

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS MATEMÁTICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

Interacción planta-polinizador-herbívoro (PPH) con efectos espaciales

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

Víctor Francisco Breña Medina

DIRECTOR(A) DE LA TESINA: Dr. Faustiño Sánchez Garduño

MÉXICO, D.F.

Abril, 2009



Universidad Nacional Autónoma de México



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.

Interacción planta-polinizador-herbívoro (PPH) con efectos espaciales

Víctor Francisco Breña Medina

Director de tesina: Dr. Faustino Sánchez Garduño Facultad de Ciencias, UNAM. 25 de mayo de 2009

> For the harmony of the world is made manifest in Form and Number, and the heart and soul and all the poetry of Natural Philosophy are embodied in the concept of mathematical beauty.

> > D'Arcy Wentworth Thompson On Growth and Form, 1917.

Resumen

En el presente trabajo se estudia la existencia, positividad y acotamiento de soluciones de un problema de valores inciales y de frontera asociado a un sistema de tres ecuaciones diferenciales parciales de tipo parabólico no lineal, acoplado. Una de éstas contiene términos de reacción, difusión y advección; otra de ellas, de reacción y difusión; mientras que la última, de reacción solamente. Este modelo proviene de la ecología matemática y se propone para describir de la dinámica espacio-temporal de tres poblaciones interactuando: planta, polinizador y herbívoro en un hábitat rectangular con condiciones de Dirichlet y Neumann homogéneas. Amén de los resultados analíticos también se realiza un buen número de simulaciones numéricas las cuales, además de ilustrar los resultados teóricos, indican la existencia de distribuciones espaciales interesantes que dan pauta de la existencia de una rica dinámica espacio-temporal del modelo matemático estudiado.

1. Introducción

La interacción entre especies de plantas y polinizadores es vital para su sobreviviencia. Una depende de la otra, los polinizadores recogen alimento en forma de polen, néctar (o ambas) de las plantas; mientras que éstas dependen de las visitas de los polinizadores a fin que sean polinizadas y así reproducirse. A esta relación, se le conoce como *mutualismo*. Cabe hacer notar que, en un caso extremo de *mutualismo obligado* para ambas poblaciones, ninguna de las poblaciones puede sobrevivir sin la interacción con la otra.

La riqueza en la dinámica de esta interacción ha sido estudiada extensamente en las últimas décadas. Véase, por ejemplo, [6, 11, 7, 12].

Sin embargo, cuando existe la presencia de una tercera población en forma de herbívora, la tasa de visitas de los polinizadores a las plantas, se ve reducida. Esto afecta en la reproducción de las plantas y por tanto, en la recompensa energética de los polinizadores. Precisamente, uno de los problemas que ha sido de interés estudiar, tanto en el campo como teóricamente, es el papel que juega una tercera población que interacciona con dos que mantienen una relación mutualista. Desde el punto de vista demográfico, el que la población de herbívoros se alimente de las plantas, puede considerarse que la interacción planta-herbívoro es de tipo presa-depredador.

Existen numerosos experimentos y estudios teóricos relacionados con el efecto de la presencia de una especie herbívora, algunos de ellos pueden verse en [4, 5].

Considerando la presencia de las tres especies, la interacción entre ellos, puede ser de una complejidad asombrosa. Una mirada a dicha complejidad puede verse en trabajos realizados por los autores en [1, 2, 3].

En estos estudios, no se consideran la influencia del medio donde la interacción se lleve a cabo, por ejemplo: la presencia de viento el cual podría favorecer la polinización de las plantas. O bien, si se consideran especies polinizadoras como las abejas o las mariposas y, para algunas especies herbívoras como las langostas, los grillos o las hormigas, cada individuo se mueve aleatoriamente. Sin embargo, en un gran número de ellas, es razonable suponer un comportamiento macroscópico –a nivel de población– de tipo difusivo.

El análisis de algunos modelos donde la interacción entre estas tres especies, considerando procesos de difusión y $advección^1$, pueden hallarse en [2, 3].

El objetivo del presente trabajo, es hacer una discusión sobre los estudios expuestos en [1, 2, 3], aportando un análisis de existencia, positividad y acotamiento de soluciones de un problema de condiciones iniciales y de frontera asociado al sistema correspondiente. Para lograr esto, en la primera sección, se expone la deducción del modelo y su dinámica temporal. La segunda sección está dedicada al análisis de la positividad, la existencia y el acotamiento de las soluciones. Finalmente, se incluyen algunas simulaciones numéricas de varios problemas de condiciones iniciales y de frontera asociados al sistema que se estudia. Los resultados de carácter más teórico que se usan en la sección 3, se presentan en un apéndice.

¹Procesos relacionados con las características antes mencionadas.

2. Dinámica temporal

En esta sección se deduce el modelo para la interacción planta-polinizador basado en el trabajo de Soberón y Del Río [6] y Jang [1] y se presenta un resumen de su dinámica. Enseguida se discute la dinámica temporal para el modelo de Rosenzweig-McArthur, que describe una interacción planta-herbívoro. Por último, se expone y estudia el modelo correspondiente a la interacción entre las tres especies.

2.1. Planta-polinizador

Construcción del modelo

Las tres más importantes hipótesis que se consideran para la construcción del modelo son las siguientes (véase [3]):

- (a) El polen y el néctar de las plantas son una de las distintas fuentes de alimento que tienen los polinizadores, pero poseen otra que es limitada.
- (b) Las plantas solamente son polinizadas exactamente por esta población de polinizadores.
- (c) La interacción entre polinizadores y plantas está gobernada por una respuesta funcional de Holling de tipo II².

Sean $a(t) \ge p(t)$ las densidades de población de polinizadores y plantas al tiempo t, respectivamente. Se supone que no habrá fecundación sin la intervención de algún polinizador y se excluyen factores externos; como la tasa de polinización es proporcional a la tasa de visitas, la tasa instantánea de nuevas plantas debido a los polinizadores es

$$\frac{k_1 \alpha a p}{1 + \alpha \beta p},$$

donde k_1 es el parámetro que indica la eficiencia para el número de óvulos fertilizados por cada visita³, α es la tasa de búsqueda del polinizador, $1/\beta$ es una asíntota horizontal que indica la cantidad máxima de nuevas plantas debido a los polinizadores. El recíproco de éste, es la tasa del empleo de recursos por cada visita.

Si se considera que σ es la probabilidad de encuentros y μ la recompensa energética, entonces es posible suponer que $\alpha = \sigma \mu$. Análogamente, sea φ la tasa de extracción de la

 $^{^{2}}$ En 1959, Holling estudió la interacción depredador-presa entre una población de moscas de pino y una de pequeños mamíferos, encontró que la razón de depredación se incrementa con el aumento de la población de la presa. Caracterizó tres tipos de respuestas funcionales: tipo I (lineal), tipo II (cirtoide) y tipo III (sigmoide). Aunque en este caso, no se tiene una interacción de tipo depredador-presa, las propiedades cualitativas de los términos de interacción tienen estas mismas.

³No se considera el suministro finito de óvulos.

recompensa energética y despreciando el tiempo invertido en plantas vacías⁴, se obtiene

(1)
$$\frac{k_1 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p}.$$

Si γ es la tasa de mortandad de las plantas, entonces la razón de crecimiento instantáneo de la especie vegetal, estará dada por (1) y $-\gamma p$, por tanto

(2)
$$\dot{p} = -\gamma p + \frac{k_1 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p},$$

donde el punto sobre la p denota la derivada respecto al tiempo.

Por otro lado, si se considera crecimiento logístico⁵ en la población de polinizadores -hipótesis (a)-, siendo K la capacidad de carga, entonces

(3)
$$\dot{a} = a\left(1 - \frac{a}{K}\right) + \frac{k_2 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p},$$

donde k_2 es el parámetro de la transformación energética del polen y/o néctar en alimento para los polinizadores.

2.1.1. Análisis local

Para obtener la dinámica del sistema dado por las ecuaciones (2) y (3), se usan los métodos clásicos de dinámica no lineal (véase [13]); sólo se dará un bosquejo del análisis. Los detalles pueden verse en [3] donde se consideran⁶ $\varphi \sigma \mu^2 = 1$, $k_j \sigma \varphi \mu = 1$ y $\gamma = 1/2$.

Los puntos de equilibrio del sistema (2)-(3) están dados por la intersección de las ceroclinas del sistema. Éstos son A = (0,0), B = (K,0) y la intersección de la gráfica de las funciones

$$f_1(a) = \frac{a - K}{K + 1 - a}$$
 y $f_2(a) = 2a - 1.$

Los valores de *a* para los que $f_1(a) = f_2(a)$ son

$$a_1, a_2 = \frac{1}{2} \left(K + 1 \pm \sqrt{(K+1)^2 - 2} \right),$$

de los cuales se observan los casos siguientes:

1. $0 < K < \sqrt{2} - 1$. Dado que $a_1, a_2 \in \mathbb{C}$, sólo se tienen los puntos de equilibrio A = (0,0) y B = (K,0), donde B es un *atractor global*; es decir, si la capacidad de carga es pequeña, entonces la población de plantas se extingue y la de polinizadores se estabiliza en K, por ello, además de ser la capacidad de carga para la población de polinizadores, K es una medida de la máxima cantidad de recompensa energética que los polinizadores pueden obtener de las plantas.

 $^{^4 {\}rm \acute{E}stas}$ son las plantas que no tienen néctar ni polen de los cuales los polinizadores puedan obtener recompensa energética.

⁵Debido a la competencia por los recursos energéticos.

⁶No hay una diferencia cualitativa para cuaquier otro valor de estos parámetros; (j = 1, 2).



Figura 1: Retrato fase para el sistema planta-polinizador formado por (2) y (3) para valores relevantes de K.

- 2. $\sqrt{2} 1 < K < K_0$. Para este intervalo, se tienen cuatro puntos de equilibrio, esto debido a que $a_1, a_2 \in \mathbb{R}^+$. Ambas especies pueden coexistir a través de un atractor o la población de plantas extinguirse, esto depende de las densidades iniciales de cada una.
- 3. $K > K_0$. En este caso, existen tres puntos de equilibrio donde uno de ellos es un atractor global; esto indica que para una capacidad de carga grande, ambas especies coexisten.
- 4. $K = K^* = \sqrt{2} 1$. Para este valor de K, se tiene un punto de bifurcación de tipo *silla-nodo*: $(K^*, 0)$. Dependiendo de la densidad inicial, las plantas se extinguen o viven en convivencia en una solución de equilibrio, para $t \longrightarrow \infty$.

Utilizando el campo vectorial definido por los términos de la derecha de las ecuaciones (2) y (3), se construye una región positivamente invariante en el primer cuadrante del plano fase. De esta manera, es una tarea sencilla probar que para⁷ $(0,0) \leq (a_0,p_0)$ y todo tiempo, las soluciones son no negativas y acotadas.

En la figura 1 se observa el retrato fase⁸ del sistema (2)-(3) para los valores relevantes de la capacidad de carga. En particular, se exhibe una bifurcación de tipo *nodo-silla*⁹.

