



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

MODELO DE PREDADOR-PRESA DE
ROSENZWEIG-MACARTHUR

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MATEMÁTICA

P R E S E N T A:

ARACELI LEÓN ESTRADA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. PEDRO EDUARDO MIRAMONTES
VIDAL

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2018





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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos de la alumna

León

Estrada

Araceli

773 739 56 23

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Matemáticas

41100892-9

2. Datos del tutor

Dr.

Pedro Eduardo

Miramontes

Vidal

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Adonis Germinal

Cocho

Gil

4. Datos del sinodal 2

Dra.

María de Lourdes

Esteva

Peralta

5. Datos del sinodal 3

L. en C.C.

Sergio

Hernández

López

6. Datos del sinodal 4

M. en c.

José Luis

Gutiérrez

Sánchez

7. Datos del trabajo escrito

Modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur

109p

2018

*Dedicado a
mi familia*

Agradecimientos

A MIS PADRES

Por su apoyo incondicional, sus cuidados y su amor, ya que gracias a su esfuerzo y confianza, fue posible que lograra culminar mi licenciatura

A MIS HERMANAS

Que a pesar de las interminables discusiones, me brindan su cariño y comprensión.

A MIS ABUELOS

Por su ejemplo, la paciencia y cariño que siempre me han tenido, el estar cada que los he necesitado, de manera incondicional, sin importar las circunstancias.

A MIS TÍOS

Que a pesar de sus ocupaciones siempre han tenido tiempo para brindarme su ayuda sin pensarlo, haciéndome sentir como una más de sus hijas.

A MIS PRIMAS

Por esa infancia llena de momentos inolvidables, y esas noches llenas de risas que nunca faltaron a pesar de nuestras ocupaciones.

A MIS AMIGOS

Por estar a mi lado cada que he necesitado su ayuda, un consejo, un abrazo o simplemente hablar con alguien, apoyándome, escuchándome, haciéndome reír.

A MIS PROFESORES

Que a lo largo de mi vida ayudaron en mi educación, pero en especial al profesor José Guadalupe G. que me mostró que era capaz de hacer lo que yo quisiera si me lo proponía, a la profesora Ornilda J. quien me hizo ver que

IV

las matemáticas no se debían memorizar, sino razonar y que en cualquier tema tenía que buscar una explicación más a fondo, sin quedarme sólo con lo que el libro o el profesor decía, al profesor Jesús O. que me ayudó a tomar la decisión de estudiar matemáticas, cuando pensaba estudiar derecho, y por supuesto al Dr. Pedro Miramontes V. que me presentó la rama de biología matemática y marcó un parteaguas en mi vida, pues a partir de ese momento supe que quería dedicarme a esta parte de las matemáticas.

A SOL

Por ser mi equipo durante la mayor parte de la carrera, su apoyo incondicional y sus cuidados cada que lo necesité.

Índice general

Introducción	1
1. Interacciones entre poblaciones	5
1.1. Interacciones positivas	6
1.1.1. Simbiosis	6
1.1.2. Mutualismo	7
1.1.3. Comensalismo	8
1.1.4. Protocooperación	9
1.2. Interacciones negativas	9
1.2.1. Amensalismo	9
1.2.2. Parasitismo	10
1.2.3. Canibalismo	11
1.2.4. Competencia	12
1.2.5. Depredación	16
2. Sistemas dinámicos	19
2.1. Puntos fijos	20
2.2. Ciclos límite	25
2.3. Atractores extraños	26
2.4. Bifurcaciones	27
3. Depredador-presa	29
3.1. Modelo clásico depredador-presa	29
3.2. Modelo clásico depredador presa con densodependencia	35
3.3. Modelo de Leslie-Gower	40
3.4. Modelo de intercambio de roles en un sistema depredador presa	42
4. El modelo de depredación de Rosenzweig y MacArthur	47
4.1. Robert Helmer MacArthur	49

4.2. Michael L. Rosenzweig	52
4.3. Modelo de Rosenzweig y MacArthur actualmente	54
5. Análisis del modelo de Rosenzweig y MacArthur	57
5.1. Planteamiento y motivación	57
5.2. Análisis del sistema	63
5.2.1. Puntos de equilibrio e isoclinas de grado cero	66
5.2.2. Bifurcaciones	70
5.3. Resultados	76
5.4. Reproducción de resultados	76
5.4.1. Simulaciones numéricas	77
6. Conclusiones	89

Índice de figuras

2.1. Nodo estable	20
2.2. Nodo inestable	21
2.3. Nodo estrella estable	21
2.4. Nodo estrella inestable	21
2.5. Foco estable	22
2.6. Foco inestable	22
2.7. Centro	22
2.8. Punto silla	23
2.9. Ciclo límite estable	25
2.10. Ciclo límite inestable	25
2.11. Ciclos límite semiestables	26
3.1. Gráfica de la relación entre en porcentaje de captura de peces comestibles, línea naranja, como de escualos, línea azul, durante la segunda guerra mundial	31
3.2. Gráfica del comportamiento de la densidad tanto de los linces, que es la línea naranja, como de los conejos, la línea azul, respecto al tiempo	34
3.3. Modelo Lotka-Volterra, con $a = 0.4$, $b = 0.018$, $d = 0.023$ y $c = 0.8$, el plano fase muestra que dependiendo de las condiciones iniciales se forman órbitas cerradas.	34
3.4. Respuesta funcional tipo I, la tasa de consumo es lineal y aumenta hasta llegar a la tasa máxima de depredación.	38
3.5. Respuesta funcional tipo II, la tasa de consumo de los depredadores aumenta con la densidad de las presas, la función es monótonamente creciente y tiende a la tasa máxima de depredación, q , debido a que cuando $x \rightarrow \infty$, $h(x) \rightarrow q$	39

- 3.6. Respuesta funcional tipo III, describe un comportamiento similar al de la respuesta funcional tipo II, también es monótonamente creciente, pero tiene un punto de inflexión. 40
- 3.7. Modelo Leslie-Gower, donde $a = 2$, $b = 3$, $n = 3$, $K = 4$, y $c = 2$. El plano fase nos muestra una espiral estable en el punto $(0.22, 0.614)$. 41
- 3.8. Modelo intercambio de roles, con $b = 4$, $d = 2$, $e = 1$, $f = 36$ y $k = 0.8$, él cual muestra una espiral con punto atractor en el $(1.7, 2.6)$, un sumidero en el $(1, 0)$, un punto silla en $(0.585, 3.732)$ y otro punto silla en el origen. 44
- 4.1. Modelo Rosenzweig-MacArthur, su plano fase se encuentra formado por espirales, que provienen del punto $(0.5, 0.4)$ 48
- 5.1. Forma hipotética de la isoclina del depredador, el campo vectorial indica el comportamiento de la densidad del depredador, cuando las flechas que lo conforman señalan hacia arriba la población aumenta, en caso contrario disminuye. 59
- 5.2. Forma hipotética de la isoclina de la presa, el campo de direcciones indica el comportamiento de la densidad de la presa. 60
- 5.3. Espiral estable 61
- 5.4. Espiral 62
- 5.5. Órbita cerrada 62
- 5.6. Isoclinas de grado cero con $k > \frac{m+c}{m-c}$, es decir, cuando $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1$, en este caso, como se menciono en la sección anterior el punto donde se intersectan las isoclinas se encuentra a la izquierda de la gráfica. 71
- 5.7. Comportamiento general de las soluciones del modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1$, donde se satisface lo establecido por este caso y como se pude observar efectivamente las soluciones tienden al ciclo límite, ya sea que empiecen dentro o fuera de éste, y también cuenta con una espiral inestable, que es el punto de coexistencia de equilibrio 72
- 5.8. Isoclinas de grado cero con $k < \frac{m+c}{m-c}$, es decir, cuando $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1.8$, en este caso la intersección de las isoclinas se encuentra al lado derecho de la parábola 74

5.9. Comportamiento general de las soluciones del modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1.8$, donde se satisface lo establecido por este caso y como se puede observar, efectivamente las soluciones tienden al punto de equilibrio que se encuentra en $(1.5, 0.416)$ 75

5.10. Centros como soluciones, con $k = 2$, $m = 3$, $c = 1$, donde el punto de equilibrio se encuentra en $(0.5, 0.375)$ 75

5.11. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro k , cuando $k = 1$ 78

5.12. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro k , tomando $k = 2$ 80

5.13. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro k , tomando $k = 4$ 81

5.14. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro m , cuando $m = 1.9$ 82

5.15. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro m , tomando $m = 2$ 83

5.16. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro m , tomando $m = 4$ 84

5.17. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro c , tomando $c = 1.5$ 86

5.18. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro c , con $c = 2$ 87

5.19. Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro c , cuando $c = 1$ 88

Introducción

A lo largo de la historia el ser humano ha expresado su curiosidad sobre los fenómenos que ocurren a su alrededor, ya sean de tipo social o natural y esto ha llevado consigo la necesidad de entender la causa de dichos fenómenos, y por tanto intentar darle una explicación, lo que ha originado la creación de varias disciplinas, diseñadas para el estudio de algún aspecto específico de la naturaleza o sociedad.

Anteriormente se consideraba que para poder comprender en su totalidad un objeto o fenómeno era necesario aislarlo de cualquier cosa que pudieran influir en él, originando con esto que muchas ramas de estudio estuvieran sumamente separadas por mucho tiempo. Sin embargo, esta idea ha ido cambiando y muchas disciplinas interactúan actualmente para entender mejor el funcionamiento de las cosas y sucesos, tal es el caso de la Biología y las Matemáticas, que crearon la biología matemática, cuya relación consiste en la modelización de fenómenos biológicos, mediante el uso de herramientas matemáticas, para de esta manera intentar explicar el comportamiento del hecho que se estudia e inclusive poder plantear conjeturas plausibles sobre su comportamiento a futuro, basándose en las observaciones realizadas a partir de los datos que se tienen del suceso y la relación que existe entre ellos en cuanto a ciertos parámetros, como son: el tiempo, lugar geográfico, temperatura, humedad, entre otras, dependiendo del fenómeno que se esté estudiando, además de poder conocer qué tipo de cambios pueden ocurrir en el sistema, a causa de la modificación en algún parámetro.

Algunos ejemplos de los modelos creados por la biología matemática son:

- En ecología, partiendo de la observación de la dinámica de poblaciones, específicamente la interacción del tipo depredador-presa, la cual es de gran importancia, para saber bajo qué parámetros se lleva a cabo esta relación sin que atente contra la existencia de una población, así como que factores además de la cantidad de presas y depredadores influyen en la interacción y

como lo hacen, que efectos tienen en cada especie, cabe mencionar que esta interacción es sobre la cual trata este trabajo.

- En epidemiología existe el modelo SIR, el cual representa el comportamiento que se da durante el brote de una epidemia de una enfermedad contagiosa, pasando por los estados Susceptible, Infectado y Recuperado, el cual es de gran ayuda para controlar el brote, como cambian las posibles epidemias ante un proceso de vacunación, entre otros aspectos.

Si bien existen diversos modelos, para la interacción depredador-presa, el objetivo de esta tesis es analizar el modelo propuesto por Rosenzweig y MacArthur en 1963, saber por qué surgió, qué parámetros consideraron y ver en que se parece y diferencia de los demás modelos.

La interacción depredador-presa es una de las más estudiadas, quizás la más conocida pues inclusive se habla de ella en cuentos infantiles, como son las siete cabritas y el lobo, los tres cochinitos, y probablemente es la única de la cual se llega a definir en las clases de ciencias naturales de educación básica lo cual ocurre cuando se habla de la cadena alimenticia; sin embargo, no es la única relación entre especies que existe, razón por la cual el primer capítulo trata sobre las diferentes interacciones entre poblaciones que existen o al menos las más conocidas, las similitudes y diferencias que hay entre ellas, así como ejemplos de donde se puede observar este comportamiento, debido a que ciertas interacciones no son tan conocidas, no por que se den pocas especies sino porque, generalmente, estas relaciones pasan inadvertidas, en algunas ocasiones incluso para algunas de las poblaciones que interactúan en ellas, o son conocidos por otro nombre, pues se conoce el proceso del que forman parte, mas no se hace énfasis en que también forma parte de una interacción entre poblaciones.

Para poder entender el funcionamiento de un modelo es necesario conocer los elementos que lo conforman, y como se realiza el análisis de este, ya que debido a que no todos los sistemas tienen solución explícita, se mencionaran los factores a considerar en el estudio del comportamiento de ciertos modelos en el capítulo dos.

Así como la interacción depredador-presa no es la única que existe, en los cursos de ecuaciones diferenciales generalmente el único modelo que se estudia o que presenta sobre esta interacción es el de Lotka-Volterra, y si bien la mayoría de los modelos que reflejan esta interacción partieron de él, al momento de ser desarrollados, tienen modificaciones que los diferencian, por lo que tampoco es el único modelo depredador-presa que hay, razón por la cual en el tercer capítulo se presentarán algunos de estos modelos para conocer en que se diferencian del

modelo clásico y entre ellos, que otros factores considera cada uno de ellos y así ver para qué tipo de poblaciones fue diseñado.

Para entender mejor el modelo de Rosenzweig y MacArthur y en general cualquier modelo, no basta con conocer los aspectos matemáticos y biológicos que lo conforman, sino también el contexto social bajo el que fue creado, por lo cual es indispensable conocer el ámbito social, cultural, formación principal, influencias directas y principales áreas de interés de cada uno de los autores, que es lo que se planteará en el cuarto capítulo; de igual manera, se hará referencia a las nuevas contribuciones que se han realizado tomando como base este modelo, ya que así como es importante conocer el origen del modelo, también es importante conocer aportaciones que se han hecho a partir de él.

Para el análisis del modelo de Rosenzweig-MacArthur que se realiza en el capítulo cinco, se considerará el artículo original del cual se desprende el modelo, para posteriormente considerar únicamente el modelo, sin las gráficas en las que se basaron sus creadores y, a partir de éste se estudiará la existencia de puntos de equilibrio, las isoclinas de grado cero, además de hacer un análisis de bifurcaciones, así como definir cada uno de estos conceptos, y exponer algunos ejemplos del comportamiento de este modelo mediante la variación de parámetros, para ver cómo influye cada uno de ellos en el sistema.

En el último capítulo se presentarán las conclusiones de este trabajo pero más que eso, que he aprendido durante el proceso de elaboración.

Capítulo 1

Interacciones entre poblaciones

En la naturaleza existen diversos tipos de interacciones entre poblaciones, las cuales son necesarias para el crecimiento o equilibrio de la densidad de alguna de las que interactúan en ella o de ambas, además de favorecer a la evolución de las especies e inclusive crear nuevas en algunos casos.

Cada una de dichas interacciones tiene características especiales, que las distinguen de las demás, de acuerdo a los efectos que produce una especie en otra, ya sean beneficios o perjuicios, por eso se dividen en: interacciones positivas e interacciones negativas.

En la siguiente tabla se muestra el efecto que recibe cada población de su interacción con otra, en cada una de estas relaciones, de las cuales se hablará a detalle más adelante.

Interacción	Especie A	Especie B
Simbiosis	+	+
Mutualismo	+	+
Comensalismo	+	0
Protocooperación	+	+
Amensalismo	0	-
Parasitismo	+	-
Depredación	+	-
Canibalismo	+	-
Competencia	-	-

1.1. Interacciones positivas

En estas interacciones al menos una de las especies obtiene algún tipo de beneficio de la otra, y puede que la relación sea solamente momentánea o permanente, y ninguna especie es afectada, ni directa, ni indirectamente por su relación con la otra especie, es decir, si únicamente una especie es beneficiada por la relación, la otra no presenta daño alguno, ya sea físicamente o en su hábitat.

1.1.1. Simbiosis

Esta palabra proviene de las raíces griegas: *syn* que significa “con o juntos”, y *biosis* que es “vivir”, por lo cual, etimológicamente simbiosis quiere decir “vivir juntos” [20].

Originalmente esta interacción fue definida por el biólogo, botánico, fitopatólogo y micólogo alemán Albert Bernhard Frank en 1877 [26], como resultado de su estudio sobre la formación de los líquenes. Él la definió como la relación que existe entre dos especies cuando una vive en la otra, que es la definición que tomaremos en este caso, pues a lo largo de la historia se han desarrollado otras definiciones las cuales varían un poco de la original, y en muchos casos incluyen al mutualismo, parasitismo y comensalismo como relaciones simbióticas, y en la mayoría la utilizan como sinónimo de mutualismo [12].

La simbiosis es una relación permanente entre dos especies las cuales son sumamente dependientes una de la otra, hasta el grado de llegar a fusionarse en un organismo, compartiendo de esta manera material genético y ocasionando la creación de una nueva especie, por lo que la simbiosis desarrolla un papel muy importante en la evolución [9].

Este tipo de relación es benéfica para ambas partes, y consiste en el intercambio de algún tipo de recurso de una especie a otra como parte de un proceso, por eso es tan importante esta interacción para las dos especies, pues cada organismo produce un recurso que la otra necesita para sobrevivir.

Un ejemplo de este comportamiento es el que da origen a los líquenes, donde cada uno de ellos es resultado de la relación simbiótica entre un hongo denominado micobionte, el cual pertenece a las divisiones *Ascomycota* o *Basidiomycota*, y un alga denominada ficobionte, perteneciente a las divisiones *Chlorophyta* o *Heterokontophyta*, donde el hongo le proporciona nutrientes y humedad al alga, mientras la protege de la radiación solar; por su parte, el alga le da los carbohidratos que sintetiza mediante la fotosíntesis [27].

1.1.2. Mutualismo

Este término fue empleado por primera vez en 1876 por el zoólogo y paleontólogo belga Pierre-Joseph van Beneden, y lo define como la relación que existe entre dos especies donde ambas reciben beneficios de su interacción con la otra, lo cual no delimita mucho el comportamiento de esta interacción, ya que como podemos darnos cuenta en la tabla anterior no es la única interacción en la que ocurre esto [36].

Comúnmente suele ser considerado como sinónimo de simbiosis, debido a que al igual que en dicha relación ambas especies obtienen un beneficio y su relación es tan estrecha que es, en cierta forma, complementaria y necesaria para la supervivencia de ambas especies, pero aquí se hará una distinción entre estas interacciones, debido a que consideraremos la definición de mutualismo que establece que esta relación puede no ser permanente como en la simbiosis y producirse sólo durante una etapa de sus vidas, otra diferencia es que, a pesar de tener una relación fundamental, no hay intercambio genético por lo que no se forma una nueva especie [9].

