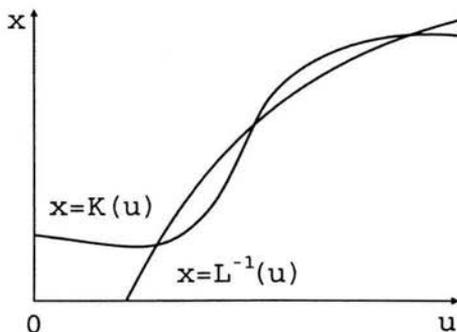


**Figura A.1:** Existencia de  $E_4$  cuando  $\frac{\partial}{\partial u}g(u, x) < 0$ .

por consiguiente, ambas gráficas se intersecarán únicamente en el punto  $(\tilde{u}, \tilde{x})$ , a menos de que el costo para la presa, a pesar del mutualismo, sea demasiado grande como para llevarla a la extinción  $u = L^{-1}(0)$  (se excluye este caso, dado que  $u$  representaría un depredador con capacidades depredativas muy altas en vez de un mutualista). En el caso de que  $\frac{\partial g(u, x)}{\partial u} > 0$ , entonces por (G3),  $\lim_{u \rightarrow \infty} K(u) = \tilde{K}$ . En ese caso, existirán uno o más puntos de intersección. En cualquier caso, bajo las suposiciones anteriores solamente existirá un equilibrio de la forma  $E_4 = (\tilde{u}, \tilde{x}, 0)$ . Véanse las figuras (A.2) y (A.3).



**Figura A.2:** Existencia de  $E_4$  cuando  $\frac{\partial}{\partial u}g(u, x) > 0$ .



**Figura A.3:** Existencia de  $E_4$  cuando  $\frac{\partial}{\partial u}g(u, x) < 0$ .

La existencia de un equilibrio en la región de interés, quedará determinada por las soluciones para  $u$  y  $x$  de

$$h(u, x) = -s + c p(u, x) = 0,$$

esto ocurre si y solamente si  $u = L(x)$ . Por otro lado, la curva de nivel determinada por  $p(u, x) = s/c$  deberá ser creciente en el plano  $ux$  y a su vez, pasa por  $(0, x)$ , condición establecida de antemano en (P1). Dependiendo de los parámetros que las caracterizan, ambas gráficas podrán o no intersecarse, véanse la figura (A.4) y (A.5). Para que se intersequen, se supondrá que

- (I1) la gráfica de la función  $u = L(x)$  y la curva de nivel  $p(u, x) = s/c$  se intersecan en al menos un punto de la forma  $u = u^*$ ,  $x = x^* > 0$ .

En tal caso, se define  $y^*$  como

$$y^* = \frac{\alpha x^* g(u^*, x^*)}{p(u^*, x^*)}. \quad (\text{A.1})$$

Además,  $y^*$  necesariamente tendrá que ser positiva. Para ello, se requiere suponer que

- (I2)  $x^* < K(u^*)$ .

Así, al equilibrio con estas características, se le denotará como  $E_5 = (x^*, y^*, z^*)$ .

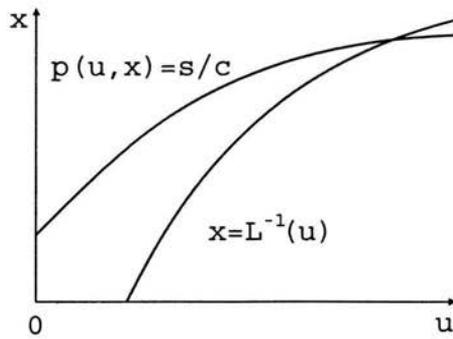


Figura A.4: Existencia de  $E_5$

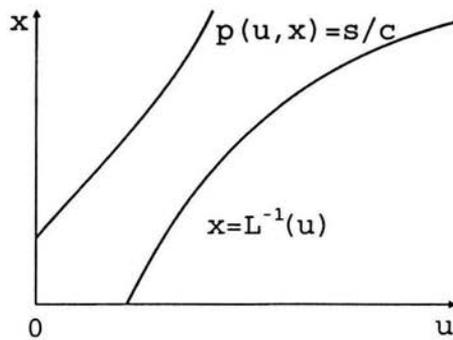


Figura A.5: La no existencia de  $E_5$ .

## Apéndice B

### La existencia del equilibrio $E_7$

A continuación presentamos la deducción del equilibrio  $E_7$  al que se refiere en la sección 3.3.1.