2.2. Planta-herbívoro

Construcción del modelo

Una de las interacciones entre dos poblaciones que más han sido estudiadas en la ecología, tanto teóricamente como en campo, es la depredación. Existe una gran variedad de versiones de la dinámica depredador-presa, desde la más simple, conocida como el modelo Lotka-Volterra¹⁰, hasta uno de los más recientes: el modelo de Rosenzweig-MacArthur¹¹. Éste, está compuesto por un término logístico y una respuesta funcional de Holling tipo II.

Este modelo supone que el depredador ocupa su tiempo en dos actividades:

- 1. Búsqueda de la presa y
- 2. Manipulación de la misma (caza, muerte, ingesta, etc.).

La razón de consumo del depredador está limitada puesto que, aunque la densidad de la presa sea tan abundante que no se invierte tiempo en la búsqueda, sí tiene que utilizar tiempo en su manipulación.

⁷Por convención se dirá que, $\boldsymbol{u} \leq \boldsymbol{v}$ si $u_j \leq v_j$ para cada $j = 1, \ldots, n$.

⁸Los retratos fase de los sistemas planos que aparecen en este trabajo, fueron hechos con la rutina *pplane7* versión 6.0 desarrollado por John C. Polking, Rice University.

 $^{^{9}}$ Véase [13].

 $^{^{10}\}mathrm{Dado}$ a conocer con un año de diferencia, Lotka en 1925 y Volterra en 1926.

¹¹Modelo usado principalmente en las décadas sesenta y setenta del siglo XX.

Denotando por h(t) a la densidad de población de la especie herbívora y conservando el significado de p(t), un modelo que considera estas hipótesis y el hecho que la planta tiene crecimiento logístico es el siguiente

$$\dot{p} = f(p,h) := p\left(1 - \frac{p}{K}\right) - \frac{ph}{1+p}$$

(4)

$$\dot{h} = g(p,h) := -\alpha h + \beta \frac{ph}{1+p},$$

donde K es la capacidad de carga, $0<\alpha<1$ es la tasa de mortalidad y $\beta>0$ es la capacidad de consumo del herbívoro .

2.2.1. Modelo de Rozsenweig-MacArthur

La rama principal de las ceroclinas del sistema (4), son:

$$h(p) = (1+p)\left(1-\frac{p}{K}\right) \quad y \quad p = \frac{1}{\omega-1},$$

donde $\omega := \beta/\alpha$. Dado que se necesita que tanto p como h sean no negativas para todo $t \ge 0$, sólo se trabaja en el primer cuadrante del plano ph, se requiere que $\alpha < \beta$. Es decir, el herbívoro tiene que tener una capacidad de consumo mayor a la tasa de mortandad.

Los puntos de equilibrio del sistema (4) están dados por la intersección de sus ceroclinas. Obsérvese que la función h, tiene como gráfica una parábola, cuyo máximo se alcanza en $p_c = (K - 1)/2$. Así, es fácil ver que los puntos de equilibrio son: (0,0), (K,0) y (p^*, h^*), donde $h^* = h(p^*)$, es decir:

$$p^* = \frac{1}{\omega - 1}$$
 y $h^* = \frac{\omega}{\omega - 1} \left(1 - \frac{1}{K(\omega - 1)} \right).$

Se observan tres posibles casos:

- 1. $p^* = p_c$: esto es $1/(\omega 1) = (K 1)/2$, o bien $(K 1)(\omega 1) = 2$. Esto indica que el punto de equilibrio, es el mismo que el máximo de la parábola dada por h(p). Es decir, la recta tangente ahí, tiene pendiente nula.
- 2. $p^* < p_c$: en este caso se tiene $(K-1)(\omega 1) > 2$. La recta tangente tiene pendiente positiva.
- 3. $p^* > p_c$: aquí, $(K-1)(\omega 1) < 2$; se tiene que la pendiente es negativa.

El origen es un punto silla, dado que det $(\mathbf{J}) < 0$, donde \mathbf{J} es la matriz de Jacobi asociada al sistema lineal. Para el punto¹² (K,0), se tiene que $tr(\mathbf{J}) < 0$ y det $(\mathbf{J}) > 0$, si $K \leq \alpha/(1-\alpha)$, indicando que la población de herbívoros se extinguen mientras que la



(b) Emergencia de un ciclo límite a través de una bifurcación de Höpf.

Figura 2: El retrato fase del sistema (4) para valores relevantes de K.

población de plantas tiende as intóticamente a K. Si $K > \alpha/(1 - \alpha)$, entonces (K, 0) es punto silla.

Las entradas de \boldsymbol{J} evalúadas en $(p^*,h^*),$ son

$$\frac{\partial f}{\partial p} = \frac{(\omega - 1)(K - 1) - 2}{K\omega(\omega - 1)}; \quad \frac{\partial g}{\partial p} = \beta \frac{(\omega - 1)^2}{\omega} > 0; \quad \frac{\partial g}{\partial h} = 0; \quad \frac{\partial f}{\partial h} = -\frac{1}{\omega} < 0$$

 12 Véase [2].

Por tanto,

$$tr(\boldsymbol{J}) = \frac{(\omega - 1)(K - 1) - 2}{K\omega(\omega - 1)}; \quad \det(\boldsymbol{J}) = \beta \frac{(\omega - 1)^2}{\omega^2} > 0$$

esto es, si $K \ge K^*$ y los casos 1 y 2 se cumplen, se obtiene un foco inestable. Debido al *Teorema de Poincaré-Andronov-Höpf* y el *Teorema de Poincaré-Bendixson*,¹³ existe un ciclo límite estable donde $K^* = (\beta + \alpha)/(\beta - \alpha)$, es el valor crítico de una bifurcación de Höpf; es decir, ambas poblaciones coexisten de tal manera que sus densidades tienden a un comportamiento periódico al transcurrir el tiempo.

Si se satisface el caso 3 y $K < K^*$, (p^*, h^*) es un foco estable; ambas especies coexisten, estabilizándose en valores que sólo dependen de la capacidad de carga¹⁴.

Estos resultados se verifican construyendo una región positivamente invariante que no contenga los puntos (K, 0) y (p^*, h^*) y haciendo uso de los teoremas antes mencionados. En la figura 2, puede observarse la emergencia del ciclo límite.

2.3. Planta-polinizador-herbívoro

Construcción del modelo

Como se ha mencionado con anterioridad, el herbívoro puede reducir la tasa de visitas de los polinizadores. Si la densidad de herbívoros es muy grande, entonces tiene que reducir la tasa de visitas provocando un decaimiento en la tasa de nacimientos para población de plantas; si no hay presencia de éstos, el número de nuevas plantas debidas a los polinizadores sólo dependerá de los polinizadores y las plantas.

Sea h(t) la densidad de herbívoros al tiempo t. Así, considerando una función g dependiente de h, tal que

- 1. $g \in C^1[0,\infty),$
- 2. g(0) = 1, g(h) > 0, $g'(h) \le 0 \ \forall h \ge 0$,

la tasa de nacimientos (1) se verá modificada por la función g, por tanto

$$g(h)\frac{k_1\sigma\varphi\mu ap}{1+\varphi\sigma\mu^2 p}$$

Si ϵ es la efectividad que tienen los herbívoros para consumir plantas, la mortandad de esta última es descrita por: $-\gamma p - \epsilon h$. Sin embargo, la efectividad dependerá de la cantidad de plantas y si se considera el mismo tipo de respuesta funcional, se obtiene que

$$\epsilon = \frac{m_1 p}{s+p},$$

 13 Véase [13].

¹⁴Esto viene del hecho que $p^* = p_c y h^* = h(p_c)$.

donde s es la constante de saturación media y m_1 es la tasa de crecimiento de los herbívoros.

De esta manera, la razón de crecimiento de población de plantas se ve favorecida por la tasa de crecimiento bajo la influencia de los herbívoros y desfavorecida por la mortalidad, es decir

(5)
$$\dot{p} = f_2(a, p, h) := -\gamma p - \frac{m_1 p h}{s+p} + g(h) \frac{k_1 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p}.$$

Suponiendo que la mortandad de los herbívoros es independiente de la densidad, es decir, no se considera competencia por alimento entre los individuos de esta especie, se tiene que la razón instantánea, \dot{h} , para h está dada por la ecuación siguiente

(6)
$$\dot{h} = f_3(a, p, h) := -\eta h + \frac{m_2 p h}{s + p},$$

donde m_2 es la tasa de ingestión máxima y η es la tasa de mortandad. Además, se considera que $m_2 < m_1$; dicha hipótesis concuerda con la interpretación biológica, es decir, la tasa de crecimiento de los herbívoros es mayor que la tasa de ingestión máxima de los mismos.

Por lo tanto, el modelo completo¹⁵ lo forman las ecuaciones (5), (6) y la siguiente:

(7)
$$\dot{a} = f_1(a, p, h) := a \left(1 - \frac{a}{K}\right) + g(h) \frac{k_2 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p}$$

2.3.1. Análisis local

Tal como lo mencionan los autores en [1, 2, 3], debido a la no linealidad del campo vectorial $\mathbf{f} = (f_1, f_2, f_3)$, el análisis no está totalmente completo aún. Aquí se expone algunos de los resultados que se han encontrado.

Los puntos de equilibrio están dados por la intersección de las ceroclinas dadas por f = 0. Para cualquier valor de los parámetros, los puntos (0, 0, 0) y (K, 0, 0), son puntos de equilibrio del sistema determinado por las ecuaciones (5)-(7).

Suponiendo que $g(h) \equiv 1$, existe un tercer punto de equilibrio (a^*, p^*, h^*) donde

(8)
$$a^* = K + \frac{k_2 \sigma \varphi \mu p^*}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p^*}; \quad p^* = \frac{s\eta}{m_2 - \eta}; \quad h^* = \frac{(s + p^*)k_1 \mu \sigma a^*}{m_1 \eta (1 + \varphi \gamma \mu^2 p^*)};$$

donde $m_2 > \eta$, es decir, la tasa de de crecimiento de los herbívoros es mayor que la tasa de mortandad.

Algunos de los resultados que se han obtenido, indican que la dinámica temporal para las tres poblaciones incluye¹⁶:

1. El origen (0, 0, 0), es un punto silla para cualquier valor de los parámetros; la variedad estable es de dos dimensiones y ésta yace en el plano ph. Es decir, las poblaciones de las plantas y los herbívoros se extinguen para condiciones iniciales en una vecindad del origen.

 $^{^{15}}$ Véase [1].

 $^{^{16}}$ Véase [1, 3].

- 2. En una vecindad del equilibrio (K, 0, 0) las trayectorias del sistema (5)-(7) satisface los siguientes comportamientos, correspondientes a distintos valores de los parámetros:
 - a) Si $\mu < \gamma/k_1\sigma$, se obtiene un punto asintóticamente estable; es decir, si $a_0 \sim K$, $p_0 \sim 0$ y $h_0 \sim 0$, las trayectorias tenderán a (K, 0, 0). Esto es, las plantas y los herbívoros se extinguen mientras que los polinizadores sobreviven.
 - b) Si $\mu > \gamma/k_1\sigma$, se observa un punto silla cuya variedad inestable se encuentra en la dirección de *p*. Las especies que se extinguen son la de las plantas y la de los herbívoros; mientras que la población de polinizadores se estabiliza en la capacidad de carga *K*.
- Eligiendo adecuadamente los valores de los parámetros, el punto de equilibrio dado por (8) es localmente asintóticamente estable; dando lugar a la coexistencia de las tres especies.
- 4. En el sentido global, las soluciones son no negativas y acotadas para todo tiempo. Este es un resultado de gran importancia puesto que el modelo se refiere a poblaciones; además, se espera que éstas no crezcan sin cota, debido a las hipótesis. Para comprobar este resultado, basta construir una región acotada que sea positivamente invariante en el primer octante y que contenga los puntos de equilibrio.