Las formas en las que se manifiesta esta relación son:

- *Relaciones recurso-servicio*: Consiste en el intercambio de alimento por algún recurso, ya sea protección, transporte, hábitat o medio de reproducción.

Como ocurre en el proceso de polinización, que es la relación que existe entre las flores de las angiospermas y los insectos polinizadores, como las abejas, el cual consiste en el intercambio de polen o néctar por parte de las plantas, como alimento a cambio de que las abejas las ayuden con la dispersión del mismo. Es una relación indispensable para ambas especies, ya que de no existir, la reproducción de las plantas se vería gravemente afectada pues únicamente contarían con la ayuda del viento, ocasionando con ello que su densidad disminuyera considerablemente, provocando incluso su extinción, al igual que con los polinizadores, pues al eliminar su fuente de alimento, morirían [33].

- *Relaciones servicio-servicio*: Aquí ambas especies brindan un servicio a la otra.

Tal es el caso de la relación entre las hormigas *Pseudomyrmex* y la *Acacia cornigera*, donde las hormigas habitan en el interior de las espinas ahuecadas de la acacia y se alimentan del glucógeno de sus hojas, obteniendo de

esta manera casa y comida. Por otro lado las hormigas protegen a la acacia de parásitos y animales que puedan dañarla, por lo cual si esta relación llegara a romperse pasaría algo similar a lo que ocurre con las plantas y polinizadores, afectando seriamente a la población de hormigas y al árbol que habitan.

1.1.3. Comensalismo

Esta palabra se deriva de la palabra 'comensal', que a su vez proviene del latín *cum* que significa "juntos" y *mensa* que es "mesa", que quiere decir "compartiendo la mesa"[14], aunque realmente no se trata de compartir el lugar de comida, sino de compartir el alimento, debido a que a esta relación se le dio este nombre al observar el comportamiento de los animales carroñeros que esperan a que un animal muera para poder comérselo o que comen los restos de comida que dejan otros animales que obtienen su alimento mediante la caza. Posteriormente se generalizó el término y se empleó para otras interacciones, ya no específicamente para las desarrolladas por animales carroñeros.

Al igual que el mutualismo, este término fue utilizado por primera vez por el zoólogo y paleontólogo belga Pierre-Joseph van Beneden en 1976 en relación a los animales carroñeros y los parásitos [36].

A pesar de que en esta interacción sólo una especie es beneficiada, la otra no es perjudicada en ningún sentido por la población beneficiada.

El comensalismo se divide en:

- *Foresis*: Un organismo es usado por otro como medio de transporte, generalmente se trata de especies pequeñas que emplean a una más grande para cubrir grandes distancias y probablemente ésta ni siquiera se percate que está siendo utilizada como transporte, por ejemplo las rémoras que emplean como medio de transporte a los tiburones.
- *Metabiosis o tanatocresia*: Consiste en el aprovechamiento de los restos de un animal muerto, ya sea para protegerse, alimentarse o como herramientas, tal es el caso del cangrejo ermitaño que utiliza las conchas de los caracoles para protegerse. Es aquí donde entran los animales carroñeros, pues ellos emplean los restos de animales muertos como alimento y en ningún caso los animales beneficiados ocasionan la muerte o dañan de alguna manera al animal del cual obtendrán el beneficio, mientras éste se encuentre vivo.

- *Inquilinismo*: Como el nombre lo indica una especie es inquilina de la otra, comúnmente se da con insectos que viven en las madrigueras o nidos de diversos roedores y aves, de igual forma como sucede en la foresis la especie 'anfitriona' no sólo no es afectada, si no que puede que ni siquiera se de cuenta de la existencia de sus inquilinos.

1.1.4. Protooperación

Ambas poblaciones reciben beneficios de su interacción, sin embargo; ésta no es necesaria para su supervivencia, pues cada especie puede obtener los beneficios que son resultado de esta relación de alguna otra manera o simplemente realizar las actividades sin aquellos, ya que en la mayoría de los casos son usados para facilitar alguna actividad, mas no indispensables para su realización, además de sólo darse por un momento en la vida de ambas especies, nunca de manera permanente, por lo que también es llamado mutualismo no obligatorio.

Por ejemplo la interacción entre el cangrejo ermitaño y la anémona aquí, el cangrejo lleva a la anémona a lugares donde hay alimento fresco y, por su parte, la anémona lo protege de sus enemigos, pero ambas especies pueden sobrevivir sin la otra.

1.2. Interacciones negativas

En este tipo de interacciones al menos una especie resulta perjudicada por la otra, ya sea de forma directa o indirecta y puede que la especie que daña obtenga o no un beneficio de esta relación.

1.2.1. Amensalismo

En esta relación, una población causa daño a otra sin recibir algún beneficio o daño, también es llamada 'antagonismo'. Consiste en la producción de sustancias tóxicas, o en la creación de condiciones intolerables para la supervivencia de las otras poblaciones a causa de otra.

En nivel macro ocurre ante la llegada de una nueva especie a un hábitat, donde el crecimiento de ésta hace imposible el desarrollo de alguna otra, por lo cual la especie dañada tiene que luchar por su supervivencia; esta relación es empleada en ocasiones como un medio de control de plagas [35].

Tal es el caso del eucalipto; éste segrega ciertas sustancias que afectan e impiden el crecimiento de todas las plantas que estén a su alrededor, sin que el propio eucalipto obtenga algún beneficio.

Pero también se da en los microorganismos, donde encontramos a los antibióticos, que tienen como propósito dañar o causar la muerte de alguna bacteria, pero el no recibe ningún beneficio; de forma particular a esta interacción a nivel microscópico se le conoce como 'antibiosis'.

1.2.2. Parasitismo

Es la interacción que, como su nombre lo indica, involucra a los parásitos, éstos son organismos que viven a costa de otra especie, causándole algún daño, pero sin llegar a matarla.

En general este término se aplica a la relación en la cual una especie daña a otra de forma directa o indirecta al usarla como alimento, medio de reproducción, hábitat, entre otras.

Un ejemplo de esta interacción son las plantas del género *Rafflesia*, que son plantas parásitas que se caracterizan por la ausencia de tallo y hojas, únicamente cuentan con una flor, crecen en las raíces de los árboles y es de ahí de donde obtienen sus nutrientes pero, al obtenerlos, dañan al árbol que parasitan.

La especie dañada, también denominada hospedero o anfitrión, intenta deshacerse del parásito, por lo cual, al pasar el tiempo, las nuevas generaciones de hospederos logran desarrollar mecanismos de defensa para intentar alejar a los parásitos, tales como lo son la creación y uso de toxinas, pero también los parásitos poco a poco, dan lugar a generaciones resistentes a las toxinas mediante la selección natural.

Esto ocasiona que la evolución, tanto del anfitrión como del parásito, vayan de la mano en una especie de proceso de adaptación del parásito hacia el hospedero, por lo cual, en diversas ocasiones, los parásitos dependen de una sola especie de hospedero; más aún, la transformación de los parásitos puede llegar a ser tan drástica que no sólo cambian para adaptarse a su anfitrión, sino que pierden características indispensables para sobrevivir fuera de él, ocasionando así una relación dependiente por parte de los parásitos.

Tal es el caso de ciertas especies protistas sin mitocondrias, debido a un efecto secundario para poder adaptarse a un modo de vida parásito, intracelular o anaerobio [8].

Una forma de dividir a los tipos de parásitos es de acuerdo al lugar que ocupan

en el organismo anfitrión y es la siguiente:

- *Ectoparásitos*: Viven en el exterior de su hospedero, tal es el caso de las pulgas, piojos y garrapatas.
- *Endoparásitos*: Se alojan en el interior del anfitrión, como lo hace la *Taenia* o solitaria, como se le conoce coloquialmente, que vive en el intestino de su hospedero.
- *Mesoparásitos*: Poseen parte de su cuerpo dentro del hospedero y parte fuera, un ejemplo de ellos son los *copepodos pennellidae*, que tienen la cabeza introducida en el corazón de su hospedero, que son ciertos peces, y extenderse por las arterias hasta las branquias, o perforar la cavidad visceral.

1.2.3. Canibalismo

El asombro sobre este comportamiento viene desde la época del descubrimiento de América, pues fue cuando los españoles observaron que ciertas tribus caribes acostumbraban comer carne humana, la cual obtenían mediante sacrificios rituales o guerras; a esa práctica los nativos la llamaban *caniba*, razón por la que los españoles llamaron a los que la practicaban caníbales y a la práctica canibalismo [29].

A pesar de la existencia de pruebas de que este comportamiento también ocurrió en otras civilizaciones anteriores a esa época y a lo largo del mundo, no únicamente en América [16], el asombro fue ocasionado debido a que estas prácticas ya no se realizaban en el viejo mundo en ese momento, y aún no se conocían los registros de estas prácticas, por lo cual para los españoles era una costumbre extraña.

Aunque la causa de este comportamiento es desconocida en casi todas las culturas en las que se sabe se llegó a practicar, se cree que fue originado por la escasez de alimento, o algún tipo de estrategia ya sea para sobrevivir o establecer su superioridad, dentro de una tribu o entre tribus, como incluso se establece en el mito griego sobre Cronos y sus hijos.

A pesar de que actualmente este comportamiento está prohibido por la mayoría de las culturas y religiones en general, se han dado casos en los que las condiciones extremas y la necesidad de supervivencia han ocasionado que esta interacción se produzca. Se tiene registro de que éste ha ocurrido en épocas de guerra [19], o en 1972 cuando los jugadores de rugby uruguayos sobrevivientes de un acci-

dente aéreo en los Andes en 1972, tuvieron que alimentarse de los cuerpos de las muertos, para poder sobrevivir, hasta que fueron rescatados.

Salvo estos casos extremos, donde los que cometieron canibalismo fueron víctimas de las circunstancias, cuando se da el canibalismo se considera una conducta criminal, o un desorden psicológico y es juzgado y castigado en la mayoría de las ocasiones.

A pesar de que el término fue originalmente empleado para definir la conducta que se da cuando un humano se come a otro humano o parte de él, al notar que esta no es en la única especie en la que ocurre dicho comportamiento, el término se ha generalizado de tal forma que actualmente es considerado como el acto en el cual un individuo se come a otro de su misma especie, ya sea de manera total o parcial.

Esta acción tanto en humanos como en animales es principalmente una estrategia de supervivencia, pues generalmente se da cuando hay escasez de comida y los individuos de la especie utilizan como alimento los restos de aquéllos que ya murieron o sacrifican a los que tienen menos posibilidades de sobrevivir.

En algunas especies ocurre que la hembra se come a sus hijos o a algunos de ellos poco después de parir, aunque se desconoce la causa de este comportamiento, se cree que detecta alguna enfermedad o malformación no visible o que, dadas sus condiciones alimentarias, sabe que no sobrevivirán y opta por comérselos.

También existe el canibalismo sexual, que es aquel que ocurre durante o después del acto reproductivo y comúnmente es la hembra quien mata al macho, aunque también se da el caso contrario [18], un ejemplo es la mantis religiosa, en donde la hembra decapita y se come al macho después del acto reproductivo, también se desconoce la causa de esta acción, aunque se sabe que se da principalmente cuando se encuentra en cautiverio.

1.2.4. Competencia

En esta relación ninguna especie recibe un beneficio de la otra, muy por el contrario, su existencia le resulta perjudicial de alguna manera, pues aunque puede causar un daño directo, como en el caso de ciertas abejas tropicales y colibríes debido a que gustan de las mismas flores, las abejas persiguen a los colibríes y les impiden aprovechar el néctar, no necesariamente siempre es así, pues también el daño puede ser indirecto, ya que debido a la limitación de algún recurso que ambas especies necesitan, se ven obligadas a competir por él [4], motivo por el cual esta interacción juega un papel importante en el proceso de selección natural, debido a lo que establece el principio de exclusión competitiva [13]. Se sabe

que dos especies que interactúan en una relación de competencia por los mismos recursos, no pueden coexistir en forma estable si los factores ecológicos son constantes, pues alguno de los competidores siempre dominará al otro, ocasionando de esta manera su extinción o alguna modificación evolutiva en la especie o de comportamiento, llevándola hacia otro nicho ecológico [24].

Existen dos tipos de competencia y son:

- *Competencia intraespecífica*: Ocurre cuando los miembros de una misma población, necesitan un mismo recurso, por lo que un individuo dificulta directamente la obtención de un recurso para otro, ya sea alimento, vivienda, apareamiento, ...

Como ocurre con los ciervos cuando quieren aparearse que pelean con sus astas para conseguir el privilegio de poder aparearse y si bien en este caso hay un ganador y un perdedor, el ganador generalmente no sale del todo ileso.

- *Competencia interespecífica*: Se da entre diferentes especies que comparten la necesidad por algún recurso en un área común, por lo cual cuando el recurso no es suficiente para abastecer a ambas poblaciones, éstas se ven afectadas.

Tal es el caso de dos depredadores que compiten por un mismo tipo de presa, por lo cual la disminución de presas afecta a ambas especies, pues no sólo tienen que buscar a la presa, sino ser más astutos que la otra especie para poder sobrevivir.

Principio de exclusión competitiva

Como mencionamos anteriormente, este principio establece que, si en un mismo hábitat existen dos especies que interactúan y compiten por los mismos recursos, no pueden coexistir de manera estable si los factores ecológicos son constantes, pues esto ocasionará que una población de los competidores domine a la otra, causando una disminución en la población, llegando con esto inclusive a su extinción o a una modificación evolutiva en la especie o llevándola hacia otro nicho ecológico [24].

Esto parece indicar que ante una interacción competitiva entre especies será inevitable que alguna de ellas llegue a la exclusión, sin embargo, también se maneja la posibilidad que se de una coexistencia entre las especies que compiten,

pero para ello es necesario que se cumplan condiciones precisas, que es el equivalente a llegar a un punto de equilibrio y permanecer en ese estado, tal como Hutchinson lo establece: “dos especies que compiten, o coexisten o no lo hacen”.

Durante la década de 1930 se desarrollaron diversos experimentos en los cuales se pretendía establecer bajo que condiciones se daba la exclusión y en cuales no, sin embargo no se obtuvieron resultados contundentes. Algunos de ellos fueron realizados por el biólogo ruso Geogii Frantsevich Gause, quien cultivó dos especies de protozoarios, el *Paramecium aurelia* y el *Paramecium caudatum* y observó la exclusión en algunos casos y la coexistencia en otros. Sin embargo estos experimentos no fueron constantes pues al proporcionar agua fresca diariamente y mantener un flujo constante de alimentos, Gause observó que *Paramecium aurelia* ocasionaba la extinción de su competencia, pero al variar el agua y alimentos, *Paramecium caudatum* sobrevivía. Estos experimentos fueron la base del principio de exclusión competitiva, también llamada Ley de Gause.

A mediados de los cincuenta, George Evelyn Hutchinson y su alumno de doctorado, Robert Helmer MacArthur, lograron un gran avance teórico en cuanto al establecimiento y fundamentación de ciertos conceptos importantes para el principio de exclusión competitiva, basados en un estudio de campo, el cual llevó a la formalización de la teoría del nicho ecológico.

Hutchinson representó en términos matemáticos la idea de que los organismos, al ocupar un determinado espacio físico, al estar activos en horarios definidos, emplear principalmente ciertos recursos, entre otras cosas, establecen un nicho, el cual es propio de cada especie, lo que ocasiona que la competencia exista en los lugares que comparten los nichos de cada especie, y es únicamente en éstos donde se da el principio de exclusión competitiva.

Por su parte R. H. MacArthur en su tesis doctoral, realizó un trabajo de campo en el cual aplicó las ideas del principio de exclusión competitiva, con el fin de refutarlo, para ello observó cinco especies de *warblers* (aves también llamadas cerrojillos o reinitas) las cuales habitan en un bosque de Nueva Inglaterra y son muy parecidas entre sí. Se sabía que estas especies se alimentan de insectos, y parecía que estas aves eran una clara excepción para lo que se establecía en el principio de exclusión competitiva. Después de muchas observaciones tanto de las aves en sí, como de los árboles que frecuentaban, MacArthur observó que cada una de estas especies pasa la mayor parte del tiempo en zonas diferentes del árbol, es decir, aunque aparentemente estas aves compartían el mismo nicho y habían logrado coexistir, contradiciendo la ley, realmente no era así, pues había diferencias, en el lugar específico que habitaban en los árboles, en su forma de buscar insectos, lo que ocasionaba que los nichos fueran diferentes, por lo cual

estas especies no eran competidores entre sí. Esto llevó a la idea de que para que dos especies sean competidoras, sus nichos deben de estar sobrepuestos, pues las pequeñas diferencias entre ellos son las que ocasionan la coexistencia, logrando con esto que en lugar de contradecir lo propuesto por Gause, lo fundamentó aún más, pues confirmó que para que se dé la exclusión, los competidores tienen que ser totales, es decir, que tengan las mismas preferencias, sin distinción alguna, ya sea sobre el lugar específico donde habitar, el tipo de comida, las horas de caza, etc.

Consecuencias de la competencia

Considerando los tipos de competencia que mencionamos anteriormente, se puede analizar qué consecuencias trae cada una a cada especie o al nicho ecológico en el que habitan.

- **Competencia intraespecífica:** Ante la disminución de recursos el crecimiento poblacional se ve afectado, pues la tasa de mortalidad aumenta, mientras que la de natalidad disminuye, debido a que mientras los recursos sean suficientes no se da una competencia intraespecífica como tal, ya que cada individuo de la población puede disponer de los recursos que necesita para sobrevivir, ocasionando con esto que el crecimiento sea exponencial en cierta forma pero, ante la limitación de recursos, la competencia afecta el crecimiento y se establece una cota superior para el tamaño de la población. Esto es a lo que Verhulst llama la capacidad de carga, que se define como: el número máximo de individuos que puede habitar un mismo lugar compartiendo los mismos recursos, de tal forma que sean suficientes para todos, ocasionando con esto que la población llegue a un estado estable y se mantenga ahí.