De la primera ecuación sistema algebraico (3.21), se satisface si y solamente si  $u = L(x_1)$ , cosa que ocurre por la condición (H2). Por tanto, al hacer la sustitución  $u = L(x_1)$  en las últimas igualdades del sistema (3.21), éste se reduce a

$$\begin{aligned}g_1(L(x_1), x_1) &= q_1(L(x_1), x_1, x_2) \\g_2(x_2) &= q_2(x_1, x_2).\end{aligned}\tag{B.1}$$

Para cuando existe al menos una solución del sistema (B.1), considérese la curva  $\Gamma$ , dada por el conjunto de soluciones de

$$g_2(x_2) = q_2(x_1, x_2)$$

en el primer cuadrante. Claramente el punto  $(0, K_2)$  se encuentra en  $\Gamma$ . Además, dado que

$$\frac{\partial x_2}{\partial x_1} = \frac{\partial q_2}{\partial x_1} / \left( \frac{dg_2}{dx_2} - \frac{\partial q_2}{\partial x_2} \right) < 0,$$

$\Gamma$  es una función decreciente en el plano  $x_1x_2$ . Por lo que,  $\Gamma$  puede ser de dos tipos:

- (a)  $\Gamma_1$ , una función decreciente de  $(0, K_2)$  a  $(\bar{x}, 0)$ , o
- (b)  $\Gamma_2$ , una función decreciente que pasa por  $(0, K_2)$ .

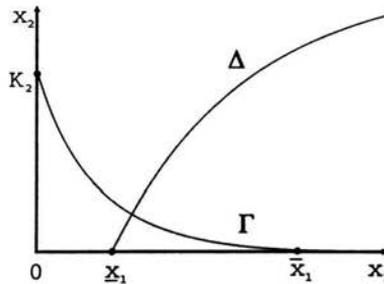
Ahora, considérense a  $\Delta$ , dada por las soluciones de

$$g_1(L(x_1), x_1) = q_1(L(x_1), x_1, x_2)$$

en el primer cuadrante. Debido a que puede o no existir un valor  $\underline{x}_1 > 0$  tal que  $(\underline{x}_1, 0) \in \Delta$ . Por tal razón, se define respectivamente, para cada caso, a las curvas  $\Delta_1$  y  $\Delta_2$ .

Al considerar  $\Delta_1 = \Delta$ , se observan los siguientes casos posibles:

- (a)  $\Gamma = \Gamma_1$ ,  $\underline{x}_1 < \bar{x}_1$ . Ambas funciones  $\Gamma$  y  $\Delta$  se pueden o no intersectar, véanse las figuras (B.1) y (B.2). Una condición suficiente para que ocurra es que exista un punto  $(x_1, x_2)$  en  $\Delta_1$  tal que  $x_2 > K_2$ , o equivalentemente,  $\frac{dx_2}{dx_1} > 0$  en  $\Delta_1$ .

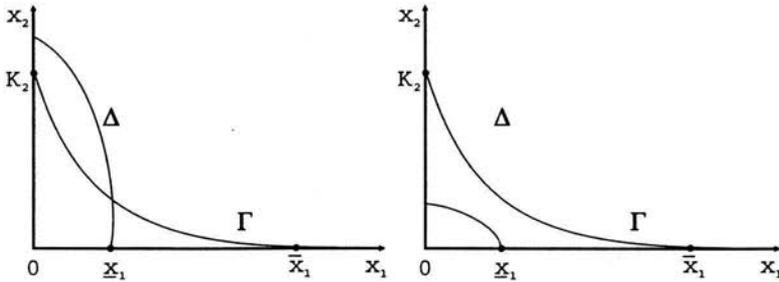


**Figura B.1:** Caso en donde ambas curvas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} > 0$ , se intersectan.

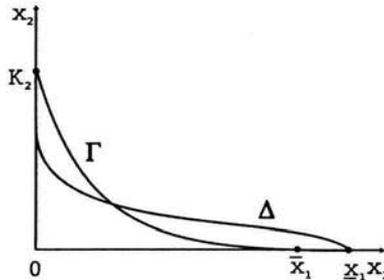
- (b)  $\Gamma = \Gamma_1$ ,  $\underline{x}_1 \geq \bar{x}_1$ . Si  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$  en  $\Delta_1$ , las dos funciones  $\Gamma$  y  $\Delta$  podrán o no intersectarse, véanse las figuras (B.3) y (B.4) para mayor referencia. Una condición suficiente para que ocurra es que exista un punto de la forma  $(0, \bar{x}_2)$  tal que  $\bar{x}_2 < K_2$ .
- (c)  $\Gamma = \Gamma_2$ ,  $\underline{x}_1 > 0$ . Una vez más las funciones  $\Gamma$  y  $\Delta$  se pueden o no intersectar, véanse las figuras (B.5) y (B.6) para más detalles.