Ahora, considerando $g(h) = 1/(1 + \delta h^2)$, la cual es una función que satisface las propiedades que, desde el punto de vista interpretativo le fueron impuestas al inicio de esta sección, con $\delta > 0$, es posible probar la existencia y unicidad de las soluciones¹⁷. También se puede probar la existencia de un único punto de equilibrio en el primer octante positivo del espacio *aph*. Para este fin, primero, se simplifica la notación introduciendo en el sistema (5)-(7), los parámetros β , α_1 y α_2 como sigue:

$$\beta = \sigma \varphi \mu^2, \quad \alpha_1 = k_2 \sigma \varphi \mu, \quad \alpha_2 = k_1 \sigma \varphi \mu.$$

Considerando que f = 0, la tercera componente del campo igualada a cero, $f_3 = 0$, se encuentra que $p = p^* = s\eta/(m_2 - \eta)$. Para cada valor, p^* , de p, la igualdad $p = p^*$ define un plano paralelo al plano ah en el espacio fase aph del sistema (5)-(7). En estos términos, al buscar puntos de equilibrio, se reduce a observar el comportamiento de las proyecciones de las ceroclinas en el plano $p \equiv p^*$. Entonces, fijando p^* , a partir de la igualdad $f_1 = 0$, se tiene la siguiente condición para $a^* y h^*$,

(9)
$$g(h^*) = \frac{(a^* - K)(1 + \beta p^*)}{\alpha_1 p^*},$$

¹⁷Debido a que g(h) es una función acotada y de clase $C^1(\mathbb{R})$, el campo f, satisface las hipótesis del Teorema de Existencia y Unicidad. Véase [13].



Figura 3: Gráficas de $h_1^*(a^*)$ (en negro) y $h_2^*(a^*)$ (en azul) correspondientes a valores crecientes del parámetro K. Éstas son proyecciones en el plano $p = p^*$.

donde $a^* > K$. Para la forma particular de $g(h) = 1/(1 + \delta h^2)$, tomando en cuenta la igualdad (9), se encuentra la primera relación entre $a^* \ge h^*$; ésta es

(10)
$$h_1^*(a^*) = \sqrt{\delta \frac{\alpha_1 p^* - (a^* - K)(1 + \beta p^*)}{(a^* - K)(1 + \beta p^*)}},$$

tal que define valores positivos de h. Considerando, además, que $a^* > K$ y el numerador del radicando en (10), se obtiene que

$$K < a \le K + \frac{\alpha_1 p^*}{1 + \beta p^*}.$$

Ahora, para la igualdad $f_2 = 0$, se encuentra una segunda relación para a^* y h^* ; es decir

(11)
$$h_2^*(a^*) = \frac{s+p^*}{m_2 p^*} \left(\frac{\alpha_2}{\alpha_1} a^*(a^*-K) - \gamma\right).$$

De esta manera, fijando p^* , se tiene que tanto a^* como h^* , las relaciones (10) y (11) tienen que satisfacerse. La figura 3 muestra el comportamiento de h_1^* y h_2^* como funciones de a^* para distintos valores de K. Como puede observarse, para cada K admisible, dichas gráficas se intersecan en el primer cuadrante del plano ah en solamente un punto, esto implica que el sitema (5)-(7) tiene exactamente un punto de equilibrio en el primer octante, tal como se había mencionado anteriormente.



Figura 4: Retrato fase del modelo planta-polinizador-herbívoro para distintos valores de K.

La figura 4, muestra el retrato fase del sistema dado por las ecuaciones (5)-(7), para distintos valores del parámetro K. Estas simulaciones numéricas sugieren la existencia de:

- 1. Un atractor global; esto puede observarse de la figura 4(a).
- 2. Una trayectoria homoclínica; véase la figura 4(b).
- 3. Un ciclo límite; véase la figura 4(c).

3. Modelo espacio-temporal

Una vez estudiada la dinámica temporal, se consideran los efectos espaciales. En la presente sección se analizarán la existencia, positividad y acotamiento de las soluciones del

problema de condiciones iniciales y de frontera. Para ello, se considera el modelo deducido en la sección 2.3 agregando los términos difusivos y advectivos correspondientes.

3.1. Planta-polinizador-herbívoro

Para integrar los efectos espaciales al modelo donde las tres especies interactúan, se consideran las siguientes hipótesis:

- (i) Se considera que el movimientos "propio" de la población de polinizadores y la de los herbívoros, siguen un flujo¹⁸ fickiano, esto es, el movimiento de estas poblaciones es en la dirección contraria al gradiente de su respectiva densidad poblacional.
- (ii) La población del polinizador, además de moverse debido a la difusión, se considera que los individuos, pueden ser desvíados por algún mecanismo ajeno a la especie, por ejemplo: el viento. Esto se modela con un proceso conocido como *advección*¹⁹ y matemáticamente está representado por el producto interior entre el gradiente de la densidad de población que se transporta y un vector²⁰ \boldsymbol{v} que indica la dirección de transporte y su magnitud da la intensidad; en términos del modelo que se está estudiando, éste indicaría la dirección e intensidad del viento.
- (iii) Los herbívoros –a nivel individual– también pueden cambiar de posición aleatoriamente, pero se considera que lo hacen más lentamente que los polinizadores²¹.
- (iv) La distribución de las plantas cambia debido a la interacción con las otras dos especies. Esto es, aunque las plantas no se dispersan, sí se ven afectadas por la difusión²² de las otras dos poblaciones y el término advectivo de la especie polinizadora.
- (iv) La dinámica temporal entre estas poblaciones está dada por las ecuaciones (5), (6) y (7).

¹⁸Las densidades de población se mueven de regiones de alta concentración a regiones de baja concentración.

¹⁹Este puede pensarse como el proceso que determina el transporte de una cantidad física de una región a otra. En este caso, los polinizadores.

 $^{^{20}}$ Éste puede depender del tiempo y la posición; si este fuera el caso, entonces habría que incorporar un término donde está involucrada la divergencia de \boldsymbol{v} multiplicado por la densidad de polinizadores, $a(t, \boldsymbol{x})\nabla \cdot \boldsymbol{v}$. Es decir, un término adicional que puede interpretarse como el número de individuos que se dispersan debido al viento. Aquí sólo se considera el caso constante.

²¹Esto cobra sentido si se piensa en una población de langostas u hormigas como herbívoros y abejas como polinizadores.

²²Producida por el flujo fickiano y la conservación de la materia (véase [14]).

El sistema²³ que incluye los procesos difusivo y advectivo mencionados en la lista anterior, es:

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D_1 \Delta a - \boldsymbol{v} \cdot \nabla a + a \left(1 - \frac{a}{K}\right) + g(h) \frac{k_2 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p}$$

(12)
$$\frac{\partial p}{\partial t} = -\gamma p - \frac{m_2 p h}{s+p} + g(h) \frac{k_1 \sigma \varphi \mu a p}{1 + \varphi \sigma \mu^2 p} \qquad \forall (t, \boldsymbol{x}) \in D_T$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = D_2 \Delta h - \eta h + \frac{m_1 p h}{s + p},$$

donde $D_T := (0,T] \times \Omega$, el dominio se considera como una región acotada²⁴.

Considerando las condiciones iniciales siguientes:

$$a(0, \boldsymbol{x}) = a_0(\boldsymbol{x});$$
 $p(0, \boldsymbol{x}) = p_0(\boldsymbol{x});$ $h(0, \boldsymbol{x}) = h_0(\boldsymbol{x}) \quad \forall \, \boldsymbol{x} \in \Omega;$

donde $a_0(\mathbf{x})$, $p_0(\mathbf{x})$ y $h_0(\mathbf{x})$ son funciones dadas y positivas en Ω y suponiendo que estas tres poblaciones no interactúan con ninguna otra que se encuentre fuera de la región donde habitan, es decir, se consideran poblaciones que se encuentran aisladas; las condiciones de frontera que reflejan estas características son de tipo Neumann homogéneas o de flujo cero, las cuales son:

$$rac{\partial a}{\partial \boldsymbol{n}} = 0; \qquad rac{\partial p}{\partial \boldsymbol{n}} = 0; \qquad rac{\partial h}{\partial \boldsymbol{n}} = 0 \qquad orall \ (t, \boldsymbol{x}) \in S_T,$$

donde \boldsymbol{n} es el vector normal a la frontera, $\partial \Omega$, de Ω , $\partial (\cdot) / \partial \boldsymbol{n} := \nabla (\cdot) \cdot \boldsymbol{n}$ y $S_T := (0, T] \times \partial \Omega$.

3.1.1. Existencia, positividad y acotamiento

En esta subsección se estudian tres aspectos fundamentales asociados a modelos matemáticos planteados para describir la dinámica espacio-temporal de poblaciones en interacción. Estos son: la existencia, positividad y acotamiento de las soluciones. Los tres problemas, además de tener importancia estrictamente matemática, también la tienen desde el punto de vista interpretativo. Para ello, se usa el enfoque de las *soluciones superiores* e *inferiores* (véase el Apéndice A).

Se empieza el análisis simplificando la notación; para ello, se definen $c_1, c_2 \ge c_3$, así:

 $c_1 := k_2 \sigma \varphi \mu, \quad c_2 := \varphi \sigma \mu^2 \quad \text{y} \quad c_3 := k_1 \sigma \varphi \mu.$

²³Este sistema de ecuaciones obedece al *Teorema de transporte de Reynolds*, el cual representa matemáticamente, las leyes de conservación; por ejemplo, la *conservación de la masa* y la *conservación de la energía*. Véase [16].

 $^{^{24}}$ Para las simulaciones se considera que Ω es una región rectangular.

Ahora se construye el campo vectorial $\boldsymbol{F}: \mathbb{R}^3 \longrightarrow \mathbb{R}^3$, tal que $\boldsymbol{F}:=(F_1,F_2,F_3)$, donde,

$$F_1(a, p, h) := a \left(1 - \frac{a}{K} \right) + g(h) \frac{c_1 a p}{1 + c_2 p},$$

$$F_2(a, p, h) := -\gamma p - \frac{m_2 p h}{s + p} + g(h) \frac{c_3 a p}{1 + c_2 p},$$

$$F_3(p, h) := -\eta h + \frac{m_1 p h}{s + p}.$$

Este campo, es *Hölder-continuo*; esto se debe a que cada una de sus componentes, F_j , (j = 1, 2, 3), está definida por funciones de clase C^1 acotadas y por funciones lineales, que también son de clase C^1 .