Otro efecto a considerar es que, ante la necesidad de competir, se desarrollan ciertos cambios morfológicos o de comportamiento que ayudan a un individuo a superar a sus rivales y así garantizar la obtención del recurso deseado, logrando con esto que algunos de estos cambios se hereden a las generaciones posteriores, favoreciendo así a la evolución.

- **Competencia interespecífica:** En muchos casos, las especies que compiten seccionan el hábitat, para de esta manera no competir o debido a que se da el principio de exclusión competitiva y ocasiona que se dé un cambio en los hábitos de la especie dominada, para que sustituya el recurso por el cual

competía, e inclusive sufren cambios morfológicos para especializarse en algún otro recurso.

Tal es el caso de ciertas especies de roedores que habitan en el mismo lugar, al formar parte de dos poblaciones en competencia estas se adaptan y en ocasiones presentan cambios en cuanto al tamaño, originando que una especie sea más grande que la otra, se sabe que este cambio es producto de la competencia, pues al considerar cada especie en un lugar libre de competencia su tamaño se mantiene, la explicación para este suceso es una especialización, con respecto al alimento, para que de esta manera la especie de mayor tamaño se alimenta de las semillas más grandes, mientras que la otra come de las pequeñas, evitando de esta forma la competencia y logrando coexistir.

En los casos más extremos, ocurre que una población al verse superada por otra, se desplaza hacia otro lugar causando así su extinción local, tal es el caso de lo observado en los experimentos realizados por Gause.

1.2.5. Depredación

Es una dinámica poblacional muy importante, debido a que ayuda a mantener la estabilidad en el ecosistema, pues consiste en que una especie caza a otra para obtener alimento, de esta forma la población afectada, también llamada presa no crece indefinidamente a causa de su encuentro con la población beneficiada, denominada depredador, la cual depende de la existencia de presas para poder sobrevivir, por lo que su crecimiento también se ve afectado por la existencia o ausencia de la presa [17]. Tal es el caso de los lobos y conejos, donde los lobos son los depredadores que se alimentan de conejos que en este caso vendrían siendo las presas.

La depredación juega un rol importante en el proceso de selección natural, ayudando con ello a la evolución, debido a que la mayoría de las presas desarrollan métodos de defensa de los depredadores los cuales van desde ser más rápidos, como las aves y gacelas, tipos de camuflaje, como el búho o el geco, armadura, como los armadillos y moluscos, e inclusive acumular y sintetizar sustancias químicas, ya sean internas, las que originan mal sabor o son tóxicas, o externas, como la tinta de los pulpos o el mal olor de los zorrillos. Por otro lado los depredadores también van perfeccionando sus formas de cazar, pues éstos se dividen en: emboscadores, que son aquéllos que se quedan quietos esperando a que la presa se acerque o que elaboran algún tipo de trampa para que la presa caiga, tal es el caso

de las arañas, con sus telarañas, los acechadores, estos depredadores observan a su presa y esperan a que esté lo suficientemente cerca para atacarla, y por último se encuentran los depredadores activos, que son los que recorren el área en busca de su fuente de alimento.

Este tipo de interacción es de suma importancia para el desarrollo de la vida en la Tierra, pues así como muchas especies dependen de esta relación para poder sobrevivir, también la ausencia o exceso de ésta puede ocasionar la extinción de alguna especie. Un ejemplo de esto es lo observado por Richard Paine en los sesenta al realizar un experimento que consistía en que dada una comunidad donde se presentaba la relación de depredación, se elimina al depredador más importante que, en este caso se trataba de una estrella marina del género *Pisaster* que pertenecía a una comunidad de invertebrados marinos de la zona entre marea; se esperaba que la cantidad de presas aumentara, sin embargo, esto ocasionó que el número de especies existentes en el área disminuyera drásticamente: de quince especies a tan solo ocho. Al observar más detenidamente el comportamiento de estas especies, se pudo entender que la causa de este comportamiento fue que ante la existencia de la estrella de mar muchas de las especies que habitaban el área lograban coexistir, debido a que no existía competencia entre ellas como tal, pues el depredador principal no lo permitía; entonces, al ser eliminado, estas especies se volvieron competidores lo cual originó que operara el principio de exclusión competitiva, llevando de esta manera a ciertas especies hacia otro hábitat [31], razón por la que esta interacción se estudiará a fondo más adelante.

Capítulo 2

Sistemas dinámicos

Antes de hablar sobre los modelos que se han realizado para comprender la interacción depredador-presa, hablaremos sobre sus componentes.

Los sistemas dinámicos son sistema de ecuaciones cuyos parámetros varían respecto a alguna variable, la cual suele ser el tiempo. Estos pueden clasificarse de diversas maneras, algunas de ellas son:

- Sistemas dinámicos continuos: Son aquellos en los que el tiempo puede tomar cualquier valor en un rango determinado.
- Sistemas dinámicos discretos: En ellos el tiempo únicamente puede tomar valores que se encuentren dentro de un conjunto numerable.
- Sistemas dinámicos invariantes en el tiempo: No depende directamente del tiempo, es decir dos trayectorias que pasen por el mismo punto en diferente tiempo tendrán el mismo comportamiento.
- Sistemas dinámicos variantes del tiempo: Su comportamiento depende directamente del tiempo.
- Sistemas dinámicos lineales: Pueden ser tanto continuos como discretos, pero en ellos la suma y el producto de las soluciones también es solución.
- Sistemas dinámicos no lineales: Son aquellos que no satisfacen el principio de superposición.

Cuando un sistema no es lineal el encontrar su solución explícita es una labor difícil, inclusive hasta imposible, sin embargo suele no ser necesario el obtenerla,

la mayoría de la ocasiones basta con conocer el comportamiento cualitativo de las soluciones, es decir, su periodicidad, si existe o no el límite, cuando el tiempo tiende a infinito, debido a que estas propiedades son analizadas mediante la observación del comportamiento de las soluciones, para de esta manera deducir características importantes, sin la necesidad de realizar cálculos analíticos.

Una forma de realizar este análisis cualitativo es mediante el retrato fase, el cual consiste en una representación geométrica de las trayectorias del sistema, partiendo del ejemplo de un campo vectorial que es una representación de la distribución espacial de vectores en donde a cada punto del plano se le asocia un vector que es tangencial a la curva que pasa por el punto dado y tiene la misma dirección, hay que observar que la pendiente de la solución tiene el mismo valor en todos sus puntos, a estas trayectorias se les llama isoclinas y se emplea para obtener la estabilidad o periodicidad del sistema. Los espacios fase pueden contener puntos o ciclos, que atraen o repelen a las trayectorias que pasan cerca de éstos, los cuales son llamados singularidades y son los que determinan la estabilidad del sistema.[5][6][32]

2.1. Puntos fijos

Son aquellos en los que las trayectorias del espacio fase son nulas, es decir, satisfacen $\frac{dx}{dt} = 0$, también llamadas isoclinas cero. El como se comportan las trayectorias con respecto a estos puntos es lo que determina la estabilidad del sistema.

Para determinar la estabilidad de estos puntos es necesario calcular los eigenvalores λ del polinomio característico asociado al sistema y analizar la relación que hay entre ellos.

Los puntos de equilibrio pueden ser:

- **Nodo estable:** Las trayectorias cercanas tienden a él. Los eigenvalores son reales, negativos y distintos entre sí.

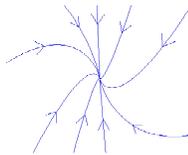


Figura 2.1: Nodo estable

- **Nodo inestable:** Las trayectorias parten de éste punto y divergen. Los eigenvalores son reales, positivos y diferentes entre ellos.

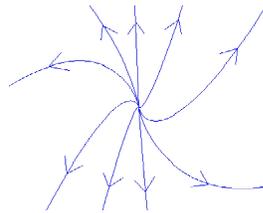


Figura 2.2: Nodo inestable

- **Nodo estrella estable:** Las trayectorias se aproximan al punto con la misma rapidez. Los eigenvalores son reales iguales y negativos.

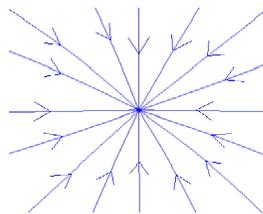


Figura 2.3: Nodo estrella estable

- **Nodo estrella inestable:** Las trayectorias divergen de este punto con la misma rapidez. Los eigenvalores son reales iguales y positivos.

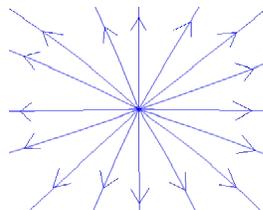


Figura 2.4: Nodo estrella inestable

- Foco o espiral estable: Todas las trayectorias tienden a él en espiral. Los eigenvalores son complejos conjugados con parte real negativa.

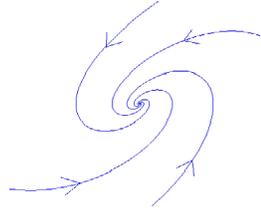


Figura 2.5: Foco estable

- Foco o espiral inestable: Las trayectorias se alejan de él en espiral. Los eigenvalores son complejos conjugados con parte real positiva.

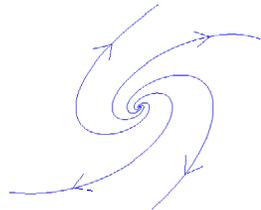


Figura 2.6: Foco inestable

- Centro: Las trayectorias cercanas a este punto forman órbitas cerradas. es un punto neutralmente estable, pues ninguna trayectoria entra ni sale. Los eigenvalores del sistema son imaginarios.

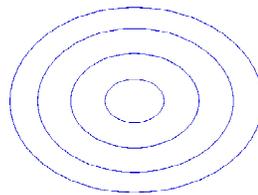


Figura 2.7: Centro

- Punto silla: Las trayectorias comienzan tendiendo al punto fijo, pero conforme se aproximan más empiezan a diverger. Se trata de un punto inestable. Los eigenvalores son reales de signo contrario.

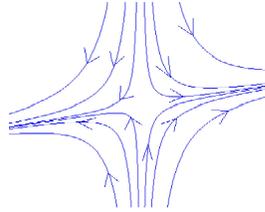


Figura 2.8: Punto silla

Existe otra forma de conocer que tipo de punto fijo se tiene, la cual se realiza mediante el análisis de la relación entre la traza y el determinante de la matriz asociada al sistema, es decir, si consideramos la matriz A que esta asociada al sistema $\dot{X} = AX$, de tal forma que:

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

de donde

$$\det(A - \lambda I) = \lambda^2 - (a + d)\lambda - (ad - bc)$$

por lo que

$$\lambda_{1,2} = \frac{(a + d) \pm \sqrt{(a + d)^2 - 4(ad - bc)}}{2}$$

obteniendo de esta manera

$$p = \text{Tr}(A) = a + d$$

$$q = \det(A) = ad - bc$$

$$\Delta = (a + d)^2 - 4(ad - bc) = p^2 - 4q$$

Como $p^2 - 4q$ determina una parábola en el plano pq , entonces dependiendo de los signos de p , q , Δ , será el signo de la parte real de los valores propios.

La siguiente tabla resume la relación entre los valores de p , q y Δ y los tipos de puntos fijos.

q	p	Δ	Tipo de punto
$q > 0$	$p > 0$	$\Delta > 0$	Nodo inestable
$q > 0$	$p > 0$	$\Delta = 0$	Nodo estrella inestable
$q > 0$	$p > 0$	$\Delta < 0$	Foco inestable
$q > 0$	$p = 0$	$\Delta < 0$	Centro
$q > 0$	$p < 0$	$\Delta > 0$	Nodo estable
$q > 0$	$p < 0$	$\Delta = 0$	Nodo estrella estable
$q > 0$	$p < 0$	$\Delta < 0$	Foco estable
$q < 0$	$p < 0, p > 0, p = 0$	$\Delta > 0$	Punto silla

Si bien los puntos fijos pueden clasificarse de esta manera, también existe otra clasificación un poco más general que solo considera si las trayectorias llegan o salen de dicho punto y los valores de p y q , la cual es:

- Sumidero: Las trayectorias cercanas a este punto tienden a él. El valor de q es positivo y el de p negativo. Los focos, nodos y estrellas inestables forman parte de este conjunto.
- Fuente: Las trayectorias parten de éste punto y divergen. Los valores de q y p son positivos. Los focos, nodos y estrellas estables se encuentran en este conjunto.
- Punto silla: Las trayectorias comienzan tendiendo al punto fijo, pero conforme se aproximan a él empiezan a diverger. El valor de q es negativo y no importa el valor de p , pues se obtiene el mismo resultado.
- Centro: Las trayectorias cercanas a este punto forman órbitas cerradas. El valor de q es positivo y el de p es nulo.

El sistema puede tener más de un punto fijo, por lo que además de conocer el comportamiento de cada punto fijo es necesario también saber cuantos puntos fijos tiene, para comprender mejor el comportamiento general del sistema, no únicamente un comportamiento local.

2.2. Ciclos límite

Ya mencionamos que en un sistema puede haber puntos fijos llamados centros, alrededor de los cuales se forman órbitas cerradas, en las cuales las trayectorias se mantienen en ella, sin entrar ni salir, pero en los sistemas lineales de dos o más ecuaciones puede ocurrir que existan soluciones periódicas de trayectorias que forman órbitas no cerradas, que se acercan o alejan en espiral hacia ella cuando el tiempo tiende a infinito, a estas órbitas se le conoce como ciclo límite.

Al igual que los puntos fijos, los ciclos límite también se clasifican de acuerdo a su estabilidad.

- Ciclo estable: Todas las trayectorias cercanas convergen a él.

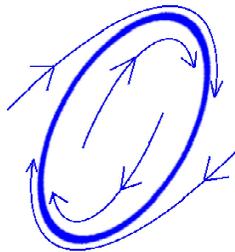


Figura 2.9: Ciclo límite estable

- Ciclo inestable: Todas las trayectorias cercanas provienen de él.

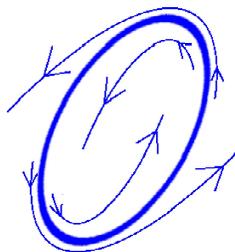


Figura 2.10: Ciclo límite inestable

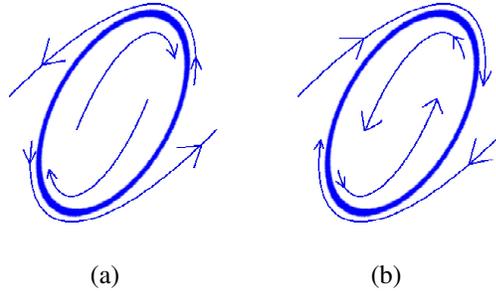


Figura 2.11: Ciclos límite semiestables

- Ciclo semiestable: Algunas trayectorias se alejan y otras se acercan a él.
- Ciclo neutralmente estable: Ocurre cuando las trayectorias no se alejan ni se acercan.

Para saber si un sistema tiene ciclos límite se emplean el teorema de Poncaré-Bendixson, el cual enunciaremos más adelante, o el teorema de Liénard.

2.3. Atractores extraños

Existe otro tipo de comportamiento de las trayectorias de los sistemas, llamados atractores extraños, que son aquellos que tienen geometría fractal, es decir, su estructura básica, fragmentada o irregular se repite a diferentes escalas.

La geometría que presentan estos atractores hace que sus órbitas cercanas tengan un movimiento aperiódico y sensible a las condiciones iniciales. En ocasiones surge un atractor extraño porque la trayectoria viaja de repulsor a repulsor sin tender a infinito, formando una órbita aperiódica, debido a la presencia de diferentes ciclos límite y puntos fijos tipo silla, o se generan con un proceso de estiramiento y plegado, cuya iteración causa que el sistema sea caótico. En una dirección, los atractores mantienen su tamaño, mientras que en la otra se encogen.

No hablaremos más a detalle sobre este tipo de comportamiento ya que es muy extenso y no corresponde a los fines de este trabajo.

2.4. Bifurcaciones

Anteriormente ya se menciono los tipos de comportamiento que se pueden presentar en un sistema dinámico, sin embargo este puede depender de los valores que se le asignen a los parámetros, es decir a aquellos valores que formen parte del sistema dinámico cuyo valor no se altere con el tiempo, ya que puede ocurrir que un cambio mínimo en los valores de los parámetros ocasione un gran cambio en la solución del sistema, a estos cambios se les conoce como bifurcación. En ella la características como: estabilidad de los puntos fijos, órbitas periódicas otros conjuntos invariantes cambian.

Existen varios tipos de bifurcaciones, algunos de ellos son[5]:

- Bifurcación tangencial: Ocurre cuando dos puntos de equilibrio desaparecen ya que al ir variando el parámetro estos puntos se acercan hasta que se hacen uno e incluso pueden desaparecer o dependiendo de como comience a variar el parámetro puede ocurrir el caso contrario.
- Bifurcación tridente: Partiendo de un único punto de equilibrio, este se separa en tres, de los cuales dos mantienen la misma estabilidad del punto inicial y el restante tiene estabilidad contraria, esta bifurcación se divide en:
 - Subcrítica: Inicia con un punto fijo inestable.
 - Supercrítica: Comienza con un punto fijo estable
- Bifurcación de Hopf: Produce la aparición o desaparición de un ciclo límite.

Cabe mencionar que las dos primeras pueden darse en sistemas de una o dos dimensiones, mientras que la de Hopf únicamente ocurre en sistemas bidimensionales.

Capítulo 3

Depredador-presa

Como se vio en el primer capítulo, en la naturaleza existen diversos tipos de interacciones entre especies, quizás la más conocida o, al menos, la más estudiada es la de depredador presa. Esta interacción es de gran importancia para conservar el equilibrio en el ecosistema, y favorecer a la evolución, por lo cual es necesario conocer cómo ocurre esta interacción, así como qué factores influyen en ella para, de este modo, saber que factores llevan al desarrollo de nuevas especies, a un ecosistema en equilibrio entre presas y depredadores o ante qué condiciones se puede dar la extinción, ya sea de la presa o del depredador e inclusive de ambos.

En este capítulo mostraremos algunos de los modelos que han surgido a lo largo del tiempo, para tratar de representar dicha interacción, así como los factores que fueron considerados en su planteamiento y en qué observaciones se basaron para establecerlos.

3.1. Modelo clásico depredador-presa

Este modelo es también conocido como el modelo Lotka- Volterra, debido a que tanto Vito Volterra como Alfred Lotka llegaron a las mismas ecuaciones, en fechas cercanas, aunque para campos diferentes.