Ahora, considérense  $\Delta_2 = \Delta$ , en cuyo caso, se necesitará suponer

$$\lim_{x_2 \rightarrow \infty} q_1(u, x_1, x_2) = \infty.$$



**Figura B.2:** (a) Caso en donde ambas curvas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , se intersecan.  
 (b) Caso en donde ambas curvas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , no se intersecan.



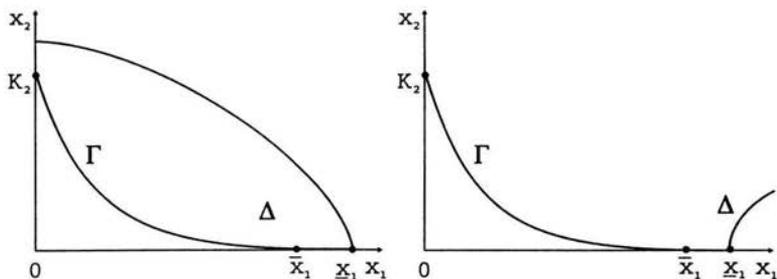
**Figura B.3:** Caso en donde ambas curvas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $x_1 > \bar{x}_1$  y  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , se intersecan.

Para  $x_1$  fija y haciendo

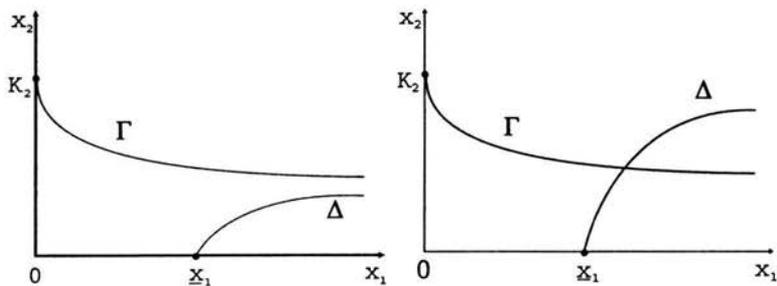
$$f(x_2) = q_1(L(x_1), x_1, x_2) - g_1(L(x_1), x_1),$$

notamos que  $f(0) = -g_1(L(x_1), x_1) < 0$  y  $\lim_{x_2 \rightarrow \infty} f(x_2) = +\infty$ . Es decir,  $\Delta_2$  está bien definida. Por lo que tiene sentido analizar los siguientes casos:

- (a)  $\Gamma = \Gamma_1$ ,  $x_2(0) < K_2$ . Las curvas  $\Delta_2$  y  $\Gamma_1$  se intersecan, véanse las figuras (B.7) y (B.8) para mayor referencia
- (b)  $\Gamma = \Gamma_2$ . Las funciones  $\Delta_2$  y  $\Gamma_2$  podrán o no intersecarse, véanse las figuras (B.9) y (B.10).

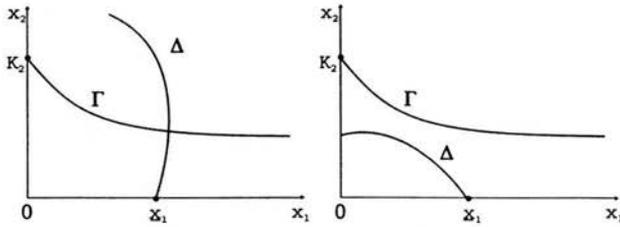


**Figura B.4:** (a) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\underline{x}_1 > \bar{x}_1$  y  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , no se intersecan. (b) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\underline{x}_1 > \bar{x}_1$  y  $\frac{dx_2}{dx_1} > 0$ , no se intersecan.

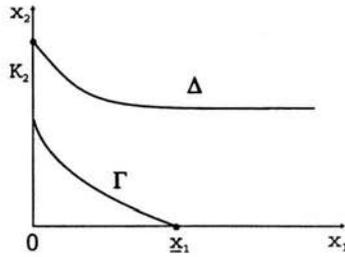


**Figura B.5:** (a) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , no se intersecan. (b) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} > 0$ , se intersecan.