Un cálculo inmediato permite ver que se satisfacen las siguientes condiciones:

$$\begin{split} &\frac{\partial F_1}{\partial p} \geq 0; \quad \frac{\partial F_1}{\partial h} \leq 0; \\ &\frac{\partial F_2}{\partial a} \geq 0; \quad \frac{\partial F_2}{\partial h} \leq 0; \qquad \forall \ (a, p, h) \in \mathbb{R}^3_+ \cup \{ \boldsymbol{0} \} \\ &\frac{\partial F_3}{\partial p} \geq 0; \quad \frac{\partial F_3}{\partial a} = 0. \end{split}$$

Esto puede verificarse pues la función $z(a, p) = c_3 a p/(1 + c_2 p)$ es monótonamente creciente en \mathbb{R}^2_+ . Así, al satisfacerse las desigualdades anteriores, se concluye que el campo vectorial \mathbf{F} es cuasimonótono²⁵ en el primer octante de \mathbb{R}^3 . Cabe señalar que las condiciones de cuasimonotonía tienen una importante interpretación ecológica. Por ejemplo, para el polinizador, es favorable la interacción con la planta e, implícitamente, desfavorecedora con el herbívoro. Análogamente, para el polinizador respecto a la interacción con las otras dos especies. Para el herbívoro, la interacción con la planta le es favorable y es irrelevante respecto al polinizador. Esto lo expresa la última igualdad.

Ahora, introduciendo la siguiente notación. Sean los vectores $\hat{\boldsymbol{u}}$ y $\check{\boldsymbol{u}}$, correspondientes a la solución superior y solución inferior del vector $\boldsymbol{u} = (a, p, h)$, respectivamente. Estas soluciones tienen la propiedad que $\hat{\boldsymbol{u}} \geq \check{\boldsymbol{u}}$ en \overline{D}_T . Véase la Definición A.2. Aquí, se tiene

²⁵Esto sucede cuando $\frac{\partial f_j}{\partial x_i}$, tienen signos distintos para $i \neq j$. Véase la Definición A.1.

que $\hat{\boldsymbol{u}} = \left(\hat{a}, \hat{p}, \hat{h}\right)$ y $\check{\boldsymbol{u}} = \left(\check{a}, \check{p}, \check{h}\right)$, las cuales deben satisfacer las desigualdades²⁶: $\frac{\partial \hat{a}}{\partial t} - D_1 \Delta \hat{a} + \boldsymbol{v} \cdot \nabla \hat{a} \ge \hat{a} \left(1 - \frac{\hat{a}}{K}\right) + g(\check{h}) \frac{c_1 \hat{a} \hat{p}}{1 + c_2 \hat{p}}$ (13) $\frac{\partial \hat{p}}{\partial t} \ge -\gamma \hat{p} - \frac{m_2 \hat{p} \check{h}}{s + \hat{p}} + g(\check{h}) \frac{c_3 \hat{a} \hat{p}}{1 + c_2 \hat{p}}$

$$\frac{\partial \hat{h}}{\partial t} - D_2 \Delta \hat{h} \ge -\eta \hat{h} + \frac{m_1 \hat{p} \hat{h}}{s + \hat{p}}$$

у

$$\frac{\partial \check{a}}{\partial t} - D_1 \Delta \check{a} + \boldsymbol{v} \cdot \nabla \check{a} \leq \check{a} \left(1 - \frac{\check{a}}{K} \right) + g(\hat{h}) \frac{c_1 \check{a} \check{p}}{1 + c_2 \check{p}}$$

(14)
$$\frac{\partial \check{p}}{\partial t} \le -\gamma \check{p} - \frac{m_2 \check{p} \hat{h}}{s + \check{p}} + g(\hat{h}) \frac{c_3 \check{a} \check{p}}{1 + c_2 \check{p}}$$

$$\frac{\partial \check{h}}{\partial t} - D_2 \Delta \check{h} \leq -\eta \check{h} + \frac{m_1 \check{p} \check{h}}{s + \check{p}},$$

 $\forall (t, \mathbf{x}) \in D_T$, donde $\hat{a}, \check{a}, \hat{p}, \check{p}, \check{h}$ y \check{h} son tales que (las condiciones iniciales) satisfacen:

$$\hat{a}(0, \boldsymbol{x}) \geq a_0(\boldsymbol{x}) \geq \check{a}(0, \boldsymbol{x}); \quad \hat{p}(0, \boldsymbol{x}) \geq p_0(\boldsymbol{x}) \geq \check{p}(0, \boldsymbol{x}); \quad \hat{h}(0, \boldsymbol{x}) \geq h_0(\boldsymbol{x}) \geq \check{h}(0, \boldsymbol{x}),$$

 $\forall x \in \Omega$; con las condiciones de frontera satisfaciendo:

$$\frac{\partial \hat{a}}{\partial \boldsymbol{n}} \ge 0 \ge \frac{\partial \check{a}}{\partial \boldsymbol{n}}; \qquad \frac{\partial \hat{p}}{\partial \boldsymbol{n}} \ge 0 \ge \frac{\partial \check{p}}{\partial \boldsymbol{n}}; \qquad \frac{\partial \check{h}}{\partial \boldsymbol{n}} \ge 0 \ge \frac{\partial \check{h}}{\partial \boldsymbol{n}} \qquad \forall \ (t, \boldsymbol{x}) \in S_T.$$

Con el fin de encontrar $\hat{\boldsymbol{u}}$ y $\check{\boldsymbol{u}}$, sea $\tilde{\boldsymbol{u}} := \left(\tilde{A}, \tilde{P}, \tilde{H}\right)$ la solución del problema²⁷:

$$\frac{\partial A}{\partial t} - D_1 \Delta A + \boldsymbol{v} \cdot \nabla A = A \left(1 - \frac{A}{K} \right)$$

(15)
$$\frac{\partial P}{\partial t} = -\gamma P - m_2 H \qquad \forall (t, \boldsymbol{x}) \in D_T$$

$$\frac{\partial H}{\partial t} - D_2 \Delta H = (-\eta + m_1)H,$$

 $^{^{26}\}mathrm{V\acute{e}ase}$ la Definición A.2

²⁷Obsérvese que éstas soluciones existen puesto que las ecuaciones para $H \ge P$, definen un sistema de ecuaciones lineales y acopladas y la ecuación para A posee una solución uniformemente acotada en D_T . Véase [15].

con condiciones iniciales:

$$A(0,\boldsymbol{x}) = a_0(\boldsymbol{x}); \qquad P(0,\boldsymbol{x}) = p_0(\boldsymbol{x}); \qquad H(0,\boldsymbol{x}) = h_0(\boldsymbol{x}) \quad \forall \, \boldsymbol{x} \in \Omega$$

y condiciones de frontera:

$$rac{\partial A}{\partial \boldsymbol{n}} = 0; \qquad rac{\partial P}{\partial \boldsymbol{n}} = 0; \qquad rac{\partial H}{\partial \boldsymbol{n}} = 0 \qquad orall \; (t, \boldsymbol{x}) \in S_T.$$

Usando el método de separación de variables, según el cual se supone que existen funciones T y X tales que $H(t, \boldsymbol{x}) = T(t)X(\boldsymbol{x})$; por lo que, al sustituir en la ecuación para Hen (15), se obtiene

$$\frac{\dot{T}}{T} - D_2 \frac{\Delta X}{X} = (-\eta + m_1) \qquad \forall \ (t, \boldsymbol{x}) \in D_T \iff \exists \ k \in \mathbb{R},$$

tal que $\forall t > 0$ y $\forall x \in \Omega$,

$$\frac{\dot{T}}{T} + (\eta - m_1) = -k^2 = D_2 \frac{\Delta X}{X}.$$

Resolviendo este par de ecuaciones diferenciales ordinarias, se concluye que

(16)
$$\tilde{H}(t,\boldsymbol{x}) = e^{-(k^2 + \eta - m_1)t} \sum_{n = -\infty}^{\infty} c_n X_n(\boldsymbol{x}); \quad \tilde{H}(0,\boldsymbol{x}) = \sum_{n = -\infty}^{\infty} c_n X_n(\boldsymbol{x}),$$

donde $c_n \in \mathbb{C}$ son los *coeficientes de Fourier* para cada función propia, $X_n(\boldsymbol{x})$. Las cuales se obtienen a partir de resolver el correspondiente problema de Sturm-Liouville²⁸,

$$D_2 \Delta X + k^2 X = 0 \quad \text{en } \Omega,$$

$$\frac{\partial X}{\partial \boldsymbol{n}} = 0 \quad \text{en } \partial \Omega;$$

 $k^2 := \| \boldsymbol{k} \|^2 = k_1^2 + k_2^2$ es valor propio del problema anterior.

Al considerar la positividad de la condición inicial en la ecuación para H en (15), se tiene que existe una constante $\rho_2 > 0$ tal que se cumple

(17)
$$0 \leq \tilde{H} \leq \rho_2 e^{-(k^2 + \eta - m_1)t} \quad \forall (t, \boldsymbol{x}) \in D_T;$$

esto se satisface debido a que

$$\left\|\tilde{H}(t,\boldsymbol{x})\right\| = e^{-(k^2+\eta-m_1)t} \left\|\sum_{n=-\infty}^{\infty} c_n X_n(\boldsymbol{x})\right\|,$$

²⁸También conocido como el *problema de Helmholtz*; este nombre es relacionado principalmente con problemas físicos.

donde

(18)
$$\left\|\sum_{n=-\infty}^{\infty} c_n X_n(\boldsymbol{x})\right\| \leq \sum_{n=-\infty}^{\infty} |c_n| < \infty.$$

Ahora, se sustituye la expresión (16), en la ecuación para P en el sistema (15), obteniéndose una ecuación diferencial ordinaria lineal no homogénea, cuya solución puede obtenerse fácilmente.

De igual manera, debido a que la condición inicial para P es no negativa, existe una constante $\rho_1 > 0$ tal que

(19)
$$0 \le \tilde{P} \le \rho_1 e^{-\gamma t} + \frac{m_2 \rho_2}{k^2 + \eta - m_1} \left(e^{-(k^2 + \eta - m_1)t} - e^{-\gamma t} \right),$$

en todo D_T . La existencia de las constantes ρ_1 y ρ_2 , se deben a que se satisface (18), pues la serie es finita y por tanto, acotada.

La solución de la ecuación para A en (15), es uniformemente acotada en D_T y posee el comportamiento asintótico siguiente²⁹

$$\lim_{t \to \infty} \tilde{A}(t, \boldsymbol{x}) = \begin{cases} 0 & \text{si } 1 \le k_A^2 \\ \\ A_e(\boldsymbol{x}) & \text{si } 1 > k_A^2 \end{cases}$$

donde k_A^2 es el valor propio principal del problema,

$$-D_1\Delta A + \boldsymbol{v}\cdot\nabla A + k_A^2 A = 0, \quad \text{en } \Omega,$$

$$\frac{\partial A}{\partial \boldsymbol{n}} = 0 \quad \text{en } \partial \Omega;$$

y la función $A_e(x)$ es la solución positiva³⁰ del problema de valores a la frontera,

$$-D_1\Delta A + \boldsymbol{v}\cdot\nabla A - A\left(1 - \frac{A}{K}\right) = 0, \quad \text{en }\Omega,$$

(20)

$$\frac{\partial A}{\partial \boldsymbol{n}} = 0 \quad \text{en } \partial \Omega.$$

Se hace énfasis que no se da la solución $\tilde{\boldsymbol{u}}$ sino una estimación de ésta. Así, se puede afirmar que el par de vectores $\hat{\boldsymbol{u}} \equiv \left(\tilde{A}, \tilde{P}, \tilde{H}\right)$ y $\check{\boldsymbol{u}} \equiv (0, 0, 0)$, son solución superior e inferior, respectivamente para el sistema (12); esto es debido a que se satisfacen las desigualdades dadas en (13) y (14). En consecuencia, debido al Teorema A.1 (véase el Apéndice A), el

 $^{^{29}}$ Esto puede verificarse usando las técnicas usadas en [15].