En 1925 el físico, químico, matemático y estadístico estadounidense Alfred Lotka propuso este sistema para una reacción química [21].

Por otro lado y de manera independiente, en 1926 el matemático italiano Vito Volterra propuso el modelo para explicar las oscilaciones en los niveles en la población de peces comestibles, para intentar responder la relación que existía entre la cantidad de peces comestibles y no comestibles que eran capturados por los

pescadores en el Mar Adriático. [38]

Todo comienza cuando el biólogo marino italiano Umberto D'Ancona realizaba un estudio sobre los cambios poblacionales en las especies de peces que interactúan en el mar Mediterráneo y como parte de su investigación consultó los archivos sobre los porcentajes de captura de distintos puertos del Mediterráneo, durante la Primera Guerra Mundial. Lo curioso de estos informes es que no sólo contenían información sobre los peces comestibles (presas), sino también sobre tiburones y mantarrayas (depredadores), lo que dejó ver que durante esa época la densidad poblacional de estas especies aumentó, tal como se muestra en la siguiente tabla

Año	Porcentaje	Año	Porcentaje
1914	11.9	1919	27.3
1915	21.4	1920	16.0
1916	22.1	1921	15.9
1917	21.2	1922	14.8
1918	36.4	1923	10.7

D'Ancona atribuyó este comportamiento a que durante esta temporada, debido a la guerra, los niveles de pesca bajaron por lo que la densidad de peces comestibles incrementó, lo que facilitaba el crecimiento en la población de escualos, lo cual parecía una explicación clara y acertada, pero su hipótesis tenía una falla, ya que sólo mostraba que la población de escualos aumentaba ante una tasa de pesca baja, pero no explicaba porqué esto sólo era benéfico para los depredadores y no para las presas, como se muestra a continuación.

Año	Porcentaje	Año	Porcentaje
1914	88.1	1919	72.3
1915	78.6	1920	84.0
1916	77.9	1921	84.1
1917	78.8	1922	85.2
1918	63.4	1923	89.3

Cuya relación se puede observar en la siguiente gráfica.

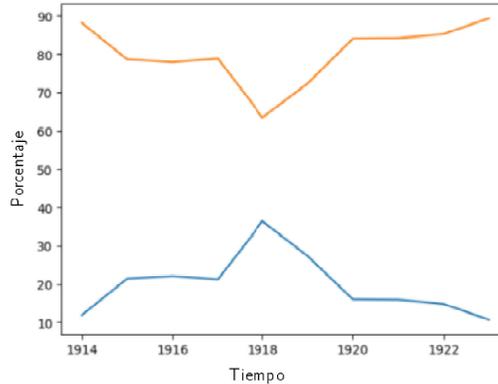


Figura 3.1: Gráfica de la relación entre en porcentaje de captura de peces comestibles, línea naranja, como de escualos, línea azul, durante la segunda guerra mundial

Esta situación lo lleva a recurrir a la ayuda de su suegro Vito Volterra, para ver si era posible establecer un modelo que explicara este comportamiento, pues con las herramientas biológicas no le había sido posible. [6]

Cabe mencionar que Volterra además de su importante labor académica, colaboró en la fuerza aérea italiana desarrollando dirigibles como armas de guerra, sustituyendo el hidrógeno por helio en las aeronaves, durante la Primera Guerra Mundial, también tuvo una vida política bastante activa, fue senador y debido a su postura contra el fascismo, se negó a realizar el juramento de lealtad al régimen de Mussolini en 1931, razón por la que fue suspendido de todas sus labores en las instituciones nacionales [11].

Lo primero que hizo Volterra fue separar a las especies en dos grupos de acuerdo al papel que desempeñaban en la interacción, es decir, en presas y depredadores, para ver su comportamiento en grupo, no como especies aisladas, notando con esto que; ante la ausencia de depredadores, las presas tienen un crecimiento exponencial, que es lo que conocemos como ecuación de Malthus, pues supone que, en el mar, no hay limitaciones de espacio ni de alimento para los peces.

$$\frac{dx}{dt} = ax$$

Ante la presencia de depredadores la tasa de crecimiento de las presas disminuye como consecuencia de su encuentro con ellos ($-bxy$), mientras que la de

los depredadores aumenta, a causa de estos encuentros (dxy). Por otro lado, dado que en este modelo se supone que los depredadores únicamente se alimentan de este tipo de presas, entonces, ante la ausencia de presas la tasa de crecimiento de los depredadores disminuye ($-cy$), por lo que se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy,\end{aligned}$$

donde:

x es la cantidad de presas.

y es la cantidad de depredadores.

a es la tasa de crecimiento de las presas por unidad de tiempo.

b es la tasa de muerte de las presas a causa de los depredadores por unidad de tiempo.

d es la tasa de producción de depredadores por presa consumida por unidad de tiempo.

c es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de las presas por unidad de tiempo.

Este modelo es muy restrictivo, lo cual limita mucho la posibilidad de encontrar un ejemplo que lo satisfaga en su totalidad, tanto por cuestiones del sistema en sí, como por la falta de datos sobre la cantidad de individuos de cada especie, razón por lo que la mayoría de experimentos que se han realizado para comprobar su efectividad han sido en laboratorio. Tal es el caso del experimento realizado por Gause empleando *Paramecium aurelia* y *Paramecium caudatum*, del cual se habló en el primer capítulo y como mencionamos, sus conclusiones no favorecieron a este modelo, pues el cumplir con las condiciones establecidas por él se llega a la extinción del *Paramecium caudatum* después de cierto tiempo. Sin embargo existen algunos datos que pueden ser considerados para corroborar este modelo, entre ellos, los más significativos son los datos acerca de las poblaciones de linces y conejos en los bosques de Canadá, gracias a que la compañía Hudson Bay registró las capturas de estas especies entre 1800-1900 y se considera que éstas representan el tamaño total de dichas poblaciones, siendo estos datos de gran importancia,

no sólo por la abundancia de ellos en un gran periodo de tiempo, sino porque representan una interacción de depredación real, que se ha desarrollado a lo largo del tiempo, sin causar la extinción de ninguna especie como en el experimento realizado por Gause.

Al considerar los siguientes datos recolectados el periodo entre 1900 y 1920 por la compañía Hudson Bay:

Año	Conejos	Linces	Año	Linces	conejos
1900	30	4	1911	40.3	8
1901	47.2	6.1	1912	57	12.3
1902	70.2	9.8	1913	76.6	19.5
1903	77.4	35.2	1914	52.3	45.7
1904	36.3	58.4	1915	19.5	51.1
1905	20.6	41.7	1916	11.2	29.7
1906	18.1	19	1917	7.6	15.8
1907	21.4	13	1918	14.6	9.7
1908	22	8.3	1920	16.2	10.1
1909	25.4	9.1	1921	21.7	8.6
1910	27.1	7.1	1922	-	-

Obtenemos que:

$$a = 0.4$$

$$b = 0.018$$

$$c = 0.8$$

$$d = 0.023$$

por lo que al sustituir en el modelo tenemos el siguiente sistema de ecuaciones.

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 0.4x - 0.018xy \\ \frac{dy}{dt} &= -0.8y + 0.023xy \end{aligned}$$

Al considerar los datos anteriores respecto al tiempo, obtenemos la siguiente gráfica 3.2, en la cual se puede observar que tanto la variación de los linces como

la de los conejos con respecto al tiempo presenta un comportamiento casi periódico, donde la cresta de la presa es superior a la del depredador y los valles tienen valores menores en la gráfica del depredador que en la de la presa; sin embargo, no siempre la densidad de los linces se encuentra debajo de la gráfica de la presa, pero de acuerdo a la gráfica la población de los linces rebasa a la de los conejos principalmente cuando ambas poblaciones están disminuyendo, pues cuando ambas crecen la de los conejos suele ser mayor a la de los linces.

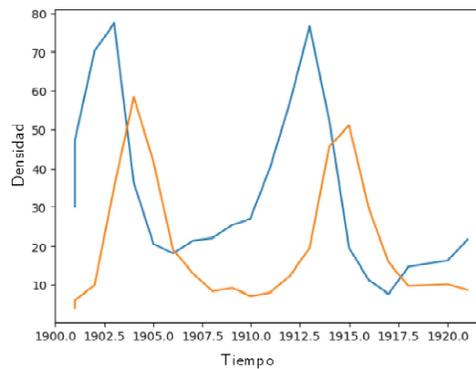


Figura 3.2: Gráfica del comportamiento de la densidad tanto de los linces, que es la línea naranja, como de los conejos, la línea azul, respecto al tiempo

Ahora al considerar la gráfica de la interacción obtenemos:

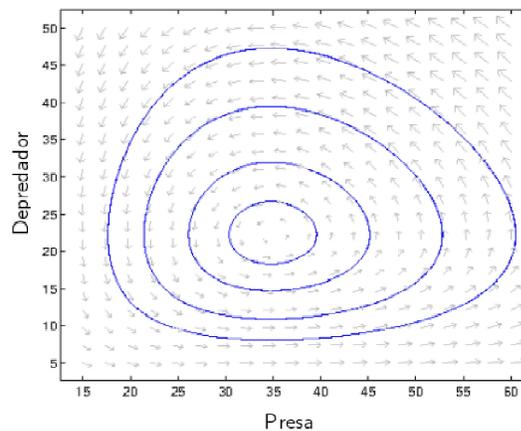


Figura 3.3: Modelo Lotka-Volterra, con $a = 0.4$, $b = 0.018$, $d = 0.023$ y $c = 0.8$, el plano fase muestra que dependiendo de las condiciones iniciales se forman órbitas cerradas.

3.2. MODELO CLÁSICO DE PREDADOR PRESA CON DENSODEPENDENCIA 35

Como podemos ver en la gráfica 3.3 la dinámica de depredación que existe entre los linces y conejos crea ciclos, y debido a esto no se ocasiona la extinción de ninguna de las especies que interactúan. En general, en este modelo se obtiene que a pesar de la gran variación de las poblaciones que intervienen en esta relación se logra que ambas puedan coexistir.

Notemos que, por la construcción del modelo, las poblaciones tanto de presa, como de depredador, dependen una de la otra, y no es posible dar una solución explícita para cada una de ellas, es decir que se tienen que resolver de manera simultánea, por lo que se realiza un análisis cualitativo del sistema, es decir, considerar los puntos de equilibrio, la estabilidad y comportamiento asintótico de las soluciones, basado en observar el comportamiento general del modelo, la que si bien no da soluciones exactas, si ayuda a conocer el comportamiento a largo plazo, que es lo que generalmente se requiere en este caso.

3.2. Modelo clásico depredador presa con densodependencia

Antes de comenzar con el planteamiento del modelo es necesario, tener en cuenta algunas definiciones, que son fundamentales para entender a que se refiere el modelo.

La densidad de una población es la cantidad de individuos de cierta especie que habita un área determinada en un tiempo específico.

La densodependencia puede definirse como los mecanismos de retroalimentación ya sea negativa o positiva que atraen a la población hacia cierta densidad, contribuyendo de este modo a la estabilidad de las poblaciones.

El primero en plantear formalmente el concepto de densodependencia fue Michel Thomas en 1830, cuando propuso la “ley de población” la cual establecía que la proliferación de los seres humanos varía inversamente a su cantidad [1].

Años más tarde, en 1833, el matemático Belga Pierre Francois Verhulst, observa que no es posible que una población aumente indefinidamente, y con base en esto, creó un modelo en donde una población crece continuamente aproximándose a un límite superior; el modelo considera que la tasa de reproducción es proporcional a la población existente y a la cantidad de recursos disponibles por lo que, para cantidades pequeñas, se va a presentar un crecimiento exponencial en un principio, para posteriormente comenzar a frenar su ritmo de crecimiento, creando así una curva, ya que toma en cuenta que ante mayor cantidad de individuos, la

competencia por los recursos disponibles aumenta, ocasionando que el crecimiento poblacional se vea limitado, creando un nuevo concepto, la capacidad de carga K , que es un factor limitante, establecido por los límites territoriales y de recursos que tienen las poblaciones para poder seguir creciendo. El modelo planteado por Verhulst es el siguiente.

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N = r\left(\frac{K - N}{K}\right)N,$$

donde:

r es la tasa de crecimiento por unidad de tiempo.

N es la densidad de la población por unidad de tiempo.

K es la capacidad de carga.

Debido a que los parámetros r , K y N , siempre son positivos, el equilibrio únicamente se da cuando $K = N$, por otro lado, mientras $K > N$ el resultado de la ecuación será positivo, es decir, la población crecerá, en caso contrario la densidad disminuirá y en ambos casos tenderá al equilibrio.

Hay que considerar que existen diversos factores que influyen para que una especie sea llevada hacia cierta densidad, algunos de ellos son la tasa de natalidad y mortalidad, las cuales no permanecen constantes, Eisenberg llama a esto regulación, definiéndola como la permanencia del número de animales de una población dentro de un rango [10]. Mientras que Begon y Mortimer la definen como la habilidad de una población para disminuir su tamaño cuando se supera la capacidad de carga, y de aumentar cuando está por debajo de ella [4].

Principalmente la causa de este fenómeno es que ciertos recursos, como son el alimento y el espacio se encuentran limitados, ocasionando lo que Nicholson define como competencia *contest* y *scramble*, observando primero que ésta se da en poblaciones cuya densidad es alta, pues en poblaciones pequeñas los recursos son suficientes para satisfacer las necesidades de todos sus miembros [28].

- *Competencia scramble*: Ocurre cuando la capacidad de carga del medio es sobrepasada, si todos siguieran comiendo de forma equitativa, no podrían satisfacer sus necesidades y morirían, debido a esto se dejan de producir crías, para volver al equilibrio.
- *Competencia contest*: Se da debido a que al sobrepasar la capacidad de carga sólo una parte de la población logra obtener los recursos necesarios para satisfacer sus necesidades aunque sea de forma mínima, logrando sobrevivir, mientras que el resto, al no conseguir comida o al menos no la cantidad mínima necesaria.

3.2. MODELO CLÁSICO DE PREDADOR PRESA CON DENSODEPENDENCIA 37

La densodependencia se manifiesta en diversos factores y etapas del ciclo de vida de la especie, como son:

- *Mortalidad*: En diversas especies, a pesar de que haya gran cantidad de nacimientos, la cantidad de muertes que ocurren durante cierto momento del desarrollo de los individuos que conforman la población es lo que origina la estabilidad en su densidad, debido a que son muy pocas las crías que llegan a la edad adulta y pueden reproducirse, lo cual también limita el crecimiento de la población.
- *Natalidad*: Ante la escasez de recursos las hembras tienen una cantidad menor de crías, tal como se describe en la competencia *scramble*.
- *Territorialidad*: Debido a que las especies están acostumbradas a cierto tipo de condiciones, cuando una población sobrepasa la capacidad de carga del ambiente, aparte de la falta de alimento, muchos individuos se quedan sin espacio para poder habitar, lo cual genera que tengan que buscar un nuevo lugar donde establecerse, quedando a merced de depredadores, y quizás sin las condiciones climáticas favorables para sobrevivir.

Si bien el concepto de densodependencia comenzó para una sola especie, no hay nada que lo limite a una sola, por lo cual dentro de la interacción depredador-presa se puede ver cómo afectan estos factores en ambas especies, es decir, cómo la cantidad de depredadores depende de la densidad de presas y al revés, pues al ser las presas un recurso del cual dependen los depredadores, cumple con lo establecido anteriormente, pero en este caso también se considera cómo la existencia de los depredadores influye en la natalidad y mortalidad de las presas, creando así una relación densodependiente de dos especies.

El modelo presa-depredador, con densodependencia tradicional es el siguiente:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= xa\left(1 - \frac{x}{K}\right) - yp(x) \\ \frac{dy}{dt} &= cyp(x) - dy,\end{aligned}$$

donde:

x es la cantidad de presas.

y es la cantidad de depredadores.

a es la tasa de crecimiento de las presas por unidad de tiempo.

c es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de las presas por unidad de tiempo.

d es la tasa de producción de depredadores por presa consumida por unidad de tiempo.

K es la capacidad de carga.

$p(x)$ es la respuesta funcional del depredador.

Este modelo contiene una respuesta funcional como parte de sus variables, lo que quiere decir que considera el cambio de densidad de las presas atacadas en una unidad de tiempo por el depredador, cuando la densidad de presas cambia; existen tres tipos de respuestas funcionales, la cuales fueron propuestas por C. S. Holling en 1959 y son [15]:

- **TIPO I:** Describe el aumento lineal de la tasa de ataque del depredador respecto a la densidad de presas y cómo ésta llega una tasa máxima de depredación, es decir, cuando el depredador satisface su necesidad de alimento, en donde permanece constante.

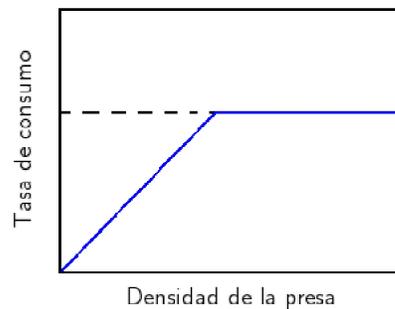


Figura 3.4: Respuesta funcional tipo I, la tasa de consumo es lineal y aumenta hasta llegar a la tasa máxima de depredación.

- **TIPO II:** Describe el aumento desacelerado del consumo de presas, hasta tender asintóticamente a la tasa máxima de consumo de los depredadores, esto debido a que, ante el incremento del número de presas, el tiempo de búsqueda que emplea el depredador es menor con respecto al tiempo que usa cuando la cantidad de presas disminuye, ocasionando que el tiempo de manipulación sea más importante y el grado de depredación alcance su nivel

3.2. MODELO CLÁSICO DE PREDADOR PRESA CON DENSODEPENDENCIA 39

máximo, es decir, que el depredador se encuentre satisfecho con la cantidad de presas que consumió de tal forma que no necesite seguir buscando, hasta que vuelva a ser requerir comida nuevamente y generalmente esta función es representada de la siguiente manera: $h(x) = \frac{qx}{x+a}$.