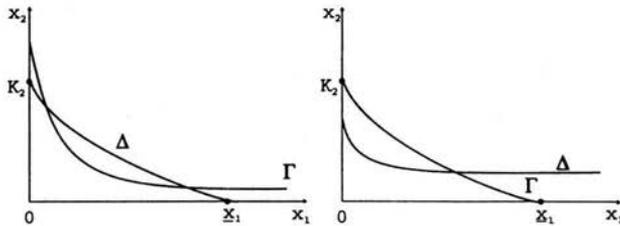
Nótese que todas las intersecciones no son necesariamente únicas, por lo que si las gráficas de las funciones  $\Delta$  y  $\Gamma$ , se intersecan en  $(x_1^*, x_2^*)$ , entonces  $F_7 = (L(x_1^*), x_1^*, x_2^*)$  es un equilibrio.



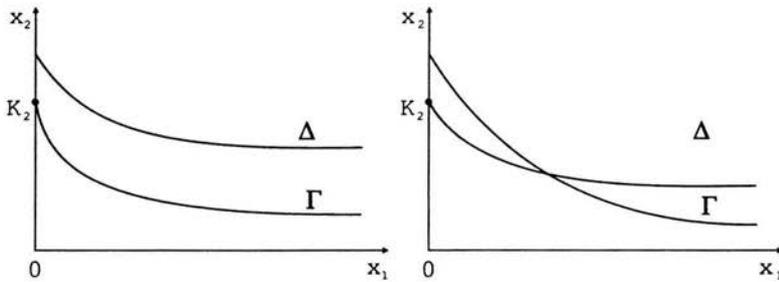
**Figura B.6:** (a) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , se intersecan. (b) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_1$  con  $\frac{dx_2}{dx_1} < 0$ , no se intersecan.



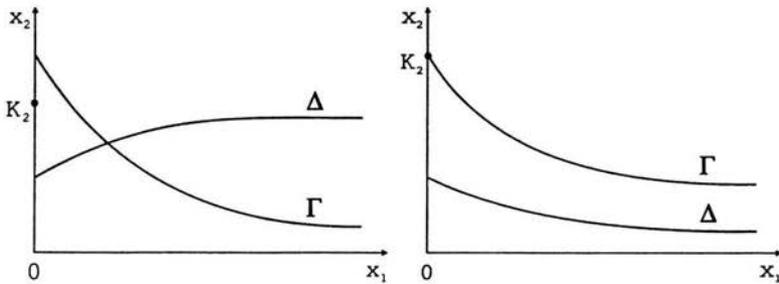
**Figura B.7:** Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) > K_2$ , no se intersecan



**Figura B.8:** (a) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) > K_2$ , se intersecan. (b) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_1$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) < K_2$ , se intersecan.



**Figura B.9:** (a) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_2$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) > K_2$ , no se intersecan. (b) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_2$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) > K_2$ , se intersecan.



**Figura B.10:** (a) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_2$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) > K_2$ , no se intersecan. (b) Caso en donde las gráficas de ambas,  $\Gamma = \Gamma_2$  y  $\Delta = \Delta_2$  con  $x_2(0) < K_2$ , se intersecan.

# Apéndice C

## Método de Lyapunov

Un concepto de fundamental importancia en la teoría cualitativa de los sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias, es el concepto de estabilidad de las soluciones. Una forma de estudiar la estabilidad de las soluciones, es hacerlo directamente después de haberlas obtenido. Pero como sabemos, dicha tarea suele ser bastante complicada. Por ello, se han buscado formas alternas para hacer este estudio sin la necesidad de obtener las soluciones. Actualmente se cuenta con un método de este tipo, el cual permite estudiar la estabilidad de las soluciones de los sistemas de ecuaciones diferenciales a través de las propiedades de una cierta función, llamada *función de Lyapunov*, en honor del matemático ruso Mijail Aleksandrov Lyapunov, quien descubrió el también llamado *Método de Lyapunov*.

A continuación, se enunciarán y demostrarán los teoremas sobre estabilidad en el sentido de Lyapunov.

### C.1. Teoremas de estabilidad de Lyapunov

Sea  $W$  un conjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$ . Consideremos el sistema dinámico

$$x' = f(x) \tag{C.1}$$

donde

$$f : U \subset \mathbb{R}^n \longrightarrow \mathbb{R}^n, f \in C^1.$$

**Teorema C.1.1** *Sea  $\bar{x} \in W$  un equilibrio para (C.1) y sea  $V : U \rightarrow \mathbb{R}$  una función continua definida en la vecindad  $U \subset W$  de  $x$ , diferencial en  $U - \bar{x}$ , tal que*

(a)  $V(\bar{x}) = 0$  y  $V(x) > 0$  si  $x \neq \bar{x}$ ;

(b)  $\dot{V} \leq 0$  en  $U - \bar{x}$ .

Entonces  $\bar{x}$  es estable. Además, si

(c)  $\dot{V} < 0$  en  $U - \bar{x}$ ,

entonces  $\bar{x}$  es asintóticamente estable.