³⁰Para la existencia de ésta, véase [15].

problema tiene una única solución no negativa, (a, p, h), que satisface las desigualdades: $(0,0,0) \leq (a,p,h) \leq \left(\tilde{A},\tilde{P},\tilde{H}\right) \forall (t,\boldsymbol{x}) \in D_T$. Además, a partir de (17) y (19), se tiene que

(21)
$$(a, p, h) \leq \left(\tilde{A}, \rho_1 e^{-\gamma t} + \frac{m_2 \rho_2}{k^2 + \eta - m_1} \left(e^{-(k^2 + \eta - m_1)t} - e^{-\gamma t} \right), \rho_2 e^{-(k^2 + \eta - m_1)t} \right),$$

en todo el cilíndro parabólico D_T .

Por otro lado, obsérvese que la ecuación en (20), tiene dos soluciones de equilibrio homogéneas: $A_{e,1}^*(\mathbf{x}) \equiv 0$ y $A_{e,2}^*(\mathbf{x}) \equiv K$; la primera es inestable y la segunda es asintóticamente estable localmente. Para verificar esta afirmación, puede tomarse, sin pérdida de generalidad, una dirección arbitraria³¹, x_i , de tal manera que la ecuación (20) puede escribirse como un sistema no lineal de ecuaciones diferenciales ordinarias, de dos por dos. El cual es

$$U'_j = V_j$$

(22)

$$V_j' = \frac{1}{D_1} U_J \left(1 - \frac{U_j}{K} \right) - \frac{v_j}{D_1} V_j,$$

donde U_i es la función que representa la parte espacial de $\tilde{A}(t, \boldsymbol{x})$ en la dirección x_i y j = 1, 2.

La matriz jacobiana, J, asociada al sistema (22) que define su aproximación lineal en el punto (U_j, V_j) es:

$$\boldsymbol{J} = \begin{bmatrix} 0 & 1\\ \\ \\ \frac{1}{D_1} \left(1 - \frac{2U_j}{K}\right) & -\frac{v_j}{D_1} \end{bmatrix};$$

la cual tiene traza negativa para los puntos de equilibrio (0,0) y (K,0) del sistema (22); mientras que el determinante en el origen es negativo y para el punto (K, 0), positivo.

Obsérvese que, para el sistema (22), el primer cuadrante, \mathbb{R}^2_+ , es una región positivamente invariante³². Dado que (0,0) es inestable y (K,0) asintóticamente estable localmente, entonces para cualquier condición inicial no negativa en una vecindad de (K, 0), las soluciones convergerán a la solución de equilibrio $A_e(\mathbf{x}) \equiv K$, si $1 > k_A^2$; en caso contrario, convergerán a (0,0).

Es decir, se cumple que $(a(t, \boldsymbol{x}), p(t, \boldsymbol{x}), h(t, \boldsymbol{x})) \longrightarrow (0, 0, 0)$ para $t \longrightarrow \infty$, siempre y cuando $k^2 + \eta > m_1$ y $1 \le k_A^2$. Si $1 > k_A^2$, entonces se satisface que

$$(0,0,0) \le (a(t, \boldsymbol{x}), p(t, \boldsymbol{x}), h(t, \boldsymbol{x})) \le (K,0,0).$$

³¹Esto quiere decir que se observa la proyección en el eje x_j . ³²Esto es consecuencia que U_j es positivo para cada $1 \le j \le 2$.

Para $m_1 \ge k^2 + \eta + \epsilon \operatorname{con} \epsilon > 0$, entonces localmente, las soluciones para $p \ge h$, crecen sin cota.

Los resultados que se han expuesto a lo largo de esta sección prueban la existencia global de las soluciones del sistema (3.1), así como su comportamiento asintótico local. Todos ellos pueden ser reunidos en un solo resultado. Este es el siguiente teorema:

Teorema 3.1. Dadas las condiciones iniciales $(a_0(\mathbf{x}), p_0(\mathbf{x}), h_0(\mathbf{x})) \ge (0, 0, 0)$, el problema (12), tiene una única solución global $(a(t, \mathbf{x}), p(t, \mathbf{x}), h(t, \mathbf{x}))$ que satisface (21).

El comportamiento asintótico local de las soluciones está determinado como sigue:

- 1. Si $k^2 + \eta > m_1$, entonces
 - a) Si $1 \leq k_A^2$, entonces: $(a(t, \boldsymbol{x}), p(t, \boldsymbol{x}), h(t, \boldsymbol{x})) \longrightarrow (0, 0, 0)$ para todo $(t, \boldsymbol{x}) \in D_T$,
 - b) Si $1 > k_A^2$, entonces: $(0,0,0) \le (a(t, \boldsymbol{x}), p(t, \boldsymbol{x}), h(t, \boldsymbol{x})) \le (K,0,0)$ para todo $(t, \boldsymbol{x}) \in D_T$.
- 2. Si $m_1 \ge k^2 + \eta + \epsilon \ con \ \epsilon > 0$, entonces las soluciones para $p \ y \ h \ crecen \ sin \ cota,$ mientras que para la densidad de población de los polinizadores tiende a cero o K si $1 \le k_A^2 \ o \ 1 > k_A^2$, respectivamente.

Es decir, el teorema anterior indica que las soluciones son acotadas y positivas para todo tiempo y espacio siempre que las hipótesis y demás condiciones que establece el teorema anterior, se cumplen. Esto es, el inciso 1 del Teorema 3.1.

4. Simulaciones numéricas

Una vez probado el teorema que garantiza la existencia, unicidad y positividad de la solución al problema de condiciones iniciales y de frontera asociado al sistema (12), a fin de ilustrarla, en esta sección se presentará una colección de simulaciones numéricas a través de los cuales se obtiene la solución aproximada de diferentes problemas. Para ello, se considera un dominio de forma rectangular que, en la interpretación ecológica, corresponde al hábitat en el que las poblaciones interaccionan. A fin de observar el efecto que tienen los procesos de difusión y advección sobre la distribución espacial de las poblaciones, se considera, en primera instancia, las ecuaciones de reacción-difusión; enseguida, se considera el sistema de reacción-difusión-advección. En ambos casos, se consideran separadamente dos tipos de condiciones de frontera. Éstas son: de Dirichlet y de Neumann; mientras que las condiciones

iniciales corresponden a una perturbación del punto de equilibrio³³ (K, 0, 0); éstas son:

$$a_0(x, y) = U (1 + A \sin 2y);$$

$$p_0(x, y) = W (1 + B \sin(x + y) \cos(x - y));$$

$$h_0(x, y) = R (1 + C \sin 2x),$$

donde se eligen $A = B = C = 10^{-1}$, para simular la perturbación de un orden de magnitud menor y U = 0.25 y $W = R = 10^{-2}$, corresponden a una condición inicial en una vecindad del punto de equilibrio (K, 0, 0) cuando $K = 0.25 < K^*$.

Con el fin de observar el efecto que producen los términos relacionados con la difusión y la advección, se eligieron los siguientes valores de los parámetros:

$$\mu = \gamma = \eta = s = \varphi = 1, \quad k_1 = 3.5, \quad k_2 = 4, \quad \sigma = 2, \quad m_1 = 2, \quad m_2 = 3, \quad K = 0.25,$$

de esta manera, además de satisfacer que el punto esté en el primer octante y las condiciones discutidas en la sección anterior, son aquellos donde se sugiere una trayectoria homoclínica.

Las simulaciones numéricas se obtienen con el software libre FlexPDE, el cual resuelve el sistema (12) junto con las condiciones iniciales y de frontera indicadas, mediante un proceso iterativo de tipo Newton-Raphson³⁴, véase [20].

El vector de transporte tiene una dirección paralela a la del eje de las abscisas, es decir: $\boldsymbol{v} = (v, 0)$. El coeficiente de difusión para el polinizador tiene el valor, $D_1 = 3$; mientras que para la especie herbívora, $D_2 = D_1/10$. Cabe señalar que esto último tiene sentido si se supone que los polinizadores se mueven más rápidamente que los herbívoros. Esta es la situación que aquí se considera.

Los casos que se consideran para la condición de frontera son:

1. Dirichlet homogénea.

Con el fin de comparar los efectos que produce la difusión respecto a la difusión junto con la advección, las simulaciones numéricas se realizan en los siguientes dos casos.

a) Ecuaciones de reacción-difusión.

Como primer caso, se considera sólo el efecto de la difusión, es decir, se considera advección cero. Puede observarse que las densidades poblacionales sobre la frontera del dominio son cero para todo tiempo, esto es resultado que, para resolver numéricamente, se requiere se dé el valor de las funciones para cada especie sobre la frontera, es decir, cero. Esto puede interpretarse como una isla en la cual no

 $^{^{33}}$ Se eligió este caso por ser el que corresponde a una probable trayectoria heteroclínica basado en (K, 0, 0), como puede verse en la figura 4. Las simulaciones numéricas muestran su existencia. Más adelante se consideran condiciones iniciales que provienen de una perturbación de la solución estacionaria y homogénea asociada al equilibrio en el primer octante positivo.

³⁴Véase [17] para los detalles de este método.



Figura 5: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Dirichlet homogénea y $\boldsymbol{v} = \boldsymbol{\theta}$.



Figura 6: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Dirichlet homogénea y $\boldsymbol{v} = \boldsymbol{\theta}$.



Figura 7: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Dirichlet homogénea y $\boldsymbol{v} = (3, 0).$



Figura 8: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Dirichlet homogénea y $\boldsymbol{v} = (3, 0).$

hay individuos de ninguna especie en la frontera. Las poblaciones tienden a dirigirse hacia el centro de esta isla, como se ve en las figuras 5 y 6, región con una alta concentración de individuos respecto a otras partes del dominio. Se exponen, también, dos tomas instantáneas transitorias para cada población. Sin embargo, no se observa un cambio significativo entre los transitorios y la distribución final. La condición de Dirichlet homogénea induce a que las altas concentraciones se dan lejos de la frontera, implicando que mientras hay una gran cantidad de plantas, los polinizadores se dirigirán a estos lugares y por tanto, la especie herbívora también. Dado que no hay otro lugar hacia donde ir, las tres especies coexisten en el centro del rectángulo, en mayor densidad, que cerca de la frontera.

b) Ecuaciones de reacción-difusión-advección.