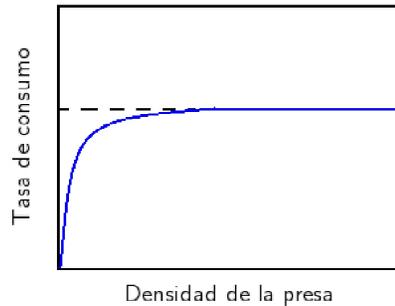


Figura 3.5: Respuesta funcional tipo II, la tasa de consumo de los depredadores aumenta con la densidad de las presas, la función es monótonamente creciente y tiende a la tasa máxima de depredación, q , debido a que cuando $x \rightarrow \infty$, $h(x) \rightarrow q$.

- **TIPO III:** Considera que si la cantidad de presas es bajo, el consumo de esta por parte del depredador también lo es, debido a que ante la ausencia de presas al depredador le toma más tiempo encontrarse con una y poder cazarla, así como, al aumentar la densidad de presas, el tiempo en el cual el depredador se encuentra con una disminuye, aumentando así la depredación, sin embargo, considera a un depredador generalista, ya que si el número de presas es bajo, busca otras fuentes de alimento, lo que la hace diferente de la respuesta funcional tipo II, la función que más se usa para representar este comportamiento es: $h(x) = \frac{qx^2}{x^2+a^2}$.

Con base en este sistema de ecuaciones, se han planteado otros modelos para esta interacción, de acuerdo a diversos parámetros considerados, no al crear el modelo general, sino al considerar los factores que influyen en la respuesta funcional a considerar, algunos de ellos son:

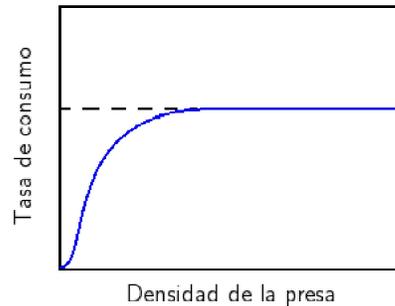


Figura 3.6: Respuesta funcional tipo III, describe un comportamiento similar al de la respuesta funcional tipo II, también es monótonamente creciente, pero tiene un punto de inflexión.

3.3. Modelo de Leslie-Gower

Fue propuesto en 1945 por Leslie, en este modelo la función que representa el crecimiento de los depredadores es logística, mientras que la capacidad de carga de la población depredadora depende de la cantidad de presas [34].

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= a\left(1 - \frac{x}{K}\right)x - bxy \\ \frac{dy}{dt} &= c\left(1 - \frac{y}{nx}\right)y,\end{aligned}$$

donde:

x es la cantidad de presas.

y es la cantidad de depredadores.

a es la tasa de crecimiento de la presa por unidad de tiempo.

b es la tasa de muerte de la presa causa del depredador por unidad de tiempo.

n es la cantidad inicial de presas.

K es la capacidad de carga.

c es la tasa intrínseca de crecimiento de los depredadores por unidad de tiempo.

En este modelo tenemos una respuesta funcional lineal, pues $h(x) = qx$, y el crecimiento de presas y depredadores es de tipo logístico, por lo cual la capacidad de carga de los depredadores es proporcional al de las presas, es decir, $K_y = nx$.

Dadas las restricciones de este modelo, al igual que en el modelo clásico, no es frecuente que se encuentren especies que lo satisfagan en su totalidad, por lo cual en esta ocasión tomaremos un caso hipotético, para conocer el posible comportamiento de este modelo, para esto consideraremos el siguiente sistema de ecuaciones.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= 2\left(1 - \frac{x}{4}\right)x - 3xy \\ \frac{dy}{dt} &= 2\left(1 - \frac{y}{3x}\right)y\end{aligned}$$

De donde se obtiene la siguiente gráfica:

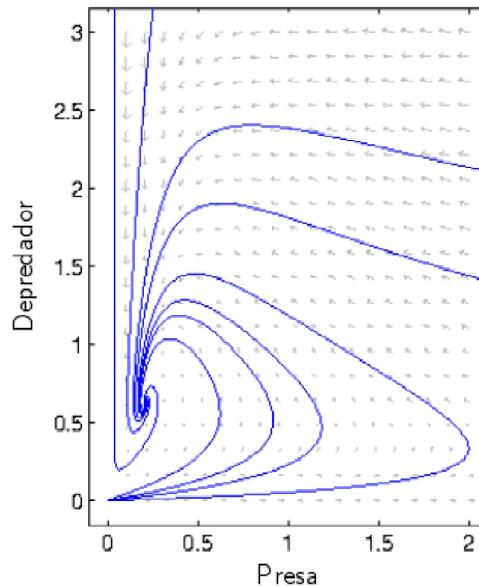


Figura 3.7: Modelo Leslie-Gower, donde $a = 2$, $b = 3$, $n = 3$, $K = 4$, y $c = 2$. El plano fase nos muestra una espiral estable en el punto $(0.22, 0.614)$.

Al observar la gráfica podemos darnos cuenta que las soluciones tienden al punto $(0.22, 0.614)$ sin importar las condiciones iniciales, es decir, que en algún momento los depredadores y presas llegan a un equilibrio.

3.4. Modelo de intercambio de roles en un sistema depredador presa

Un aspecto que se supone en la mayoría de los modelos depredador-presa, es que éstos tienen un único papel en el modelo y su estatus no cambia, el modelo que se expone ahora explica que esto no siempre pasa, pues puede darse el caso en que suceda un intercambio de roles, donde las presas pasan a ser depredadores y viceversa.

Este fenómeno fue observado por A. Barkai y C.D McQuaid [3], en las costas del sur de África, entre langostas y caracoles marinos, durante un estudio en las islas de Marcus y de Malgas, que se encuentran a cuatro kilómetros de distancia, que a pesar de presentar condiciones similares en la temperatura del agua, turbulencia y nutrientes, existía una diferencia notable en la especie dominante: mientras que en la isla Malgas, la población dominante eran las langostas; en la isla Marcus, eran los caracoles marinos, lo que dio origen a una serie de experimentos.

En un principio la dinámica en la isla Malgas consistía en que las langostas eran depredadores y los caracoles presas, por lo que los experimentos controlados consistieron en la introducción de caracoles a la isla Malgas, con la idea de entender qué causaba la diferencia en la biomasa de cada espacio en cada lugar. Ante la presencia de más caracoles, las langostas seguían alimentándose de ellos y su población iba en aumento; los caracoles sobrevivientes cuya población estaba disminuyendo, comenzaron a atacar a las langostas, con el fin de comérselas, para que posteriormente volviera a ocurrir la interacción inicial. El modelo de este comportamiento fue diseñado por Pedro Miramontes, Faustino Sánchez Garduño y Tatiana T. Márquez-Lago [25].

Basándose en el modelo clásico, se toman otras consideraciones, obteniendo el siguiente sistema:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx\left(\frac{a}{r} - x\right) - q(x)xy \\ \frac{dy}{dt} &= -cy - ey^2 + p(x)xy,\end{aligned}$$

donde:

x es la cantidad de presas.

y es la cantidad de depredadores.

r es la tasa de crecimiento de la población de presas por unidad de tiempo.

3.4. MODELO DE INTERCAMBIO DE ROLES EN UN SISTEMA DE PREDADOR PRESA 43

q es la tasa de muerte de las presas a causa de los depredadores por unidad de tiempo.

p es la tasa de producción de depredadores por presa consumida por unidad de tiempo.

c es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de las presas por unidad de tiempo.

e es la tasa de competencia intraespecífica de los depredadores por unidad de tiempo.

$\frac{a}{t}$ es la capacidad de carga del ambiente de la población de presas por unidad de tiempo.

$\frac{p}{q}$ es la fracción de presas que se convierte en depredadores por unidad de tiempo.

Un aspecto a tomar en cuenta es que $\frac{p}{q}$ es un parámetro que depende de variables demográficas, tales como la natalidad y mortalidad de cada especie.

Considerando que debido al intercambio de roles ninguna de las dos especies es únicamente presa o depredador, sino que su rol depende de la densidad de cada una de ellas, hay que modificar los parámetros para que el modelo sea apropiado, es decir, considerar ambas especies de igual manera, ya que las dos son tanto presa, como depredador, obteniendo así el siguiente sistema.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= bx(1-x) - dx(k-x)y \\ \frac{dy}{dt} &= -ey(1+y) + fx(k-x)y,\end{aligned}$$

donde todos los parámetros son positivos y $0 < k < 1$ y:

b es la tasa de crecimiento de x por unidad de tiempo.

d es el daño de la especie y , sobre la especie x por unidad de tiempo.

e es la tasa de muerte de la población y por unidad de tiempo.

f es el daño de la especie x , sobre la especie y por unidad de tiempo.

k es la capacidad de carga.

Para conocer el comportamiento de ese modelo consideraremos los datos que presenta el artículo “*Role reversal in predator-prey interaction*”, que es también

de donde se desprende este modelo, obteniendo el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= 4x(1-x) - 2x(0.8-x)y \\ \frac{dy}{dt} &= -y(1+y) + 36x(0.8-x)y\end{aligned}$$

Cuyo comportamiento se representa en la siguiente gráfica.

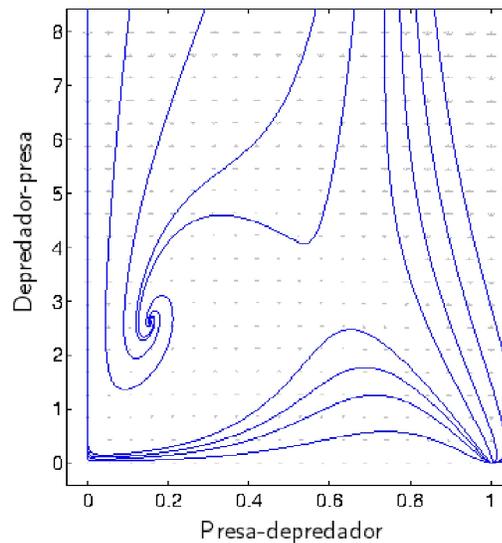
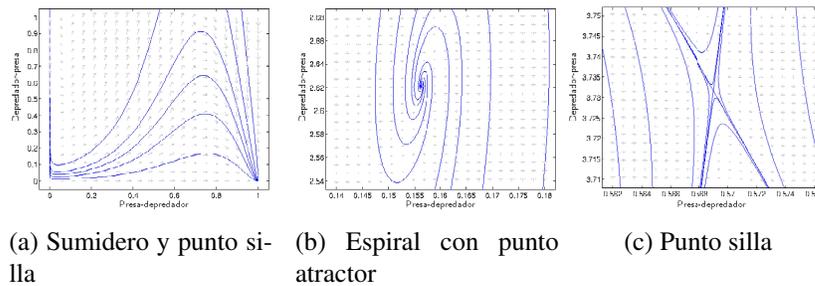


Figura 3.8: Modelo intercambio de roles, con $b = 4$, $d = 2$, $e = 1$, $f = 36$ y $k = 0.8$, el cual muestra una espiral con punto atractor en el $(1.7, 2.6)$, un sumidero en el $(1, 0)$, un punto silla en $(0.585, 3.732)$ y otro punto silla en el origen.

En este caso se observa que hay tres puntos de equilibrio, uno de ellos es el origen, que es un punto silla, es decir, ambas especies tienden a la extinción pero,

3.4. MODELO DE INTERCAMBIO DE ROLES EN UN SISTEMA DEPREDADOR PRESA45

antes de llegar a ella comienzan a crecer, el siguiente es un sumidero en el punto $(1,0)$, el siguiente es el $(1.7, 2.6)$ que es una espiral con punto atractor, es decir, si las condiciones iniciales se encuentran cercanas a este punto en algún momento llegarán a él, y por último tenemos otro punto silla en $(0.585, 3.732)$.

Si bien cada modelo es diseñado pensando en que las especies consideradas cumplan un comportamiento específico en cierta forma, pues además de presentar una relación de depredación, se consideran otros factores, este modelo en particular es aún más restrictivo sobre a qué tipo de especies se puede aplicar, debido a que son muy pocos los casos en los que ocurre un intercambio de roles entre especies.

Capítulo 4

El modelo de depredación de Rosenzweig y MacArthur

Es presentado en el artículo “*Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions*”, donde como su nombre lo indica parten del análisis de las representaciones gráficas de la dinámica depredador-presa, obteniendo como resultados principales la isoclina con pendiente cero de la presa, la cual tiene forma parabólica y los resultados condicionados a la respuesta funcional del depredador frente a la presa.

Este es un modelo que considera la densodependencia como factor y también parte del modelo clásico, pero en este caso no se considera una tasa de crecimiento constante de la presa, en lugar de eso se toma un crecimiento per cápita de la presa, y la tasa de muerte de las presas a causa de los depredadores es reemplazada por una respuesta funcional de tipo II, ya que considera como influye la cantidad de presas en el tiempo que emplea el depredador para cazar y para realizar otras actividades, obteniendo con esto el siguiente sistema:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - yh(x) \quad (4.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(-c + ph(x)) \quad (4.2)$$

Donde:

x es la cantidad de presas.

y es la cantidad de depredadores.

$r\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ es la tasa de crecimiento per cápita de la población de presas por unidad de tiempo.

48CAPÍTULO 4. EL MODELO DE DEPREDACIÓN DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

K es la densidad máxima de la presa.

$h(x)$ es la respuesta funcional que representa a la presa capturada por depredador por unidad de tiempo.

p es la tasa de producción de depredadores por presa consumida por unidad de tiempo.

c es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de las presas por unidad de tiempo.

Hay que observar que: $r, K, c, d > 0$, pues de no ser así el modelo carecería de sentido.

Este modelo es de gran importancia ya que muestra a la densodependencia como un factor que influye en la interacción, además de mostrar que ni la tasa de nacimiento ni la de muerte son constantes, sino que dependen de la densidad poblacional que existe tanto de presas como de depredadores, razón por la que este modelo se estudiará más a detalle en capítulos posteriores.

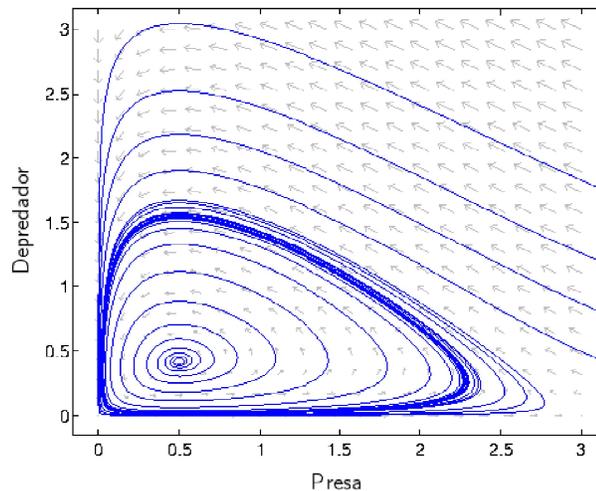


Figura 4.1: Modelo Rosenzweig-MacArthur, su plano fase se encuentra formado por espirales, que provienen del punto $(0.5, 0.4)$.

Observando el comportamiento de esta gráfica se nota que existen al menos dos puntos de atracción, los cuales son el origen y el $(0.5, 0.4)$, es decir las es-

pecies tienden a lograr una estabilidad o a su extinción, sin embargo no sabemos si esto ocurre siempre o bajo qué condiciones se dé este comportamiento, por lo cual es necesario realizar un análisis sobre el modelo.

En el capítulo anterior se mencionaron algunos de los modelos depredador-presa que han surgido a lo largo de la historia. Este capítulo nos muestra el modelo creado por Michael L. Rosenzweig y Robert Helmer MacArthur en 1963, de una manera un tanto superficial ya que dedicaremos los siguientes capítulos a su análisis, cual era el objetivo que se pretendía, así como en que se basaron sus creadores para realizarlo y qué experiencia tenía cada uno de ellos sobre este tema. Para esto no basta con leer el artículo del cual se desprende el modelo y saber el nombre de los autores, también hay que conocer un poco sobre sus vidas, en qué campos se desarrollaron, sus principales influencias académicas, si habían trabajado en temas parecidos antes de este artículo o trabajaron posteriormente, qué otras aportaciones a la ciencia realizaron, entre otros aspectos. para así saber como surge realmente el modelo y qué es lo que los lleva a trabajar juntos y por qué sobre ese tema, razón por lo cual en este capítulo daremos una breve reseña sobre la vida y obra de cada autor.

4.1. Robert Helmer MacArthur



Nació el 7 de abril de 1930, proveniente de una familia de intelectuales, su padre John Wood MacArthur fue profesor de genética de la Universidad de Toronto y el colegio de Malboro en Vermont.

50CAPÍTULO 4. EL MODELO DE DEPREDACIÓN DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

Fue uno de los fundadores de la biología evolutiva, que es una rama de la biología que se encarga del estudio de los cambios de los seres vivos a través del tiempo, así como las relaciones de parentesco entre las especies.

Realizó sus estudios de licenciatura en la universidad de Malboro, su maestría en matemáticas en la Universidad de Brown y su doctorado en matemáticas en la Universidad de Yale en 1957 bajo la dirección de George Evelyn Hutchinson, su tesis doctoral fue el trabajo de campo sobre el que hablamos anteriormente, con él pretendía establecer bajo qué condiciones no se cumple el principio de exclusión competitiva, pero en lugar de eso, lo sustentó más, debido a su gran interés por las aves, también tomó clases de ornitología en la universidad de Oxford, bajo el mando de David Lack entre 1957 - 1958.

Fue profesor en la Universidad de Pensylvania y en la Universidad de Princeton.

En 1955 escribió un artículo que era realmente una propuesta sobre una forma de medir la estabilidad de una comunidad, tomando información teórica.

En 1957 publicó el modelo “*broken - stick*” sobre la abundancia relativa de especies de aves, aunque más tarde el mismo refutó la hipótesis, esto no demerita su contribución, pues afronta un problema central de una comunidad ecológica.

En 1958 realizó un análisis de la división del nicho en curruacas, por lo cual recibió un premio de la *Ecological Society of America*.

En la década de los sesenta realizó diversas investigaciones tanto con colegas como con alumnos, sobre diversos temas aunque tomando como tema central la diversidad de especies.