Una función que satisface con (a) y (b), es llamada *función de Lyapunov* para  $\bar{x}$ . Si a su vez, cumple con (c), es llamada "*V una función estricta de Lyapunov*".

**Demostración.** Sea  $\delta > 0$  lo suficientemente pequeña para que la bola cerrada  $B_\delta$  alrededor de  $\bar{x}$  con radio  $\delta$  permanezca completamente en  $U$ . Sea  $\alpha$  el mínimo valor de  $V$  en la frontera de  $B_\delta(\bar{x})$ , esto es, en la esfera  $S_\delta(\bar{x})$  de radio  $\delta$  y centro en  $\bar{x}$ . Entonces  $\alpha > 0$  por (a). Sea  $U_1 = \{x \in B_\delta(\bar{x}) \mid V(x) < \alpha\}$ . Entonces ninguna solución que empieza en  $U_1$  podrá encontrarse en  $S_\delta(\bar{x})$ , ya que  $V$  es no creciente en la solución de curvas. Por tanto, toda solución que empieza en  $U_1$ , nunca abandona  $B_\delta(\bar{x})$ . Esto prueba que  $\bar{x}$  es estable. Ahora supongamos que (c) se cumple, por lo que  $v$  es estrictamente decreciente sobre órbitas en  $U - \bar{x}$ . Sea  $x(t)$  una solución que empieza en  $U_1 - \bar{x}$  y supóngase que  $x(t_n) \rightarrow z_0 \in B_\delta(\bar{x})$  para alguna sucesión  $t_n \rightarrow \infty$ ; dicha sucesión existe por compacticidad de  $B_\delta(\bar{x})$ . Afirmamos que  $z_0 = \bar{x}$ . Para probarlo, obsérvese que  $V(x(t)) > V(z_0)$  para toda  $t \geq 0$ , ya que  $V(x(t))$  es decreciente y por continuidad de  $V$ ,  $V(x(t_n)) \rightarrow V(z_0)$ . Si  $z_0 \neq \bar{x}$ , sea  $z(t)$  la solución que empieza en  $z_0$ . Para cualquier  $s > 0$ , tenemos  $V(z(s)) < V(z_0)$ . Por tanto, para cualquier solución  $y(s)$  que empieza suficientemente cerca de  $z_0$ , tenemos

$$V(y(s)) < V(z_0);$$

haciendo  $y(0) = x(t_n)$ , para  $n$  suficientemente grande, tenemos la contradicción

$$V(x(t_n + s)) < V(z_0).$$

Por consiguiente,  $z_0 = \bar{x}$ . Esto prueba que  $\bar{x}$  es el único punto límite del conjunto  $\{x(t) \mid t \geq 0\}$ . Esto completa la demostración del teorema de Lyapunov. ■

**Teorema C.1.2** Sea  $\bar{x} \in W$  un equilibrio del sistema dinámico (C.1) y sea  $V : U \rightarrow \mathbb{R}$  una función de Lyapunov para  $\bar{x}$ ,  $U$  es una vecindad de  $\bar{x}$ . Sea  $P \subset U$  una vecindad de  $\bar{x}$ , la cual es cerrada en  $W$ . Supóngase que  $P$  es positivamente invariante, y que no existe una órbita entera en  $P - \bar{x}$ , en la cual,  $V$  es constante. Entonces  $\bar{x}$  es asintóticamente estable y  $P \subset B(\bar{x})$ .

**Demostración.** Imagínese una trayectoria  $x(t)$ ,  $0 \leq t < \infty$ , en un conjunto positivamente invariante  $P$ . Supóngase que  $x(t)$  no tiende a  $\tilde{x}$  cuando  $t \rightarrow \infty$ . Entonces, debería existir un punto  $a \neq \tilde{x}$  en  $P$  y la sucesión  $t_n \rightarrow \infty$ , tal que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} x(t_n) = a.$$

Si  $\alpha = V(a)$ , entonces  $\alpha$  es el supremo de  $\{V(x(t)) \mid t \geq 0\}$ ; esto se sigue de la continuidad de  $V$  y del hecho de que  $V$  decrece entre trayectorias.