Para este caso, las simulaciones numéricas muestran que la dinámica de las densidades poblaciones es similar cuando hay ausencia de advección; la diferencia fundamental consiste en que los polinizadores se ven "empujados" hacia la derecha del dominio. Sin embargo, debido a que la condición de Dirichlet es cero, éstos no sólo no pueden salirse de la parcela, sino que, además, su distribución tiende a anularse continuamente cerca de la frontera. Debido a que la especie polinizadora se ve influenciada por el coeficiente advectivo, las plantas tendrán una mayor densidad en lugares donde los polinizadores tienden a tener mayor presencia; estas regiones corresponden a aquéllas hacia donde el vector v apunta. La población de los herbívoros no se ven afectados mayormente por la distribución de las otras especies, esto es debido a que tienen un coeficiente de difusión que es una décima parte del de los polinizadores y no tienen un vector advectivo que influya en su dinámica directamente. En las figuras 7 y 8, puede verse la distribución espacial de las poblaciones en algunos momentos importantes de la simulación numérica de la interacción de estas poblaciones bajo las condiciones que aquí se especifican.

c) Caso especial.

Se tomaron distintos valores para el vector advectivo. Si v > 0 se obtiene un empuje de derecha a izquierda, mientras que si v < 0 el empuje es dirigido en sentido contrario. En las figuras 7 y 8, se puede apreciar este comportamiento, inclusive, si $v = \psi D_1$ con distintos valores para ψ . Entre mayor fuese este parámetro, se observó que el empuje de la población de polinizadores se orientaba con mayor rapidez, la población de plantas sufría una ligera redistribución hacia esa misma dirección. Es decir, éste se acentuaba de manera directamente proporcional al valor de $|\psi|$.

2. Neumann homogénea.

De forma similar al caso anterior, aquí se considera separadamente los procesos reacción-difusión y reacción-difusión-advección.

a) Ecuaciones de reacción-difusión.

Las condiciones iniciales que aquí se consideran, corresponden al caso hipotético que una población de polinizadores se encuentra en la parcela (dominio rectangular) distribuidos heterogéneamente³⁵, mientras que se tienen distribuciones diversas de herbívoros y plantas -también no homogéneas-; además, las condiciones a la frontera son de tipo Neumann homogéneas o equivalentemente, flujo cero en la frontera del hábitat. Esto quiere decir que es un sistema donde las especies sólo interactúan con el interior y no se ve afectado por lo que sucede en el exterior de la parcela. No se considera la intervención de efectos advectivos como el viento. Las figuras 9 y 10 se muestra la dinámica de esta interacción. Se observa que la especie polinizadora avanza hacia las regiones donde la concentración de plantas es mayor, produciendo que la población de herbívoros emigre, más lentamente, también hacia esas mismas regiones; de esta manera, la densidad de población de plantas se ve afectada negativamente por la presencia de éstos y disminuve en estas regiones. En las regiones donde la población de herbívoros es menor, se observa un aumento de la población de plantas que, a su vez, provoca un aumento de polinizadores y, finalmente, de herbívoros. Como puede observarse en la figura 10, se forman "ondas viajeras" de las tres especies que van de izquierda a derecha sobre el dominio.

b) Ecuaciones de reacción-difusión-advección.

Cuando se incorpora un proceso de transporte en la población de polinizadores (advección), el cual puede interpretarse como la presencia de viento o algún factor de empuje a la población en cierta dirección, se observan cambios importantes. Efectivamente, aunque la dinámica es similar a la correspondiente a cuando sólo la difusión está presente para valores de v y D_1 similares³⁶, la distribución de las "ondas viajeras" es ligeramente distinta. Éstas se dirigen de la esquina superior izquierda hacia la esquina inferior derecha del dominio en los casos transitorios de manera más rápida y la especie que primero emigra de una región de alta densidad, hacia una de baja densidad es la planta, seguida por los polinizadores y alcanzada finalmente por los herbívoros. Este efecto, evidentemente, es debido a la dirección del transporte, observemos que esta dirección dependerá del

 $^{^{35}}$ Se utilizaron distintas condiciones iniciales, entre ellas, distribuciones aleatorias, productos y sumas de funciones de Heaviside, etc. No se observó cambio significativo en la distribución final.

³⁶Se hicieron las simulaciones numéricas con varios valores de los parámetros: $v = 2D_1$, $v = 4D_1$ y $v = 6D_1$; el comportamiento fue cualitativamente equivalente.



Figura 9: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y v = 0.



Figura 10: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = \boldsymbol{0}$.



Figura 11: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = (3, 0).$



Figura 12: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = (3, 0).$



Figura 13: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = (30, 0).$



Figura 14: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = (30, 0).$



Figura 15: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = (3,0)$ con valores de los parámetros dadas en el inciso (2d).



Figura 16: Soluciones numéricas del sistema (12) en diferentes instantes con condición de frontera tipo Neumann homogénea y $\boldsymbol{v} = (3,0)$ con valores de los parámetros dadas en el inciso (2d).

ángulo formado por v y la direción del máximo cambio de la densidad de población de polinizadores. Las figuras 11 y 12 muestran las condiciones iniciales, la distribución final y las tomas instantáneas transitorias.

c) Caso especial uno.

De igual manera que cuando se consideran condiciones de frontera Dirichlet homogéneas, se tomaron distintos valores para ψ . Como ya se mencionó en el caso anterior, si $\psi = 2, 4, 6$ el comportamiento cualitativo es equivalente. Sin embargo, es importante señalar que se consideró, también, $\psi = 10$. Las figuras 13 y 14 sugieren que, al tener una diferencia de un orden de magnitud mayor entre el coeficiente de difusión, D_1 , y la componente horizontal del vector advectivo, v, la distribución heterogénea, en cada población, desaparece. En las distribuciones transitorias, puede observarse un comportamiento similar al descrito en el inciso anterior con la diferencia que la dirección de la onda viajera es vertical en lugar de ser oblicua respecto a la horizontal.

d) Caso especial dos.

Para simular una perturbación del punto de equilibrio que se encuentra en el octante positivo, se eligen U = 2, W = 0.5 y R = 1.5 –valores aproximados del punto de equilibrio en cuestión– donde K = 1 y $v = D_1$ junto con los mismos valores que se utilizaron en las simulaciones numéricas anteriores, para los parámetros restantes. Al igual que en el caso anterior, se consideran se observan distribuciones transitorias de tipo onda viajera. Sin embargo, la distribución final es homogénea. Esto sugiere que es debido a que las densidades de las tres poblaciones convergen al equilibrio en el octante positivo; véanse las figuras 15 y 16. Sin embargo, un punto de equilibrio globalmente estable para la dinámica temporal no necesariamente define una distribución estacionaria y homogénea para el sistema de reacción-difusión-advección, que sea atractora. El estudio de este problema es independiente del presente trabajo y merece atención particular.

5. Conclusiones y discusión

Es importante recalcar que las condiciones iniciales se eligieron de tal manera que fueran una perturbación del punto de equilibrio (K, 0, 0) –donde se hicieron la mayoría de las simulaciones numéricas– y el punto de equilibrio en el primer octante –caso 2*d*–. Como ya se ha mencionado, en caso de ser ciclo límite, tiene naturaleza atractora. Observando las simulaciones numéricas y las figuras 9-12, las condiciones de frontera de tipo flujo cero, indican que la dinámica temporal influye en la espacio-temporal de manera importante; en esta última, se forman ondas que siguen el comportamiento que se muestra en la figura 4(c), al darse ondas viajeras. La presencia del término advectivo afecta ligeramente las soluciones ángulo formado por v y la direción del máximo cambio de la densidad de población de polinizadores. Las figuras 11 y 12 muestran las condiciones iniciales, la distribución final y las tomas instantáneas transitorias.

c) Caso especial uno.

De igual manera que cuando se consideran condiciones de frontera Dirichlet homogéneas, se tomaron distintos valores para ψ . Como ya se mencionó en el caso anterior, si $\psi = 2, 4, 6$ el comportamiento cualitativo es equivalente. Sin embargo, es importante señalar que se consideró, también, $\psi = 10$. Las figuras 13 y 14 sugieren que, al tener una diferencia de un orden de magnitud mayor entre el coeficiente de difusión, D_1 , y la componente horizontal del vector advectivo, v, la distribución heterogénea, en cada población, desaparece. En las distribuciones transitorias, puede observarse un comportamiento similar al descrito en el inciso anterior con la diferencia que la dirección de la onda viajera es vertical en lugar de ser oblicua respecto a la horizontal.

d) Caso especial dos.

Para simular una perturbación del punto de equilibrio que se encuentra en el octante positivo, se eligen U = 2, W = 0.5 y R = 1.5 –valores aproximados del punto de equilibrio en cuestión– donde K = 1 y $v = D_1$ junto con los mismos valores que se utilizaron en las simulaciones numéricas anteriores, para los parámetros restantes. Al igual que en el caso anterior, se consideran se observan distribuciones transitorias de tipo onda viajera. Sin embargo, la distribución final es homogénea. Esto sugiere que es debido a que las densidades de las tres poblaciones convergen al equilibrio en el octante positivo; véanse las figuras 15 y 16. Sin embargo, un punto de equilibrio globalmente estable para la dinámica temporal no necesariamente define una distribución estacionaria y homogénea para el sistema de reacción-difusión-advección, que sea atractora. El estudio de este problema es independiente del presente trabajo y merece atención particular.

5. Conclusiones y discusión

Es importante recalcar que las condiciones iniciales se eligieron de tal manera que fueran una perturbación del punto de equilibrio (K, 0, 0) –donde se hicieron la mayoría de las simulaciones numéricas– y el punto de equilibrio en el primer octante –caso 2*d*–. Como ya se ha mencionado, en caso de ser ciclo límite, tiene naturaleza atractora. Observando las simulaciones numéricas y las figuras 9-12, las condiciones de frontera de tipo flujo cero, indican que la dinámica temporal influye en la espacio-temporal de manera importante; en esta última, se forman ondas que siguen el comportamiento que se muestra en la figura 4(c), al darse ondas viajeras. La presencia del término advectivo afecta ligeramente las soluciones transitorias haciendo que las especies tengan una tendencia a moverse más rápidamente en la dirección de v. Para las figuras 13 y 14, se observa que las estructuras ordenadas desaparecen. Una interpretación plausible, para este caso, es que si el término advectivo representa viento, además de ayudar a los polinizadores a moverse en la dirección que vindica, también transporta el polen de las plantas de manera homogénea en toda la parcela. Así, al final, los polinizadores no tienen regiones preferentes de plantas que visitar; de igual manera para los herbívoros.

Por otro lado, las condiciones de frontera tipo Dirichlet homogéneas sí influyen en la dinámica espacio-temporal. A diferencia con las condiciones de frontera de flujo cero, las distribuciones de cada densidad de población no heredan el carácter oscilatorio de las soluciones que se exhiben en el espacio fase de las simulaciones numéricas de la parte temporal, ésta se muestra en la figura 4(c). Esto puede deberse a la forma en la cual se resuelve numéricamente las ecuaciones: las condiciones iniciales son forzadas a que se anulen en la frontera, se requiere que se cumpla continuidad y que permanezcan igual a cero para todo tiempo³⁷. Sin embargo, queda claro que las condiciones de frontera influyen directamente en la interacción de estas tres especies. Las condiciones de Neumann permiten estructuras ordenadas que se mueven; mientras que para las de Dirichlet, no es así. Posiblemente un caso más real sería considerar condiciones de frontera de tipo Robin que no necesariamente sean homogéneas.