Él y sus compañeros analizaron la evolución de los parámetros demográficos, estableciendo la correlación ambiental de diversas aves, formulando y principalmente resolviendo el problema de embalaje de especies, uno de sus trabajos más influyentes fue “*The theory of island biogeography*” en 1957, escrito con E. D. Wilson, creando con ello la teoría de equilibrio de especies. En esta teoría exploró las muchas ramificaciones de un balance del número de especies en islas y en islas habitada; cualquier hábitat nítidamente demarcado para insectos menores, tales como un lago, un árbol en medio del bosque, etcétera.

Junto con Richard Levins, Richard Lewontin y Leigh Van Velen, en la década de los sesenta escribió bajo el seudónimo de Isadore Nabi, con el cual pretendía crear un enfoque unificado de la biología evolutiva, basándose en la obra de Nicolas Bourbaki, que es el seudónimo con el cual se conocía a un grupo de matemáticos del siglo XX, que tenían como objetivo fundamentar todas las matemáticas en la teoría de conjuntos, que si bien no lograron su objetivo, su trabajo condujo al descubrimiento de varios conceptos y terminologías todavía usados, e influyó en

las ramas modernas de la matemática.

Murió el 1 de Noviembre de 1972, de cáncer de riñón [39].

Publicó alrededor de 57 artículos entre 1955 y 1974, de los cuales 29 fueron en solitario y los restantes en colaboración; entre sus principales colaboradores destacan:

- *Richard Levins*: Además de ser la persona con la que R. H. MacArthur colaboro en más artículos, fue un destacado ecólogo, matemático, filósofo de la biología, activista político y profesor en *Harvard School of Public Health*.

En sus últimos años de vida desarrolló actividad académica en la aplicación de la ecología a la agricultura, especialmente en los países en desarrollo; a lo largo de su carrera abarcó el estudio de diversos temas y fue conocido por su capacidad para establecer conexiones entre temas aparentemente ajenos, como son la biología y teoría política, describió el tema en el que se enfocó como “mirar el todo”.

- *Peter H. Klopfer*: Zoólogo Alemán cuya área de investigación es el comportamiento animal y la ecología del comportamiento, y fue fundamental en los inicios del centro de primates en Duke.
- *George Evelyn Hutchinson*: Colega y Mentor de MacArthur, fue un zoólogo, ecólogo, limnólogo, y botánico inglés, conocido por sus estudios de los lagos de agua dulce, considerado el padre de la limnología estadounidense y de la ecología moderna. Trabajo en Yale por cuarenta y tres años, que es durante este tiempo que conoce a MacArthur.

Sus áreas de interés eran extensas pues no sólo incluían a las ciencias , sino también a las artes y humanidades, se caracterizaba por conocer sobre casi cualquier ámbito, toda su vida estuvo rodeado de intelectuales, incluyendo a lo hijos de Darwin.

- *J. W. MacArthur*: Además de haber sido su padre, fue uno de sus principales colaboradores, fue profesor de genética de la Universidad de Toronto y el colegio de Malboro en Vermont.
- *H. S. Horn*: Es historiador natural y ecologista, profesor emérito en el Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Princeton. Ha trabajado en una amplia variedad de temas como: la estructura geométrica de los bosques, patrones de sucesión forestal, dispersión eólica

52CAPÍTULO 4. EL MODELO DE DEPREDACIÓN DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

de semillas, patrones espaciales de la competencia, comportamiento social de las mariposas, entre otros.

En la siguiente tabla se muestra la cantidad de artículos realizados con sus principales colaboradores.

Nombre	Núm. art
R. Levins	4
P. Klopfer	3
G. E. Hutchinson	2
J. W. MacArthur	2
D. MacArthur	2
H. S. Horn	2

Si bien sus temas de interés fueron muchos y muy variados, presento un gran gusto por la ecología poblacional a lo largo de su carrera.

4.2. Michael L. Rosenzweig



Nació en 1941, es un ecólogo de la Universidad de Arizona conocido por haber creado el concepto de Ecología de Reconciliación, una rama de la biología cuyo campo de estudio es el acomodo de especies silvestres en lugares habitados

o remodelados por el humano, ya que plantea que las reservas naturales no son suficientes para conservar la biodiversidad a causa del área que realmente necesita cada especie.

Hizo su doctorado en zoología en la Universidad de Pensilvania en 1966, bajo la dirección de Robert H. MacArthur.

Ha publicado varios libros sobre los orígenes y la conservación de la diversidad de especies.

Ha sido profesor en la universidades de Arizona, Ben-Gurion, Wisconsin, Nuevo México, SUNY-Albania y Bucknell.

En 2008 recibió el *Eminent Ecologist Award* por la *Ecological Society of America*. Además de el premio de enseñanza profesional, en 2001 por lo Universidad de Arizona; premio al ecologista estadístico distinguido en 1998, por la sociedad ecológica internacional; premio ecologista eminente, por la Universidad de estatal de Michigan en 1992.

Entre sus principales ramas sobre las que ha publicado se encuentran:

RAMA	Núm. art	Años
Ecología en mamíferos desérticos	18	1969 - 1986
Aspectos ambientales y políticas públicas	12	1972 - 2000
Diversidad de especies	25	1975 - 2001
Selección óptima del hábitat densodependiente	27	1974 - 2000
Dinámica de depredación	15	1963 - 1998

Su trabajo en ecología en mamíferos del desierto comenzó como un estudio sobre las relaciones ecológicas que tienen los mamíferos en el desierto, descubriendo con esto que tanto sus interacciones, como su diversidad dependen de las ligeras diferencias entre los hábitat.

En aspectos ambientales y políticas públicas sus contribuciones abordan temas de interés público e intentan aplicar los resultados de la investigación ecológica, tanto para animales de ganadería, como para la conservación de la diversidad de especies.

Por otro lado en diversidad de especies mediante la teoría matemática explica por qué en los trópicos existe una gran cantidad de especies, además de predecir varios patrones de diversidad respecto al área, los cuales han demostrado tener precisión, tanto con lo obtenido desde el momento que fue creado, como con los

registros que aparecen en exámenes fósiles. Ha contribuido a la forma de estimar la diversidad y tasa de extinción.

En selección óptima del hábitat densodependiente, considera que las especies no se encuentran aisladas y que existen diversos factores que influyen en su comportamiento, iniciando así el estudio de la coevolución de nichos ecológicos.

Fue en el área de dinámica de depredación que comenzó su trabajo, justamente con el artículo “*Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions*” como parte de su tesis doctoral y como se puede apreciar en la tabla, durante esta época sólo se dedicó a la dinámica de depredación. Además de los logros realizados con este artículo, en el cual destaca el inicio del uso del análisis de isoclinas y de estabilidad en ecología, por su parte, Rosenzweig ha realizado experimentos para confirmar lo establecido en este artículo, junto con Z. Abramsky, que es uno de sus principales colaboradores, usando búhos y una especie de roedores, llamados jerbos; Por otro lado también ha examinado la cuestión de la coevolución entre los depredadores y las presas, prediciendo con esto que ninguno superará al otro en su carrera evolutiva.

Es claro que parte de su trabajo aparte de los avances que genera en cada área en la que ha incursionado, han sido realizados también con fines de ayudar a la conservación de especie, evitando así una extinción masiva, e inclusive junto con Z. Abramsky , intenta crear una iniciativa ecológica que produzca un cambio radical en las estrategias de conservación actual.

4.3. Modelo de Rosenzweig y MacArthur actualmente

Así como es importante conocer el origen del modelo, también lo es saber si a partir de este se han realizado nuevas aportaciones, pues como vimos en el capítulo anterior los modelos de depredación son técnicamente un tipo de evolución del modelo de Lotka-Volterra, por lo cual se expondrán los resultados obtenidos a partir de algunos de los modelos creados a partir de modificaciones del modelo de Rosenzweig-MacArthur.

- Impacto teórico de la pérdida de hábitat y la depredación generalista en ciclos depredador-presa [37].

Se presenta en un artículo con este nombre en el cual empleando los datos de los lince y conejos de los bosques de Canadá, usando reacción-difusión

y tomando el modelo de Rosenzweig-MacArthur para estudiar los impactos de la amortiguación relativa y conjunta en la depredación generalista y la pérdida de hábitat en los ciclos de depredación, llegando así a descubrir que la depredación generalista tiene fuertes efectos estabilizadores y puede representar una amenaza para la persistencia de depredadores especializados, ya que la pérdida de hábitat también ocasiona la pérdida de ciclos. Sus principales resultados son:

- La depredación generalista es una fuerza estabilizadora, debido a que los depredadores generalistas son bastante sensibles a altas densidades de presas y reducen de la capacidad de carga de las presas. A su vez, al disminuir la cantidad de presas, ocasiona que los depredadores especializados disminuyan. En ambos casos la densidad mínima en los ciclos aumenta con la pérdida de hábitat, pero también observan un rango de cambios en el ciclo a medida que aumenta la pérdida de hábitat.
 - Existe una relación positiva entre la pérdida de hábitat y la tasa general de depredación, la cual puede tener un fuerte impacto amortiguador, con incursiones de frontera por generalistas que causa, una pérdida de ciclo. Por otro lado, las tasas de depredación elevadas en la frontera del parche y en el centro tienen poco efecto en el tamaño del parche grande, cuando los animales permanecen en el parche, o cuando la densidad de presa se concentra en los centros de parche.
- Formación de patrones espacio-temporal en el modelo de Rosenzweig-MacArthur: Efecto de las interacciones no locales[2]:

En este artículo se establece que el modelo de reacción-difusión con la cinética de reacción tipo Rosenzweig-MacArthur en una interacción de depredación no produce patrones de Turing, pero si algunos patrones que no son de Turing, sin embargo al agregar las interacciones no locales al modelo es posible encontrar dichos patrones.

Con el modelo espacial-temporal Rosenzweig-MacArthur con consumo no local de recursos se obtuvieron las condiciones analíticas para el surgimiento de soluciones estacionarias que no son homogéneas en el espacio. Las cuales proporcionan el conjunto de umbrales discretos para el rango de consumo no local responsable de la formación del patrón de retroalimentación, y el tamaño de parche estático se reduce. La reducción significativa en el

rango de interacción no local es responsable de la desaparición de los patrones estacionarios. Pues ante el aumento de la tasa de consumo de presas por los depredadores, el depredador se mueve hacia un lugar donde la presa sea abundante. Esta dispersión conduce a la aparición de patrones oscilatorios en el espacio y el tiempo, y finalmente da como resultado un patrón de onda de desplazamiento, una onda de desplazamiento modulada o un comportamiento caótico.

- Doble efecto de Allee sobre la presa en un modelo depredador-presa modificado de Rosenzweig-MacArthur [23]: Se trata de un sistema topológicamente equivalente al original, en el cual existe una curva determinada por la variedad inestable del punto de equilibrio semi trivial. Luego, hay trayectorias cerca de esta curva, que pueden tener diferentes límites para los mismos parámetros, ya que son muy sensibles a las condiciones iniciales. Entonces, para un conjunto fijo de parámetros, puede ocurrir: extinción de ambas poblaciones, la coexistencia para ciertos tamaños poblacionales u oscilaciones de ambas poblaciones. Además, existen restricciones de parámetros para las cuales la existencia de un punto de equilibrio interior asintóticamente local es estable o la existencia de al menos un ciclo límite estable generado por la bifurcación de Hopf. Las poblaciones con fuertes efectos Allee pueden extinguirse a niveles más bajos de mortalidad por depredación; también, cuando la mortalidad por depredación aumenta y los efectos más débiles de Allee pueden llevar a la población a la extinción.

Capítulo 5

Análisis del modelo de Rosenzweig y MacArthur

A lo largo de su carrera, tanto Michael L. Rosenzweig como Robert Helmer MacArthur mostraron gran interés por la ecología de poblaciones, pues aparte del artículo que da origen a este modelo cada uno publicó varios artículos por separado sobre esta rama, tanto de forma individual como en colaboraciones con diversos investigadores, como se vio en el capítulo anterior.

A lo largo de este trabajo se han mencionado algunos detalles sobre este modelo, con la finalidad de dar un panorama más amplio sobre los elementos que lo conforman de una manera teórica, pero es necesario comprender su desarrollo en términos matemáticos, por lo que este capítulo trata sobre cual era la idea que originó el artículo del que surgió y un análisis del modelo; qué parámetros fueron los que consideraron para crearlo, para así comprender el porqué de las gráficas que presentan Rosenzweig y MacArthur, para una vez comprendido su origen analizar el modelo, conocer sus puntos de equilibrio, qué forma tienen sus isoclinas, que tipo de comportamiento o comportamientos presenta y que parámetros influyen principalmente en su comportamiento.

5.1. Planteamiento y motivación

Este modelo surge con la intención de responder con base en la generalización, es decir, sin considerar casos específicos de depredación, únicamente considerando la relación que existe entre los parámetros y las gráficas resultantes de la interacción, las siguientes preguntas:

58CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DEL MODELO DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

- ¿Contribuye la interacción a la estabilidad observada de las comunidades naturales?
- ¿En qué dirección, cerca o lejos de una interacción estable la fuerza de la selección natural impulsa al depredador a su presa? [22]

En este artículo Rosenzweig y MacArthur realizan un análisis del comportamiento de las gráficas, de la interacción depredador-presa, considerando diversos parámetros. Comienzan mostrando una gráfica en la cual toma como ejes la población de la presa (x) y del depredador (y), tomando en cuenta que cada punto de la gráfica representa un estado único en la interacción, con respecto a la relación entre las densidades de cada población, creando a partir de cada punto el campo vectorial, que es una representación de la distribución espacial de vectores, donde a cada punto del espacio se le asocia un vector, el cual es tangencial a la curva que pasa por el punto dado y tiene la misma dirección, por lo que en este caso la posición del vector indica si la población se mantiene, crece o disminuye, mientras las flechas sean paralelas a un eje indicarán que la densidad se mantiene, ya sea de presas o depredadores, respectivamente, y al conectar los puntos en los que la población se mantuvo constante obtuvieron la isocлина cero de presa y la isocлина cero del depredador, la cual es llamada así pues se encuentra formada por los vectores cuya pendiente es cero.

Partiendo de estas isoclinas Rosenzweig y MacArthur realizaron deducciones sobre la estabilidad de la interacción, tomaron en cuenta que existe un conjunto no numerable donde la derivada es cero, es decir donde la población se mantiene en equilibrio, debido a que por ser un modelo continuo, para que la dirección de una trayectoria, la cual en este caso hace referencia al tamaño de la población, cambie de creciente a decreciente o al contrario, tiene que pasar por un punto de equilibrio pues de no ser así podría aumentar a infinito, lo cual es imposible debido a las limitaciones geográficas, o se extingue, pues siempre se encontraría creciendo o disminuyendo.

Rosenzweig y MacArthur observaron que la isocлина del depredador generalmente tiene una pendiente positiva, debido a que mientras más presas existan, la población de los depredadores aumenta, mientras no rebasen su propia capacidad de carga k_2 pues las presas son suficientes para que cada depredador obtenga la tasa requerida, lo cual favorece su supervivencia y su tasa de reproducción y como es de suponerse cuando la densidad de la presa baja, la del depredador también lo hace, pues necesita de ella para poder sobrevivir, y al no poder cazar lo suficiente para poder satisfacer su apetito, su tasa de mortalidad aumenta, y la de natalidad

disminuye, ya que se considera que es su única fuente de alimento es este tipo de presa.

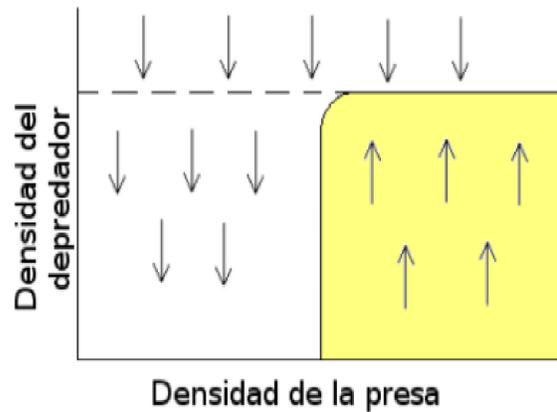


Figura 5.1: Forma hipotética de la isoclina del depredador, el campo vectorial indica el comportamiento de la densidad del depredador, cuando las flechas que lo conforman señalan hacia arriba la población aumenta, en caso contrario disminuye.

Mientras que en ausencia de depredadores, las presas al igual que en el modelo de Verhulst, tienen como densidad máxima de la población la capacidad de carga K , ya que se adecuarán a los parámetros establecidos en este modelo, que son la tasa de reproducción es proporcional a la densidad de la población y a la cantidad de recursos disponibles.

Por otro lado al considera la existencia de los depredadores si su población es baja la densidad de presas continúa creciendo, en caso contrario disminuye, por lo cual la cantidad mínima que se puede mantener aumenta, es decir, el número mínimo de presas que debe existir para que ésta no se extinga ante la presencia de los depredadores, es mayor a la que es necesaria ante la ausencia de ellos, llamado a este número P_0 y la densidad máxima mantenible disminuye, es decir, el número máximo de presas que puede llegar a existir es menor ante la presencia de depredadores, debido a que la presencia de depredadores disminuye la eficiencia reproductiva de la presa, ahora si la densidad de la presa se encontraba entre los puntos $(P_0, 0)$ y $(K, 0)$ la población crecerá, en caso contrario disminuirá, por lo cual, si se encuentra antes del punto $(P_0, 0)$ se extinguirá y si se encuentran después de $(K, 0)$ disminuirá debido a que sobrepasa la población máxima permitida por el hábitat. Ocasionando con esto que la isoclina de la presa tenga una parte de pendiente negativa.

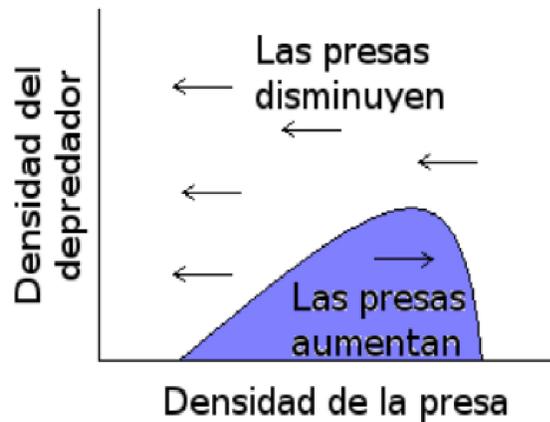


Figura 5.2: Forma hipotética de la isoclina de la presa, el campo de direcciones indica el comportamiento de la densidad de la presa.