Sea  $L$  el conjunto de todos los puntos  $a$  en  $W$  tal que

$$L = \{a \in W \mid \text{existe } t_n \rightarrow \infty \text{ con } x(t_n) \rightarrow a\},$$

donde  $x(t)$  es la trayectoria descrita en líneas anteriores. Dado que todo punto de  $L$  es punto límite en  $P$ , que a su vez es cerrado en  $W$ . Por lo que se concluye que  $L \subset P$ . Además, si  $a \in L$ , entonces la órbita entera de  $a$  está en  $L$ , es decir,  $\phi_t(a)$  se define en  $L$  para toda  $t \in \mathbb{R}$  y es definida así debido a que  $P$  es positivamente invariante. Por otro lado, cada punto  $\phi_t(x(t_n))$  está definido para todo  $t \in [-t_n, 0]$ . Dado que  $-t_n \rightarrow -\infty$ ,  $\phi_t(a)$  está definida para toda  $t \leq 0$ .

Para probar que  $\phi_t(a) \in L$ , para algún  $s$  en particular, nótese que si  $x(t_n) \rightarrow a$ , entonces  $x(t_n + s) \rightarrow \phi_s(a)$ . Por tanto,  $V(a) = \alpha$  para toda  $a \in L$ . Lo que conduce a que  $V$  es constante en una órbita entera de  $P$ , lo cual no es posible. Por lo que,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \tilde{x}$$

para toda trayectoria en  $P$ . Por tanto  $\tilde{x}$  es asintóticamente estable y  $P \subset B(\tilde{x})$ . Esto completa la demostración del teorema. ■



# Bibliografia

- [1] Addicott, J. F., "A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects", *Can. J. Zool.*, **57**, 558-569 (1979).
- [2] Addicott, J. F., "Stability properties of two-species models of mutualism: simulation studies", *Oecologia (Berl)*, **49**, 42-49 (1981).
- [3] Addicott, J. F., Freedman, H. I., Rai, B., "Analysis of Three Species Models of Mutualism in Predator-Prey and Competitive Systems", *Math. Biosci.*, **65**, 13-50 (1983).
- [4] Addicott, J. F., "Mutualistic Interactions in Population and Community Process", in *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems* (Price P. W., Slobokchikoff C. N., Gaud W. S. eds), New York: John Wiley and Sons, 437-455 (1984).
- [5] Addicott, J. F., "On Population Consequences of Mutualism", *Community Ecology* (Diamond J, Case T, J ed), New York: Harper and Row Publishers, 425- 436 (1986).
- [6] Albrecht, F. H., Gratzke, A. H., Wax, N., "The Dynamics of two Interacting Populations", *J. Math. Anal. Appl.*, **46**, 658-670 (1974).
- [7] Antonovics, J., Levin, D. A., "The Ecological and Genetic Consequences of Density-Dependent Regulation in Plants", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13**, 315-347 (1980).
- [8] Baker, H. G., Baker, I., *In Coevolution of the Animals and Plants* (L. E. Gilbert and P. H. Raven ed), Austin: University of Texas Press (1982).
- [9] Beattie, A. J., "Plant Dispersion, pollination and gene flow in *Viola*", *Oecologia (Berl)*, **25**, 291-300 (1976).

- [10] Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., *Ecology*, Oxford: Blackwell Science (1996).
- [11] Bently, B. L., "Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards", *Rev. Ecol. Syst.*, **8**, 407-427 (1977).
- [12] Boucher, D. H., *The Biology of Mutualism: ecology and evolution*, New York: Oxford University Press (1985).
- [13] Connell, J. H., "The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of barnacle *Chthamalus stellatus*", *Ecology*, **42**, 710-723 (1961a).
- [14] Connell, J. H., "Effects of competition, predation by *Thais lapillus*; and other factors on natural populations of barnacle *Balanus balanoides*", *Ecol. Monogr.*, **31**, 61-104 (1961b).
- [15] Connell, J. H., "A predator-prey system in the marine intertidal region I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*", *Ecol. Monogr.*, **40**, 49-78 (1970).
- [16] Dadd, R. H., "Insect nutrition: current developments and metabolic implications", *Annu. Rev. Entomol.*, **18**, 381-429 (1973).
- [17] Dean, A. M., "A simple model of mutualism", *Am. Nat.*, **121**, 409-417 (1983).
- [18] Elton, C. S., *The Ecology of invasions by animals and plants*, Methuen and Co. Ltd., London (1958).
- [19] Faegri, F., van der Pijl, L., *The principles of pollination ecology*, Oxford: Pergamon Press (1979).
- [20] Freedman, H.I., Addicott, J. F., Ray, B., "Nonobligate and Obligiate Models of Mutualism", in *Population Biology Proceedings* (Freedman, H. I. and C. Strobeck eds), Edmonton: *Notes in Biomathematics*, **52**, 349-354 (1982).
- [21] Freedman, H.I., Waltman, P., "Persistence in models of three interacting predator-prey populations", *Math. Biosci.*, **68**, 213-231 (1984).
- [22] Gates, B. N., "The dissemination by ants of the seeds of bloodroot, *Sanguinaria canadensis*", *Rhodora*, **44**, 13-15 (1942).