Como puede verse a lo largo del presente trabajo, es posible afirmar que la interacción de una especie herbívora, una de plantas y otra de polinizadores bajo las condiciones que aquí se exponen, tiene solución única que es acotada y positiva bajo las condiciones que establece el Teorema 3.1 (caso 1). Este resultado es importante puesto que se requiere que el modelo matemático exhiba densidades poblacionales que no crezcan sin cota y no muestre soluciones sin sentido como el de una densidad negativa. En ese sentido, se consideró que el modelo es consistente además de que desde el punto de matemático, es de suma importancia la unicidad y existencia de las soluciones.

Las simulaciones numéricas realizadas indican que pueden formarse estructuras ordenadas; es decir, las tres especies pueden coexistir exhibiendo distintas distribuciones espaciales, ya sea estática (figuras 5-8) o bien, en forma de ondas viajeras (figuras 9-12). Las figuras 13-16 también sugieren coexistencia, sin embargo su distribución final no es una estructura ordenada reconocible. Es posible afirmar en que la formación de estos *patrones*³⁸ existe una competencia entre tres procesos procesos: la reacción, la difusión y la advección. Sin embargo, la diferencia de los parámetros que los modulan matemáticamente, no puede ser demasiado grande –el caso que se consideró es de un orden de magnitud mayor–, véanse las figuras 13 y 14.

³⁷Es decir, se impone que las soluciones se anulen sobre la frontera.

³⁸Estructuras ordenadas.

Como se puede consultar en la literatura, los sistemas de reacción-difusión pueden exhibir³⁹ estructuras ordenadas. El análisis sobre la emergencia de patrones en sistemas de reacción-difusión-advección, es más reciente. Por ejemplo, en [19] se estudia un sistema donde los tres procesos se encuentran involucrados exhibiendo la emergencia de patrones de Turing con presencia y en ausencia de advección. También en [9], se estudia un modelo donde se observa el efecto que tiene el crecimiento del dominio en la emergencia de patrones; tanto la difusión como la advección aparecen como consecuencia del crecimiento del dominio.

Aún quedan preguntas sin responder, por ejemplo podrían incorporarse hipótesis que podrían dar lugar a *difusión anómala*⁴⁰ cuya expresión matemática toma la forma de ecuaciones de difusión en los que este factor se expresa, ya no en términos del operador de Laplace que involucra segundas derivadas parciales, sino que aparecen las llamadas derivadas fraccionarias⁴¹ o bien, verse la influencia de coeficientes de difusión que dependen de las densidades poblaciones y/o del tiempo y la posición. En efecto, es razonable suponer -esto se ha documentado en la literatura ampliamente-, que el movimiento individual de los polinizadores no sea al azar, sino que esté dirigido hacia sitios del hábitat en el que la densidad de plantas es mayor. Análogamente, también es sensato suponer que el movimiento de los herbívoros sea hacia regiones más pobladas de plantas. Esto conduciría a que los respectivos coeficientes de difusión de la población de polinizadores y de herbívoros fuesen dependientes de la densidad de plantas y, en ese caso, las ecuaciones podrían ser -no sólo en la parte reactiva- no lineales en el término difusivo. Ello pudiera conducir a casos en los que las ecuaciones sean *degeradas* para valores específicos de las densidades poblacionales cuvo efecto es la aparición de soluciones débiles (véase [10]). También la posibilidad de considerar otro tipo de procesos como el quimiotáctico o mecanotáctico entre otros, habría que considerase para poblaciones de especies en los cuales tenga sentido. Los resultados de acotamiento y positividad se refieren a dominios homogéneos pero no considera dominios no homogéneos. Ésta podría ser una línea de investigación interesante.

A. Apéndice: La herramienta en SEPA

En el presente trabajo, para el análisis de positividad, acotamiento y existencia de soluciones (véase la sección 3), se utilizó el método de soluciones superiores e inferiores para sistemas de ecuaciones parabólicas acopladas (SEPA). En este apéndice se hará una breve revisión de las técnicas de este método. en la redacción de este apéndice las referencias [8] y [15] fueron usadas.

³⁹Modelo de Turing.

⁴⁰Este proceso está relacionado con interacciones de largo alcance.

⁴¹Véase, por ejemplo, [18].

Como se puede consultar en la literatura, los sistemas de reacción-difusión pueden exhibir³⁹ estructuras ordenadas. El análisis sobre la emergencia de patrones en sistemas de reacción-difusión-advección, es más reciente. Por ejemplo, en [19] se estudia un sistema donde los tres procesos se encuentran involucrados exhibiendo la emergencia de patrones de Turing con presencia y en ausencia de advección. También en [9], se estudia un modelo donde se observa el efecto que tiene el crecimiento del dominio en la emergencia de patrones; tanto la difusión como la advección aparecen como consecuencia del crecimiento del dominio.

Aún quedan preguntas sin responder, por ejemplo podrían incorporarse hipótesis que podrían dar lugar a *difusión anómala*⁴⁰ cuya expresión matemática toma la forma de ecuaciones de difusión en los que este factor se expresa, ya no en términos del operador de Laplace que involucra segundas derivadas parciales, sino que aparecen las llamadas derivadas fraccionarias⁴¹ o bien, verse la influencia de coeficientes de difusión que dependen de las densidades poblaciones y/o del tiempo y la posición. En efecto, es razonable suponer -esto se ha documentado en la literatura ampliamente-, que el movimiento individual de los polinizadores no sea al azar, sino que esté dirigido hacia sitios del hábitat en el que la densidad de plantas es mayor. Análogamente, también es sensato suponer que el movimiento de los herbívoros sea hacia regiones más pobladas de plantas. Esto conduciría a que los respectivos coeficientes de difusión de la población de polinizadores y de herbívoros fuesen dependientes de la densidad de plantas y, en ese caso, las ecuaciones podrían ser -no sólo en la parte reactiva- no lineales en el término difusivo. Ello pudiera conducir a casos en los que las ecuaciones sean *degeradas* para valores específicos de las densidades poblacionales cuvo efecto es la aparición de soluciones débiles (véase [10]). También la posibilidad de considerar otro tipo de procesos como el quimiotáctico o mecanotáctico entre otros, habría que considerase para poblaciones de especies en los cuales tenga sentido. Los resultados de acotamiento y positividad se refieren a dominios homogéneos pero no considera dominios no homogéneos. Ésta podría ser una línea de investigación interesante.

A. Apéndice: La herramienta en SEPA

En el presente trabajo, para el análisis de positividad, acotamiento y existencia de soluciones (véase la sección 3), se utilizó el método de soluciones superiores e inferiores para sistemas de ecuaciones parabólicas acopladas (SEPA). En este apéndice se hará una breve revisión de las técnicas de este método. en la redacción de este apéndice las referencias [8] y [15] fueron usadas.

³⁹Modelo de Turing.

⁴⁰Este proceso está relacionado con interacciones de largo alcance.

⁴¹Véase, por ejemplo, [18].

A.1. Funciones cuasimonótonas

Para sistemas de ecuaciones acopladas, las definiciones de solución superior y solución inferior dependen de la propiedad de cuasimonotonía de la parte reactiva⁴².

Para ilustrar la idea básica del método, considérese un sistema de ecuaciones parabólicas acoplado en la siguiente forma:

(23)
$$\frac{\partial u_j}{\partial t} - L_j u_j = F_j(t, \boldsymbol{x}, u_1, u_2, u_3) \quad \text{en } D_T$$
$$B_j u_j = h_j(t, \boldsymbol{x}) \quad \text{en } S_T \qquad (j = 1, 2, 3),$$

$$u_j(0, \boldsymbol{x}) = u_j^0(\boldsymbol{x}) \quad \text{en } \Omega$$

donde $\Omega \in \mathbb{R}^n$ es un dominio abierto acotado (o no acotado) y para cada, T > 0, se define el cilíndro parabólico: $D_T := (0,T] \times \Omega \text{ y } S_T := (0,T] \times \partial \Omega$.

Los operadores L_j y B_j que aparecen en (23) están definidos como sigue:

(24)

$$L_{j} := \sum_{i,k=1}^{n} a_{i,k}^{(j)}(t, \boldsymbol{x}) \frac{\partial^{2}}{\partial x_{k} \partial x_{i}} + \sum_{i=1}^{n} b_{i}^{(j)}(t, \boldsymbol{x}) \frac{\partial}{\partial x_{i}}$$

$$g$$

$$B_{j} := \alpha_{j}(t, \boldsymbol{x}) \frac{\partial}{\partial \nu} + \beta_{j}(t, \boldsymbol{x}),$$

respectivamente, donde los coeficientes de L_j , h_j y u_j son Hölder-continuos⁴³ en los respectivos dominios; $\alpha_j \ge 0$ y $\beta_j \ge 0$, continuos en S_T tal que $\alpha_j + \beta_j > 0$.

Las funciones F_j se consideran, igualmente, Hölder-continuas en $D_T \times J_1 \times J_2$ para algún subconjunto acotado de \mathbb{R}^2 .

Ahora, considérese el campo vectorial $\mathbf{F} := (F_1, F_2, F_3)$ y dado que las funciones con las que se trabaja en este texto son de clase C^1 , las siguientes definiciones son pertinentes. Se dice que \mathbf{F} es C^1 en $J_1 \times J_2 \times J_3$ si cada una de sus componentes son de clase C^1 para todo $(u_1, u_2, u_3) \in J_1 \times J_2 \times J_3$. Se dice que el campo \mathbf{F} es cuasidiferenciable si las derivadas parciales de la matriz de Jacobi asociada que no se encuentran en la diagonal son continuamente diferenciables para todo $(u_1, u_2, u_3) \in J_1 \times J_2 \times J_3$. Naturalmente, toda función diferenciable es cuasidiferenciable⁴⁴.

$$\|f(\boldsymbol{x}) - f(\boldsymbol{y})\| \le M \|\boldsymbol{x} - \boldsymbol{y}\|^{\alpha},$$

donde $\left\|\cdot\right\|$ denota una norma.

 $^{^{42} \}mathrm{En}$ este caso, las funciones que representan la interacción entre las poblaciones de polinizadores, plantas y herbívoros.

⁴³Una función $f : \mathbb{R}^n \longrightarrow \mathbb{R}^n$ es Hölder-continua en \mathbb{R}^n si $\forall x, y \in \mathbb{R}^n$, existen las constantes M y α positivas, tales que se satisface

⁴⁴La afirmación recíproca no necesariamente se satisface, pues esta definición no garantiza que los elementos de la diagonal de la matriz de Jacobi existan.

Las funciones que se estudian en este trabajo son cuasidiferenciables como puede verificarse fácilmente. Por esta razón, es posible dar la siguiente definición de *cuasimonotonía*.