Al considerar tanto las isoclinas cero de la presa como la del depredador, Rosenzweig y MacArthur observaron que se podía dividir en la gráfica en cuatro regiones, a las que llamaron, A, B, C, D, donde en cada una de ellas la relación entre la densidad de presas y la de depredadores cambia facilitando de esta forma su análisis:

- En la región A ambas especies aumentan.
- En la región B el depredador aumenta y la presa disminuye.
- en la región C ambas especies disminuyen.
- En la región D el depredador disminuye y la presa aumenta.

donde la isoclina de la presa y del depredador son las presentadas anteriormente.

En base a las observaciones planteadas este artículo establece que se pueden presentar tres tipos de escenarios de el comportamiento general de ambas poblaciones, que son:

- Los vectores forman una espiral estable, también puede ser llamada sumidero, estos forman oscilaciones amortiguadas que tienden a un punto de equilibrio en el que tanto la densidad de la presa, como la del depredador se

mantienen estacionarias, biológicamente representan el caso de un depredador que tiene que esperar a que la densidad de su presa se encuentra cerca de su capacidad de carga para atacarla. La figura 5.3 muestra como los vectores van formando una espiral que se dirige hacia el punto de intersección de la isoclina de la presa con la isoclina del depredador, el cual posteriormente veremos que es un punto de equilibrio.

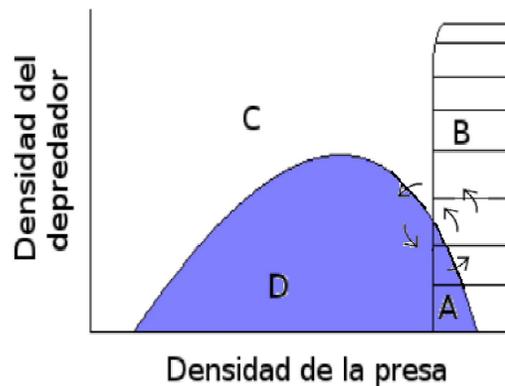


Figura 5.3: Espiral estable

- Los vectores forman una espiral inestable, también conocida como punto fuente, crean una oscilaciones de amplitud creciente hasta alcanzar un ciclo límite, que sería el caso de un depredador que caza sin importar la densidad de la presa, este depredador al consumir rápidamente a la presa ocasionará que en poco tiempo se quede sin alimento, al no darle oportunidad a la presa de reproducirse, afectando así también a su población. La figura 5.4 muestra como los vectores van formando una espiral que parte del punto de intersección entre la isoclina de la presa y la del depredador, posteriormente veremos que esta forma una órbita.
- Los vectores forman una órbita cerrada, también llamada centro, es decir, son oscilaciones de estabilidad neutra, pues las isoclinas del depredador se cruzan con la de la presa formando una órbita cerrada, a este punto se le llama densidad de rendimiento óptimo de la población de presa, como lo muestra la figura 5.5.

Una vez conociendo los posibles comportamientos del modelo es necesario comprender que da origen a este comportamiento, no sólo biológicamente, lo cual

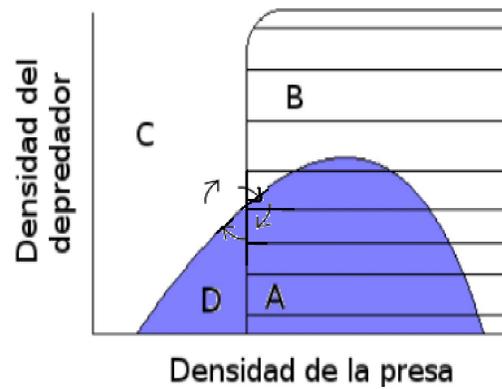


Figura 5.4: Espiral

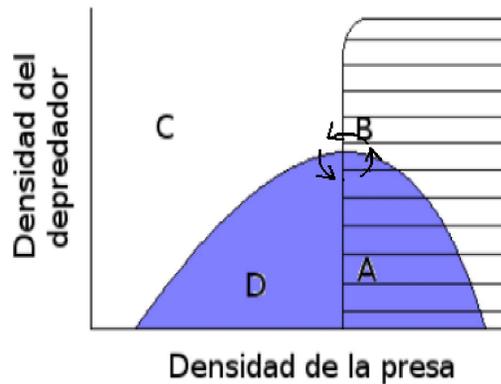


Figura 5.5: Órbita cerrada

ya se mencionó, sino también matemáticamente, además que a pesar de haber visto los posibles escenarios planteados para este modelo, surgen las siguientes preguntas:

- ¿Que relación existe entre los parámetros para que se dé cada caso?
- Una vez que se conocen estos casos ¿Únicamente ocurre uno de ellos en cada interacción? ¿Se pueden presentar dos o los tres casos en una interacción con los mismos parámetros, sólo cambiando las condiciones iniciales? [22]

La siguiente sección se dedica a resolver estas preguntas.

5.2. Análisis del sistema

En esta sección analizaremos el modelo de depredación de Rosenzweig-MacArthur formulado en la sección 4.1, y para que el lector lo tenga presente dicho modelo lo reescribiremos a continuación.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - yh(x) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-c + ph(x)),\end{aligned}$$

donde:

x es la cantidad de presas.

y es la cantidad de depredadores.

$r\left(1 - \frac{x}{K}\right)$ es la tasa de crecimiento per cápita de la población de presas por unidad de tiempo.

K es la densidad máxima de la presa.

$h(x)$ es la presa capturada por depredador por unidad de tiempo.

p es la tasa de producción de depredadores por presa consumida por unidad de tiempo.

c es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de las presas por unidad de tiempo.

Observaciones:

$r, K, c, p > 0$ pues en caso contrario las ecuaciones no tendrían sentido.

Este modelo considera que después de un tiempo T lo suficientemente grande, un depredador mata un promedio de N presas de una población de x , por lo tanto $h(x) = \frac{N}{T}$, que como podemos ver se trata de una respuesta funcional de tipo II, pues cuando la cantidad de presas aumenta el depredador tarda menos en buscarlas, por lo cual hay que considerar también el tiempo que el depredador no se encuentra cazando, τ , además que hay que notar que al igual que el tiempo, el espacio que recorre para encontrar una presa también disminuye o aumenta dependiendo de la cantidad de presas. Llamemos s a la tasa de las unidades de área de búsqueda de presas, por unidad de tiempo, es decir, el área que recorre en busca de alimento durante una unidad de tiempo.

Partiendo de estas observaciones, las cuales fueron realizadas por Smith [30], consideremos lo siguiente:

64CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DEL MODELO DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

El tiempo que utiliza el depredador en buscar presas es $T - N\tau$, esto lo hace en un área de $s(T - N\tau)$, lo que lleva a que los encuentros con la presa sean $xs(T - N\tau)$, pues este depende de la cantidad de presas disponibles, de donde se obtiene que la cantidad de presas que mata un depredador en cierto tiempo es

$$N = xs(T - N\tau)$$

por lo que

$$T = \frac{N(1 - xs\tau)}{xs}$$

Ahora al sustituir obtenemos que:

$$h(x) = \frac{N}{T} = \frac{N}{\frac{N(1 - xs\tau)}{xs}} = \frac{Nxs}{N(1 - xs\tau)} = \frac{xs}{1 - xs\tau}$$

Al sustituir esto en las ecuaciones iniciales 4.1, tenemos:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{sxy}{1 - xs\tau} \quad (5.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + p\frac{sxy}{1 - xs\tau} \quad (5.2)$$

Después de realizar los cambios de variables

- $u = \frac{x}{X}$

- $v = \frac{y}{Y}$,

y seleccionar X, Y , tales que:

- $s\tau X = 1$

- $Y = dX$

- $m = \frac{d}{r}$

- $k = \frac{K}{X}$,

a partir de 5.1 obtenemos el siguiente sistema:

$$\frac{dx}{dt} = x\left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{mxy}{1+x} \quad (5.3)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + \frac{mxy}{1+x}. \quad (5.4)$$

Notemos que el sistema anterior es continuamente diferenciable en una vecindad $Q = \{(x, y) \mid x, y \geq 0\}$, lo que indica por el teorema de existencia y unicidad que la solución a los problemas con condiciones iniciales existen y son únicas, además de que éstas permanecen en el primer cuadrante, debido a que las ecuaciones que conforman este sistema son de la forma:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= xP(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= xQ(x, y) \end{aligned}$$

Como ambas ecuaciones son exactas, es posible obtener el factor integrante de cada una, considerando $(x(t), y(t))$ como la solución, obtenemos $p(t) = P(x(t), y(t))$ y $q(t) = Q(x(t), y(t))$, entonces obtenemos:

$$\begin{aligned} x(t) &= e^{\int_0^t p(s) ds} x(0) \\ y(t) &= e^{\int_0^t q(s) ds} y(0) \end{aligned}$$

De esta manera si $x(0) = 0$ y $y(0) = 0$, entonces $x(t) \equiv 0$ y $y(t) \equiv 0$ para toda t , lo que implica que Q es invariante, es decir que todas las trayectorias que comienzan en él, se mantienen dentro. Y ocurre lo mismo para P .

Dado que las soluciones del sistema se encuentran acotadas, probaremos lo siguiente:

Lema 1 *Existe $R_0 > 0$ tal que para toda $R > R_0$, el triángulo derecho $T(R)$ con lados $x = 0$, $y = 0$ y $x + y = R$ es invariante positiva.*

Veamos que no hay soluciones fuera del triángulo $T(R)$ y que la hipotenusa $x + y = R$ del triángulo.

$$\frac{d}{dt}(x(t) + y(t)) = x'(t) + y'(t) < 0$$

si $x(t) + y(t) = R$, esto es equivalente a $x' + y' < 0$ si $x + y = R$, entonces

$$x' + y' = x\left(1 - \frac{1}{k}\right) - cy = x\left(1 - \frac{x}{k}\right) - c(R - x) \equiv F(x), 0 \leq x \leq R.$$

El máximo de la función parabólica $F(x)$ cuando $0 \leq x$, obtenido del conjunto donde la derivada es cero, el cual satisface: $\bar{x} = \frac{k}{2}(1 + c)$ entonces

$$\begin{aligned} F(x) \leq F(\bar{x}) &= \bar{x}\left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right) - cR + c\bar{x} \\ &= \bar{x} - \frac{\bar{x}^2}{k} - cR + c\bar{x} \\ &= -\frac{1}{k}\left(\frac{k}{2}(1 + c)\right)^2 - cR + \left(\frac{k}{2}(1 + c)\right)(1 + c) < 0 \end{aligned}$$

si R es lo suficientemente grande.

5.2.1. Puntos de equilibrio e isoclinas de grado cero

Los puntos de equilibrio de un sistema en general son singularidades del campo vectorial para los cuales se cumple que $x'(t) = 0$ y $y'(t) = 0$, lo que quiere decir que en el campo vectorial que determina la dirección de las trayectorias en el espacio fase es nulo en estos puntos y entonces los eigenvalores del polinomio característico asociado al sistema determinan la forma en la que interactúan las trayectorias con el punto de equilibrio.

En este sistema los puntos de equilibrio están dados por las ecuaciones 5.1, igualadas a cero, es decir:

$$x\left(1 - \frac{x}{k} - \frac{my}{1+x}\right) = 0 \quad (5.5)$$

$$\left(-c + \frac{mx}{1+x}\right) = 0 \quad (5.6)$$

Esto indica que los puntos de equilibrio son el punto trivial, $(0,0)$ y el punto semitrivial, $(k,0)$.

Pero observemos qué ocurre en estos puntos, en el caso trivial ambas poblaciones se extinguen debido a que este punto indica que las dos especies se quedaron sin representantes, mientras que en el caso semitrivial la población del depredador es inexistente y como K es la capacidad de carga de la presa, por lo que ante la

ausencia de depredadores la población de la presa crece siguiendo el modelo de Verhulst, por lo que al alcanzar e inclusive rebasar su límite ocasiona que el hábitat ya no sea capaz de mantenerla originando que también se extinga, aún ante la ausencia de depredadores, siendo más estrictos en cuanto a la definición de una interacción depredador-presa, podemos observar que en estos puntos ni siquiera se da una interacción de este tipo, pues en el punto trivial no existe población alguna y en el semitrivial sólo se encuentra la presa, y ante la ausencia del depredador no se puede dar dicha interacción, por lo que es necesario verificar si hay puntos de coexistencia de equilibrio, es decir, donde tanto la población de la presa como la del depredador tengan representantes, garantizando así que se dará una interacción como tal.

Para ver si existen puntos de coexistencia de equilibrio consideraremos el caso donde los factores distintos de x y y en el sistema son positivos, mientras que la derivada es cero, es decir, puntos (\bar{x}, \bar{y}) tal que $\bar{x}, \bar{y} > 0$ y satisfacen las ecuaciones 5.5, que son:

$$1 - \frac{\bar{x}}{k} - \frac{m\bar{y}}{1 + \bar{x}} = 0 \quad (5.7)$$

$$-c + \frac{m\bar{x}}{1 + \bar{x}} = 0 \quad (5.8)$$

Por lo que los puntos de coexistencia de equilibrio se dan cuando $c = \frac{m\bar{x}}{1 + \bar{x}}$ y siguiendo el razonamiento anterior, tenemos que

$$\begin{aligned} \bar{x}\left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right) - \frac{m\bar{x}\bar{y}}{1 + \bar{x}} &= 0 \\ -c\bar{y} + \frac{m\bar{x}\bar{y}}{1 + \bar{x}} &= 0 \end{aligned}$$

entonces

$$\begin{aligned} \left(\bar{x}\left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right)\right) &= \frac{m\bar{x}\bar{y}}{1 + \bar{x}} \\ c\bar{y} &= \frac{m\bar{x}\bar{y}}{1 + \bar{x}} \end{aligned}$$

por transitividad $c\bar{y} = \bar{x}\left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right)$, también se debe de cumplir.

Pero para que esto ocurra $\frac{mk}{1+k} > c$ debido a que:

68CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DEL MODELO DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

- $\frac{mk}{1+k} = c$, en cuyo caso $c\bar{y} = k(1 - \frac{k}{k}) = 0$ pero esto no puede pasar pues $c, \bar{y} > 0$.
- $\frac{mk}{1+k} < c$, en cuyo caso $c\bar{y} < k(1 - \frac{k}{k}) = 0$ pero esto no puede pasar pues $c, \bar{y} > 0$.
- $\frac{mk}{1+k} > c$, en cuyo caso $c\bar{y} > k(1 - \frac{k}{k}) = 0$ que es la única opción pues $c, \bar{y} > 0$.

Hagamos \bar{x} de tal forma que se cumpla lo anterior, para esto hay que ponerlo en términos de c y m , partiendo de c , se tiene que $c = \frac{mc}{c} = \frac{\frac{mc}{m-c}}{\frac{m}{m-c}} = \frac{m(\frac{c}{m-c})}{1 + \frac{c}{m-c}}$ entonces $\bar{x} = \frac{c}{m-c}$

Al hacer la matriz jacobiana J , con respecto al punto de equilibrio $(k, 0)$, donde en las ecuaciones principales sustituimos x por k , obteniendo de esta manera:

$$J = \begin{pmatrix} -1 & -\frac{mk}{1+k} \\ 0 & \frac{mk}{1+k} - c \end{pmatrix}$$

De donde se obtiene el polinomio característico

$$J - I\lambda = \lambda^2 + \lambda(-\frac{mk}{1+k} + c + 1) + (-\frac{mk}{1+k} + c) = 0$$

por lo que $\lambda = \frac{mk}{1+k} - c$, de esta manera $V = (-\frac{mk}{1+k}, 1+k)$ es un vector propio del sistema.

Entonces el conjunto inestable $W(k, 0)$ es tangente a este vector en el punto $(k, 0)$, es decir, es tangente a la línea $y = M(x - k)$ cuya pendiente es:

$$M = -(1 + \lambda)\frac{1+k}{mk}$$

La matriz Jacobiana de (\bar{x}, \bar{y}) es:

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2\frac{\bar{x}}{k} - \frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} & -\frac{m\bar{x}}{1+\bar{x}} \\ \frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} & -c + \frac{m\bar{x}}{1+\bar{x}} \end{pmatrix}$$

Pero como ya se estableció que $c = \frac{m\bar{x}}{1+\bar{x}}$ tenemos que:

$$J = \begin{pmatrix} 1 - 2\frac{\bar{x}}{k} - \frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} & -c \\ \frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} & 0 \end{pmatrix}$$

Cuyo polinomio característico es:

$$J - I\lambda = \lambda^2 - \lambda\left(1 - 2\frac{\bar{x}}{k} - \frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2}\right) + c\frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} \quad (5.9)$$

Esto indica que tiene un determinante positivo el cual únicamente depende de la traza.

$$Tr = 1 - 2\frac{\bar{x}}{k} - \frac{m\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} = 1 - 2\frac{\bar{x}}{k} - \frac{(c(1+\bar{x}))\bar{y}}{(1+\bar{x})^2} = 1 - 2\frac{\bar{x}}{k} - \frac{1}{(1+\bar{x})}\left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right)$$

Si multiplicamos de ambos lados por $1 + \bar{x}$ obtenemos

$$(1 + \bar{x})Tr = \left(1 - 2\frac{\bar{x}}{k}\right)(1 + \bar{x}) - \left(1 - \frac{\bar{x}}{k}\right) = \bar{x} - \frac{\bar{x}}{k} - \frac{2\bar{x}^2}{k} = \frac{2\bar{x}}{k}\left(\frac{k-1}{2} - \bar{x}\right) \quad (5.10)$$

Como k y \bar{x} son valores positivos, $\frac{2\bar{x}}{k}$ siempre tendrá valores positivos, pero falta ver que es lo que ocurre con el factor $(\frac{k-1}{2} - \bar{x})$, en donde consideraremos tres casos:

- Si $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$
- Si $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$
- Si $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$

Como vimos anteriormente, $\bar{x} = \frac{c}{m-c}$, de donde $\frac{c}{m-c} > \frac{k-1}{2}$, por lo cual al despejar obtenemos que $k < \frac{m+c}{m-c}$, por lo que podemos ver al factor k como un parámetro de bifurcación, esto indica que la estabilidad del punto (\bar{x}, \bar{y}) cambia, originando que cuando $k < \frac{m+c}{m-c}$ es una fuente, en caso contrario es un sumidero y si $k = \frac{m+c}{m-c}$ entonces es un punto a partir del cual se forman órbitas cerradas, como veremos a continuación

5.2.2. Bifurcaciones

Anteriormente ya se mencionó que k es un parámetro de bifurcación, y que una bifurcación es el cambio cualitativo que ocurre en las soluciones al cambiar los valores de ciertos parámetros, que en este caso es k , así que observemos que ocurre con el modelo de depredador-presa de Rosenzweig y MacArthur al modificar el valor de k .