- [23] Gause, G. F., Witt, A. A., "Behavior of mixed populations and the problem of natural selection", *Am. Nat.*, **69**, 596-609 (1935).
- [24] Gilbert, L. E., "Coevolution and Mimicry", in *Coevolution* (Futuyama, D. J., M. Slatkin ed), Sunderland: Sinauer, 263-281 (1983).
- [25] Gilbert, L. E., *Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants*, (Gilbert, L. E., Raven, P. H. eds), Austin: University of Texas Press (1975).
- [26] Gill, F. B., Wolf, L. L., "Foraging strategies and energetics of east African sunbirds at mistletoe flowers", *Am. Nat.*, **109**, 491-510 (1975).
- [27] Glynn, P. W., "Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific", *Ecol. Monogr.*, **46**, 431-456 (1976).
- [28] Goh, B. S., "Global Stability in Many- Species Systems", *Am. Nat.*, **113**, 261-275 (1979).
- [29] Grinnell, J., "Up-hill planters", *Condor*, **38**, 80-82 (1936).
- [30] Gutiérrez Sánchez, J. L., Sánchez Garduño, F., *Matemáticas para las ciencias naturales*, Ciudad de México: Sociedad Matemática Mexicana. (1998).
- [31] Handel, S. N., "Competitive relationship of tree woodland sedges and its bearing on the evolution of ant-dispersal of *Carex pedunculata*", *Evolution*, **32**, 151-163 (1978).
- [32] Harper, J. L., *Population Biology of Plants*, London: Academic Press (1977).
- [33] Harper, J. L., McNaughton, I. H., "The Comparative Biology of Closely Related Species Living in the Same Area. VII. Interference Between Individuals in Pure and Mixed Populations of Papaver Species", *New Phytologist*, **61**, 175-188 (1962).
- [34] Hassell, M. P., *The dynamical of Anthropol Predator-Prey Systems*, Princeton: Princeton University Press (1978).
- [35] Heinrich, B., "The effect of pollination", *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 319-323 (1975).
- [36] Heithaus, E. R., Culver, D. C., Beattie, A. J., "Models of some ant-plant mutualisms", *Am. Nat.*, **116**, 347-361 (1980).

- [37] Holling, C. S., "Some characteristics of simple types of predation and parasitism", *Canadian Entomologist*, **41**, 385-398 (1959).
- [38] Hopbauer, J., Sigmund, K., *The Theory of Evolution and Dynamical Systems*, Cambridge: London Mathematical Society Students Texts 7 (1991).
- [39] Hutchinson, G. E., "Circular causal systems in ecology", *Annals of the New York Academy of Sciences*, **50**, 221-246 (1948).
- [40] Hutchinson, G. E., "Concluding remarks". *Cold Spring Symp., Quant. Biol.*, **22**, 415-427 (1957a).
- [41] Hutchinson, G. E., *A treatise on limnology*, New York: Wiley (1957b).
- [42] Hutchinson, G. E., *An Introduction to Population Ecology*, New Haven: Yale University Press (1980).
- [43] Jang, S. R.-J., "Dynamics of herbivore-plant-pollinator models", *J. Math. Biol.*, **44**, 129-149 (2002).
- [44] Janzen, D. H., "Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America", *Evolution*, **20**, 249-275 (1966).
- [45] Janzen, D. H., "The Natural History of Mutualism", in *The biology of Mutualism* (Boucher D. H. ed), Oxford: Oxford University Press, 40-99 (1985).
- [46] Janzen, D. H., "Euglossine Bees as Long-Distance Pollinators of Tropical Plants", *Science*, **171**, 203-205 (1971).
- [47] Jordan, D. W., Smith, P. *Nonlinear Ordinary Diferential Equations*, Oxford: Clarendon Press, 81-84 (1987).
- [48] Karban, R., Strauss, S., "Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron Glaucus*", *Ecology*, **80**, 125-134 (1999).
- [49] Krupnick, G., Weis, A., Campbell, D., "The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*", *Ecology*, **80**, 125-134 (1999).
- [50] Keeler, K., "A model of selection for facultative nonsymbiotic mutualism", *Am. Nat.*, **118**, 488-498 (1981).
- [51] King, C. E., Gallagher, E. E., Levin, D. A., "Equilibrium diversity in plant-pollinator systems", *J. Theor. Biol.*, **53**, 263-275 (1975).