Definición A.1. El campo vectorial $\mathbf{F} := (F_1, F_2, F_3)$ se dice que posee una propiedad de cuasimonotonía en $J_1 \times J_2 \times J_3$ si $\forall (u_1, u_2, u_3) \in J_1 \times J_2 \times J_3$ se cumple:

(25)
$$\frac{\partial F_2}{\partial u_1} \ge 0, \qquad \frac{\partial F_3}{\partial u_1} \ge 0,$$
$$\frac{\partial F_1}{\partial u_2} \le 0, \qquad \frac{\partial F_3}{\partial u_2} \ge 0,$$

$$\frac{\partial F_1}{\partial u_3} \le 0, \qquad \frac{\partial F_2}{\partial u_3} \le 0.$$

También es necesario determinar la solución inferior, denotada por $\check{\boldsymbol{u}} = (\check{u}_1, \check{u}_2, \check{u}_3)$ y la solución superior por $\hat{\boldsymbol{u}} = (\hat{u}_1, \hat{u}_2, \hat{u}_3)$. Éstas satisfacen las desigualdades:

(26)
$$B_{j}\check{u}_{j} \leq h_{j}(t,\boldsymbol{x}) \leq B_{j}\hat{u}_{j}$$
$$\forall (t,\boldsymbol{x}) \in D_{T}$$
$$\check{u}_{j}(0,\boldsymbol{x}) \leq u_{j}^{0}(\boldsymbol{x}) \leq \hat{u}_{j}(0,\boldsymbol{x}).$$

Definición A.2. El par de funciones⁴⁵ $\check{\boldsymbol{u}} = (\check{u}_1, \check{u}_2, \check{u}_3), \ \hat{\boldsymbol{u}} = (\hat{u}_1, \hat{u}_2, \hat{u}_3) \in \mathcal{C}(\overline{D}_T) \cap \mathcal{C}^{1,2}(\overline{D}_T)$ son conocidas como soluciones superior e inferior de (23), si satisfacen que $\check{\boldsymbol{u}} \leq \hat{\boldsymbol{u}}$ en \overline{D}_T , las desigualdades (26) se cumplen y si

$$\frac{\partial \hat{u}_1}{\partial t} - L_1 \hat{u}_1 - F_1(t, \boldsymbol{x}, \hat{u}_1, \hat{u}_2, \check{u}_3) \ge 0 \ge \frac{\partial \check{u}_1}{\partial t} - L_1 \check{u}_1 - F_1(t, \boldsymbol{x}, \check{u}_1, \check{u}_2, \hat{u}_3)$$

(27)
$$\frac{\partial \hat{u}_2}{\partial t} - L_2 \hat{u}_2 - F_2(t, \boldsymbol{x}, \hat{u}_1, \hat{u}_2, \check{u}_3) \ge 0 \ge \frac{\partial \check{u}_2}{\partial t} - L_2 \check{u}_2 - F_2(t, \boldsymbol{x}, \check{u}_1, \check{u}_2, \hat{u}_3)$$

$$\frac{\partial \hat{u}_3}{\partial t} - L_3 \hat{u}_3 - F_3(t, \boldsymbol{x}, \check{u}_1, \hat{u}_2, \hat{u}_3) \ge 0 \ge \frac{\partial \check{u}_3}{\partial t} - L_3 \check{u}_3 - F_3(t, \boldsymbol{x}, \hat{u}_1, \check{u}_2, \check{u}_3)$$

En la siguiente sección se enuncian los teoremas y corolarios que se utilizan para prueba de la existencia de soluciones. De igual manera, estos teoremas son útiles para la deducción de la positividad y acotamiento de las mismas en el SEPA.

A.2. Existencia y comparación

Como puede consultarse en [15], se define el sector

(28)
$$\langle \hat{\boldsymbol{u}}, \check{\boldsymbol{u}} \rangle := \left\{ \boldsymbol{u} \in \mathcal{C}\left(\overline{D}_{T}\right) \mid \check{\boldsymbol{u}} \leq \boldsymbol{u} \leq \hat{\boldsymbol{u}} \right\}$$

⁴⁵Se denota $\mathcal{C}(W)$ y $\mathcal{C}^{n,m}(W)$ como el producto de los espacios C(W) y $C^{n,m}(W)$ sobre W, N-veces.

Si $\langle \hat{\boldsymbol{u}}, \check{\boldsymbol{u}} \rangle \subset J_1 \times J_2 \times J_3$, entonces por (A.1), es suficiente considerar $\langle \hat{\boldsymbol{u}}, \check{\boldsymbol{u}} \rangle = J_1 \times J_2 \times J_3$. De esta manera, es posible construir sucesiones que converjan monónotamente a funciones límite. Sea, entonces,

$$\lim_{k \to \infty} \overline{u}_j^{(k)}(t, \boldsymbol{x}) = \overline{u}_j(t, \boldsymbol{x}), \quad \lim_{k \to \infty} \underline{u}_j^{(k)}(t, \boldsymbol{x}) = \underline{u}_j(t, \boldsymbol{x}); \quad j = 1, 2, 3,$$

donde la barra superior indica una sucesión construida iterativamente a partir de $\hat{\boldsymbol{u}}$ y, equivalentemente, la barra inferior lo correspondiente para $\check{\boldsymbol{u}}$. Debido a que cada una de las funciones u_j son Hölder continuas, es posible asegurar que si $\overline{u}_j(t, \boldsymbol{x}) = \underline{u}_j(t, \boldsymbol{x})$, entonces cada una de estas componentes es identico a $u_j(t, \boldsymbol{x})$ y así el vector $\boldsymbol{u} = (u_1, u_2, u_3)$, es la única solución del problema⁴⁶ (23).

Lema A.1 (Propiedad de monotonía). Las sucesiones superiores e inferiores $\{\overline{u}^{(k)}\}\ y$ $\{\overline{u}^{(k)}\}\ satisfacen las designaldades signientes:$

$$\check{oldsymbol{u}} \leq \underline{oldsymbol{u}}^{(k)} \leq \underline{oldsymbol{u}}^{(k+1)} \leq \overline{oldsymbol{u}}^{(k+1)} \leq \overline{oldsymbol{u}}^{(k)} \leq \hat{oldsymbol{u}}_{k}$$

en $\overline{D}_T \ y \ k \in \mathbb{N} \cup \{0\}$. Más aún, $\underline{u}^{(k)} \ y \ \overline{u}^{(k)}$ son soluciones inferiores y superiores respectivamente del problema (23).

Para finalizar, se enuncia el teorema que determina la existencia y comparación del sistema acoplado (23). Este resultados son los utilizados para probar existencia, positividad y acotamiento en las soluciones de los SEPA estudiados en la sección 3.

Teorema A.1. Sean $\hat{\boldsymbol{u}}$ y $\check{\boldsymbol{u}}$ soluciones acopladas superior e inferior del sistema (23) y el campo **F**-Hölder continuo y cuasimonótono en $\langle \hat{\boldsymbol{u}}, \check{\boldsymbol{u}} \rangle$. Entonces, el problema (23), tiene solución única \boldsymbol{u} en $\langle \hat{\boldsymbol{u}}, \check{\boldsymbol{u}} \rangle$.

Además, las sucesiones $\{\overline{u}^{(k)}\}$ y $\{\underline{u}^{(k)}\}$ obtenidas por iteración a partir de

$$\frac{\partial \overline{u}_{j}^{(k)}}{\partial t} - L_{j}\overline{u}_{j}^{(k)} + c_{j}(t, \boldsymbol{x})\overline{u}_{j}^{(k)} = G_{j}\left(t, \boldsymbol{x}, \overline{\boldsymbol{u}}_{j}^{(k-1)}\right)$$

$$\frac{\partial \underline{u}_{j}^{(k)}}{\partial t} - L_{j}\underline{u}_{j}^{(k)} + c_{j}(t, \boldsymbol{x})\underline{u}_{j}^{(k)} = G_{j}\left(t, \boldsymbol{x}, \underline{u}_{j}^{(k-1)}\right),$$

donde $G_j(t, \boldsymbol{x}, \boldsymbol{u}) := c_j(t, \boldsymbol{x})u_j + F_j(t, \boldsymbol{x}, \boldsymbol{u}), c_j(t, \boldsymbol{x}) \in C(\overline{D}_T)$ y el vector \boldsymbol{u} acopla ambas soluciones (véase [15]), con las primeras iteraciones dadas por: $\overline{\boldsymbol{u}}^{(0)} = \hat{\boldsymbol{u}}$ y $\underline{\boldsymbol{u}}^{(0)} = \check{\boldsymbol{u}}$, convergen monótonamente a \boldsymbol{u} satisfaciendo la propiedad de monotonía.

 $^{^{46}}$ Véase [15].

Referencias

- S. R.-J. Jang: Dynamics of herbivore-plant-pollinator models, J. Math. Biol., 44, 129-149 (2002).
- [2] F. Sánchez-Garduño and V. Breña-Medina: Searching spatial patterns in a pollinatorplant-herbivore mathematical model. Bulletin of Mathematical Biology (en revisión).
- [3] F. Sánchez-Garduño and V. Breña-Medina: Spatio-temporal dynamics of a three interacting species mathematical model inspired in physics. In: Proceedings of the Biological Physics Session of the Third Mexican Meeting on Mathematical and Experimental Physics; American Institute of Physics Conference Proceedings, 978, 115-134. L. Dagdug and L. García-Colín (Eds.), (2008).
- [4] R. Karban and S. Strauss: Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeon Glaucus*. Ecology, 74, 39-46 (1993).
- [5] S. Strauss, J. Conner and S. Rush: Foliar herbivory affects floral characters and plant atractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. Amer. Natur., 147, 1098-1107 (1996).
- [6] J. Soberón and C. Del Río: The dynamics of a plant-pollinator interaction. J. Theor. Biol., 91, 363-378 (1981).
- [7] S. Lundber and P. Ingvarsson: Population dynamics of resource limited plants and their pollinators. Theor. Popul. Biol., 54, 44-49 (1998).
- [8] R. H. Martin Jr.: A maximum principle for semilinear parabolic systems. Proceedings of the American Mathematical Society, 74, No. 1, 66-70 (1979).
- [9] R. Plaza, F. Sánchez-Garduño, P. Padilla, R. A. Barrio and P. K. Maini: The effect of growth and curvature on the pattern formation. Journal of Dynamics and Differential Equations, 16, number 4, (2004).
- [10] de Pablo, A., and Vázquez, J. L.: Travelling Waves in Finite Propagation in a Reaction-Diffusion equation. J. Diff. Equations, 74, 19-61 (1991).
- [11] R. M. May: Studies in mathematical biology. In: S. A. Levin Editor, 16, American Mathematical Society (1976).
- [12] R. M. May: Theoretical ecology, principles and applications, Oxford: Blackwell Scientific (1976).
- [13] S. Wiggins: Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos, Springer-Verlag (1990).

- [14] P. Garabedian: Partial Differential Equations, John Wiley and Sons, Inc. (1964).
- [15] C. V. Pao: Nonlinear parabolic and elliptic equations, Plenum Press (1992).
- [16] Joseph H. Spurk and Katherine Mayes: Fluid Mechanics, Springer-Verlag, (1997).
- [17] J. D. Lambert: Numerical Methods for Ordinary Differential Equations: The Initial Value Problem, John Wiley and Sons, (1991).
- [18] D. Hernández, Estudios en sistemas de reacción-difusión con difusión anómala, Tesis Doctoral, Posgrado en Ciencias Físicas, UNAM (2009).
- [19] V. Breña-Medina, Estructuras Ordenadas en Algunos Sistemas de Reacción-Difusión-Advección, Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM (2007).
- [20] FlexPDE: User Guide, version 5.0; PDE Solutions Inc. (2005).