- [52] Kot, M., *Elements of Mathematical Ecology*, Cambridge: Cambridge University Press (2001).
- [53] Lehtilä, K., Strauss, S., "Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*", *Oecologia (Berl)*, **111**, 396-403 (1997).
- [54] Leigh, E., "The ecological role of Volterra's equations", in *Some mathematical problems in Biology* (Garstenhaber, M. ed), Providence: Amer. Math. Soc., 1-64 (1968).
- [55] Levin, D., Anderson, W., "Competition for Pollinators between Simultaneously Flowering Species", *Am. Nat.*, **104**, 455-467 (1970).
- [56] Lokta, A. J., *Théorie analytique des associations biologiques* (Actualités Scientifiques), Paris: Hermann (1934).
- [57] Lungberg, S., Ingvarson, P., "Population dynamics of resource limited plants and their pollinators", *Theor. Popul. Biol.*, **54**, 44-49 (1998).
- [58] May, R. M., *Studies in Mathematical Biology* (Levin, S.A ed.), Vol. 16, Providence: American Mathematical Society (1976).
- [59] May, R. M., *Theoretical Ecology, Principles and Applications*, Oxford: Blackwell Scientific (1976).
- [60] Meyer, J. S., Tsuchiya, H. M., Fredrickson, A. G., "Dynamics of mixed populations having complementary metabolism", *Biotech. Bioeng.*, **17**, 1065-1081 (1975).
- [61] Murray, J. D., *Mathematical Biology*, Berlin: Springer-Verlag (1989).
- [62] Perko, L., *Differential Equations and Dynamical Systems*, New York: Springer-Verlag (1991).
- [63] Platt, W. R., Hill, G. R., Clark, S., "Seed Production in Prairie Legume", *Oecologia*, **17**, 55-63 (1974).
- [64] Roughgarden, J., "Evolution of marine symbiosis - a simple cost-benefit model-", *Ecology*, **56**, 1201-1208 (1975a).
- [65] Roughgarden, J., "A simple model for population dynamics in stochastic environment", *Am. Nat.*, **109**, 713-736 (1975b).

- [66] Silander, J. A., "Density-Dependent Control of Reproductive Success in *Cassia biflora*", *Biotropica*, **10**, 292-296 (1978).
- [67] Soberón, J., Martínez, C., "The dynamics of a plant-pollinator interaction", *J. Theor. Biol.*, **91**, 363-378 (1981).
- [68] Springett, B. P., "Aspects of the relationship between burying beetles, *Necrophorus* spp. and the mite, *Poecilochirus necrophori* Vitz", *J. Anim. Ecol.*, **37**, 417-424 (1968).
- [69] Stiling, P. D., *Ecology: Theories and Applications*, 2nd ed., New Jersey: Prentice Hall (1996).
- [70] Taylor, D. L., *Symbiotic dinoflagellates* (Jennings, D. H, Lee, D. L eds), Cambridge: Cambridge University Press (1975).
- [71] Thompson, J. N., *Interaction and Coevolution*, New York: Wiley (1982).
- [72] Travis, C. C., Post, W. M. III, "Dynamics and Comparative Statics of Mutualistic Communities", *J. Theor. Biol.*, **78**, 553-571 (1979).
- [73] Vandermeer, J. H., Boucher, D. H., "Varieties of mutualistic interactions in population models", *J. Theor. Biol.*, **74**, 549-558 (1978).
- [74] Volterra, V., "Fluctuation in the abundance of a species considered mathematically", *Nature*, **118**, 558-560 (1926).
- [75] Walter, C., "The Global Asymptotic Stability of Prey-Predator System with Second Order Dissipation", *Bull. Math. Biol.*, **36**, 215-217 (1974).
- [76] Wells, H., "Population Equilibria and Stability in Plant-Animal Pollination Systems", *J. Theor. Biol.*, **100**, 685-699 (1983).
- [77] Whittaker, R. H., *Communities and ecosystems*, 2nd ed, New York: Macmillan (1975).
- [78] Wolf, L. L., Hainsworth F. R., "Energetics of Foraging: Rate and Efficiency of Nectar Extraction by Hummingbirds", *Science*, **176**, 1351-1352 (1972).
- [79] Wolin, C. L., Lawlor L. R., "Models of Facultative Mutualism: Density Effects", *Am. Nat.*, **124**, 843-862 (1984).

- 
- [80] Wolin, C. L., Lawlor L. R., "The population dynamics of mutualistic systems", in *The biology of Mutualism* (Boucher D. H. ed), Oxford: Oxford University Press, 248-269 (1985).