Veamos que cuando $x' = 0$ la isoclina de grado cero esta formada por $x = 0$ y la parábola $my = (1 - \frac{x}{k})(1 + x)$, debido a que, $x' = x - \frac{x^2}{k} - \frac{mxy}{1+x} = 0$, de donde $x - \frac{x}{k} = \frac{mxy}{1+x}$, entonces $(1 - \frac{1}{k})(1 + x) = my$. Hay que notar que cuando $x = k$ o $x = -1$ la parábola se anula, es decir, cruza al eje x en estos puntos, y tiene su eje de simetría en $x = \frac{k-1}{2}$.

Por otro lado cuando $y' = 0$ la isoclina de grado cero esta formada por $y = 0$ y la línea vertical $x = \bar{x} = \frac{c}{m-c}$, por lo que (\bar{x}, \bar{y}) cuando la línea $x = \frac{c}{m-c}$ se encuentra del lado derecho de la parábola, éste será un sumidero y en caso contrario una fuente, como se mencionó anteriormente.

La derivada de la isoclina de grado cero en el punto $x = k$ es, $\frac{dy}{dx} = \frac{k+1}{mk}$.

Como el conjunto inestable $W^u(k, 0)$ del punto silla con respecto a la isoclina de grado cero de $x' = 0$ en la parábola que se intersecta con el eje x en el punto silla. mientras que la pendiente de la tangente a $W^u(k, 0)$ es $M = -(1 + \lambda) \frac{1+K}{mk}$. Comparándolo con la derivada de la isoclina de grado cero, ésta tiene una pendiente menor, lo que afirma que la rama de $W^u(k, 0)$ con $y > 0$ se encuentra por encima de la isoclina de grado cero.

Caso 1: $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$

Ya sabemos que en este caso el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) es un punto fuente, ahora veremos qué ocurre con las soluciones más allá de este punto.

Primero recordemos el *Teorema de Poncairé-Bendixson* que establece lo siguiente:

Teorema 1 (Poncairé-Bendixson) *Sea R un subconjunto cerrado y acotado del plano que no contiene puntos fijos; $\frac{dx}{dt} = f(x)$ un campo vectorial continuamente diferenciable en un conjunto abierto contenido en R , con C una trayectoria confinada en R , entonces C es una órbita cerrada, o gira en espiral hacia una órbita cerrada o a un punto fijo cuando $t \rightarrow \infty$.*

En cualquier caso, R contiene una órbita cerrada [17].

Como sabemos que el punto (\bar{x}, \bar{y}) es una fuente inestable y entonces no puede pertenecer a un conjunto límite de cualquier otra solución aparte de sí misma. La inestabilidad múltiple $W^u = W^u(k, 0)$ del punto silla $(k, 0)$, es de gran importancia.

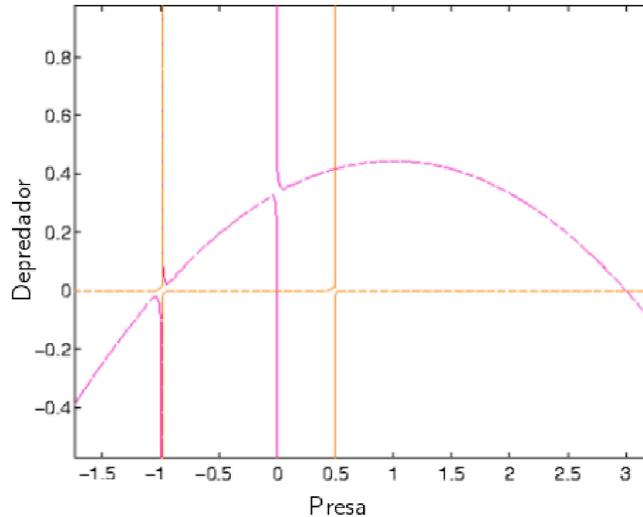


Figura 5.6: Isoclinas de grado cero con $k > \frac{m+c}{m-c}$, es decir, cuando $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1$, en este caso, como se mencionó en la sección anterior el punto donde se intersectan las isoclinas se encuentra a la izquierda de la gráfica.

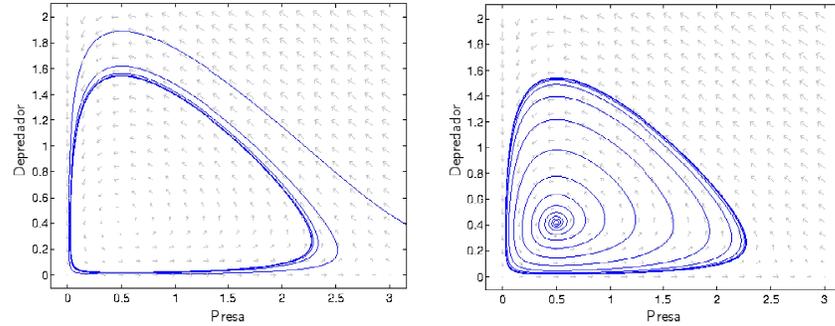
Las isoclinas de grado cero parten a Q en 4 secciones, I , II , III , IV , las que van en orden contrario a las manecillas del reloj.

Aquí el punto silla inestable marca la separación de las secciones, en la sección I y en la sección IV las isoclinas son crecientes, mientras que en las secciones II y III las isoclinas decrecen, las soluciones que parten del punto de intersección entre la parábola y la línea vertical se alejan.

Por lo cual el múltiple inestable W^u cruza la isocлина cero de la presa, después la del depredador, nuevamente cruza la de la presa, para volver a cruzar la del depredador, creando con esto una curva cerrada que divide al plano en dos componentes conexas ajenas, una al interior de la curva, que será R , y otra en el exterior, es decir una curva de Jordan que consiste en esta porción de W^u junto con la porción de la isocлина cero de la presa que la conecta con el punto silla $(k, 0)$ y haciendo que la componente acotada creada por la curva de Jordan sea compacta, positivamente invariante y que su único punto de equilibrio sea (\bar{x}, \bar{y})

72CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DEL MODELO DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

Por el teorema de Poincaré-Bendixson, para cada $p \in \mathbb{R}^2$ diferente a (\bar{x}, \bar{y}) , el conjunto de límites omega de la trayectoria a través de p debe ser una órbita periódica en \mathbb{R} , al igual que las soluciones que parten del punto de equilibrio $(k, 0)$ también se alejan, es decir, en ambos casos convergen al mismo ciclo límite.



(a) Soluciones dentro del ciclo límite (b) Soluciones fuera del ciclo límite

Figura 5.7: Comportamiento general de las soluciones del modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1$, donde se satisface lo establecido por este caso y como se puede observar efectivamente las soluciones tienden al ciclo límite, ya sea que empiecen dentro o fuera de éste, y también cuenta con una espiral inestable, que es el punto de coexistencia de equilibrio

Caso 2: $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$

En este caso el punto (\bar{x}, \bar{y}) es un sumidero, y no se forman órbitas periódicas, más aún toda solución que inicia en Q converge al punto de equilibrio positivo, para ello consideremos el *Criterio de Dulac-Bendixson*

Criterio 1 (Dulac-Bendixson) Dadas tres funciones $f(x,y)$, $g(x,y)$ y $h(x,y)$ con primera derivada parcial continua en un dominio simplemente conexo, $D \in \mathbb{R}^2$ tales que $\frac{\partial(fh)}{\partial x} + \frac{\partial(gh)}{\partial y}$ no es idénticamente cero, y no cambia de signo en D , entonces el sistema

$$\begin{aligned} x' &= f(x,y) \\ y' &= g(x,y) \end{aligned}$$

no tiene órbitas periódicas en D .

Notemos que en este caso sólo tenemos dos funciones, por lo cual $h(x, y) = 1$, lo que nos permite usar el Criterio de Bendixson para destacar la existencia de órbitas periódicas: Sea $\mathbf{f} = (f, g) : D \rightarrow \mathbb{R}^2$ donde D es una región invariante y f es de clase C^1 , es decir, que sus derivadas parciales son continuas, tal que la divergencia de f no es idénticamente cero, $\text{div}(f) := \frac{\partial(f)}{\partial x} + \frac{\partial(g)}{\partial y} \neq 0$, y no cambia de signo en D , entonces el sistema

$$\begin{aligned}x' &= f(x, y) \\y' &= g(x, y)\end{aligned}$$

no tiene órbitas periódicas en D .

Por el teorema de Poincaré-Bendixson, sabemos que para cada p en el primer cuadrante Q abierto, que es donde está definida la ecuación, el conjunto de límites omega de p debe contener un equilibrio, por lo cual si el conjunto de límites de omega contiene el sumidero (\bar{x}, \bar{y}) , entonces no puede contener ningún otro punto.

Por otro lado si el conjunto de límites omega no contiene al sumidero (\bar{x}, \bar{y}) , esto indica que contiene el punto silla $(k, 0)$ y ningún otro equilibrio.

En caso de que el límites omega de las trayectorias sea el punto silla, o el punto silla junto con un conjunto no vacío de trayectorias homocíclicas, cada uno de cuyos conjuntos de límites alfa y omega es el punto silla. El conjunto de límites omega no puede ser el punto silla, pues de ser así pertenecería al colector estable de $(k, 0)$ que es el eje x . El conjunto de límites omega no puede contener una órbita homocíclica cuyo conjunto de límites alfa y omega es el punto silla de dicha órbita, el junto con el punto silla, constituye una curva de Jordan cerrada, es decir una curva cerrada simple del plano que lo divide en dos componentes conexas ajenas que tienen a dicha curva como frontera común. Una de estas componentes se encuentra dentro del interior de la curva, por lo cual está acotada, la otra componente se localiza en el exterior de la curva, lo que origina que no se encuentre acotada, lo cual no es permitido en el criterio de Dulac.

Por lo tanto, tenemos que el conjunto de límites omega de cada punto p en el primer cuadrante abierto Q debe ser (\bar{x}, \bar{y}) .

Para ver si existen puntos de coexistencia de equilibrio, es decir, aquellos en los que la suma sea cero, pero ninguno de las poblaciones sea nula, consideraremos lo siguiente:

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial x}g(x, y) + \frac{\partial}{\partial y}g(x, y) &= y^{\alpha-1} \left(\frac{k-1}{k} - \frac{2x}{k} + \alpha \left(-c \frac{1+x}{x} + m \right) \right) \\ &= y^{\alpha-1} \left(\frac{2x}{k} \left(\frac{k-1}{2} - x \right) + \alpha(m-c)(x-\bar{x}) \right)\end{aligned}$$

74CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DEL MODELO DE ROSENZWEIG Y MACARTHUR

El término cuadrático entre paréntesis tiene su valor máximo en el punto

$$x = x^* = \frac{k-1}{4} + \frac{\alpha k(m-c)}{4}$$

Si se toma a $\alpha > 0$ de tal manera que $k-1 < x^* < \bar{x}$, por lo cual ambos términos entre paréntesis son negativos, haciendo que el valor máximo sea negativo.

En consecuencia, $\frac{\partial}{\partial x}g(x,y) + \frac{\partial}{\partial y}g(x,y) < 0$ para puntos en Q con $x > 0$ y, según el criterio de Dulac, no puede haber órbita periódica o bucle homocíclico. en esta región.

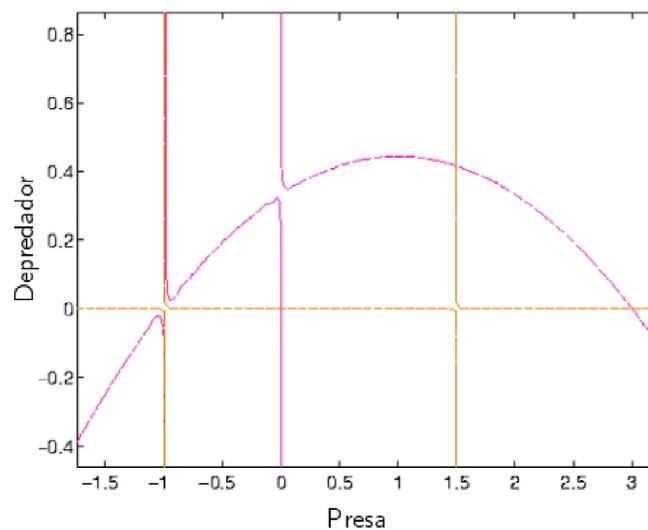


Figura 5.8: Isoclinas de grado cero con $k < \frac{m+c}{m-c}$, es decir, cuando $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1.8$, en este caso la intersección de las isoclinas se encuentra al lado derecho de la parábola

Por otro lado al considerar que tiene un punto de equilibrio, es importante saber qué ocurre con él, en este caso, al considerar el punto (\bar{x}, \bar{y}) , correspondiente a la coexistencia de equilibrio, como lo único que afecta es el valor de la traza, debido a que el determinante es positivo en cualquier caso, podemos notar que se trata de un sumidero, es decir, sin importar las condiciones iniciales, el proceso de la interacción ocasionará que en algún momento la densidad poblacional de las especie llegue a él.

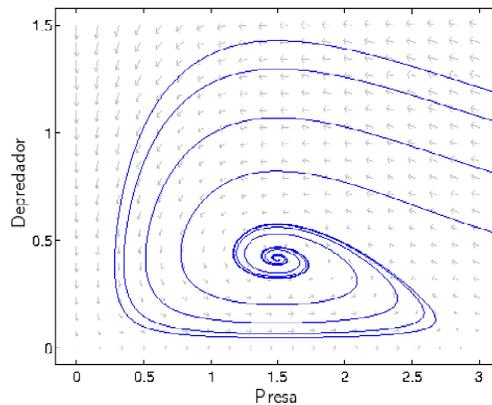


Figura 5.9: Comportamiento general de las soluciones del modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur, con $k = 3$, $m = 3$, $c = 1.8$, donde se satisface lo establecido por este caso y como se puede observar, efectivamente las soluciones tienden al punto de equilibrio que se encuentra en $(1.5, 0.416)$.

Caso 3: $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$

En este caso sólo hay que observar que se forman centros que tienen como referencia el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) debido a que el determinante es positivo 5.9, mientras que traza es cero, entonces por lo que definimos en el segundo capítulo sabemos que cuando se presentan estas condiciones se forman centros.

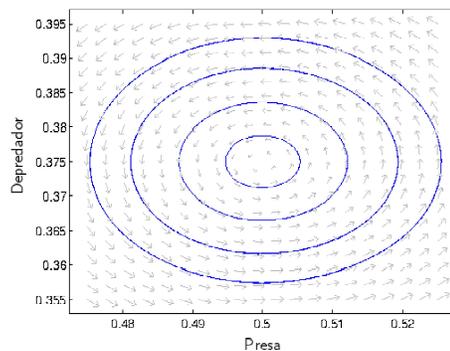


Figura 5.10: Centros como soluciones, con $k = 2$, $m = 3$, $c = 1$, donde el punto de equilibrio se encuentra en $(0.5, 0.375)$.

5.3. Resultados

Basándonos en el análisis del sistema que se acaba de realizar podemos establecer lo siguiente:

Teorema 2 *El comportamiento del modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur*

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x\left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{mxy}{1+x} \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + \frac{mxy}{1+x}.\end{aligned}$$

cambia dependiendo del valor que se le asigne al parámetro k y la relación que este tenga con el valor de \bar{x} , el cual depende directamente de los parámetros m y c , pues $\bar{x} = \frac{c}{m-c}$, de donde los posibles comportamientos son:

- *Si $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$ el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) es un punto fuente, y las soluciones tienden un ciclo límite tanto si parten de el punto de equilibrio, o si provienen de fuera del ciclo, es decir, se tiene un ciclo estable.*
- *Si $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$ el punto (\bar{x}, \bar{y}) es un sumidero, al cual convergen todas las posibles soluciones, ya que no se forman órbitas periódicas.*
- *Si $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$ las soluciones forman órbitas cerradas, centros, que tienen como origen el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) .*

5.4. Reproducción de resultados

Una vez que ya se realizó el análisis del sistema, que se conocen sus puntos de equilibrio, isoclinas de grado cero, entre otros factores, es conveniente verificar que las respuestas obtenidas mediante el estudio del modelo sean correctas, para ello variaremos los parámetros en el modelo de Rosenzweig-MacArthur, para ver el comportamiento de cada uno de ellos. Para realizar este proceso nos apoyaremos del programa pplane.

5.4.1. Simulaciones numéricas

La simulación numérica es una herramienta eficaz en el estudio de dinámicas correspondientes a las áreas de física, ingeniería, economía, biología, entre otras, que emplean ecuaciones no lineales que no pueden ser reproducidas en el laboratorio, ya que son de gran utilidad para la determinación de soluciones y la predicción del comportamiento de las mismas, sin recurrir a la experimentación. Una simulación numérica consiste en la representación gráfica de aproximaciones de las curvas solución de un modelo matemático.

Volviendo al modelo de Rosenzweig-MacArthur, que esta expresado de la siguiente manera:

$$\frac{dx}{dt} = x\left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{mxy}{1+x} \quad (5.11)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + \frac{mxy}{1+x} \quad (5.12)$$

De donde los parámetros a variar son:

- m es la tasa de producción de depredadores por presa consumida entre la tasa de crecimiento de la población de presas por unidad de tiempo.
- k es la densidad máxima de la presa por la tasa de las unidades de área de búsqueda de presas, por unidad de tiempo, por el tiempo que el depredador emplea en realizar otras actividades.
- c es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de las presas por unidad de tiempo.

Partiremos de los siguientes valores que empleamos anteriormente para ejemplificar el **caso 1**, es decir, los siguientes valores.

- $m = 3$
- $k = 3$
- $c = 1$

Parámetro k

Como ya mencionamos se trata de la densidad máxima de la presa por la tasa de las unidades de área de búsqueda de presas, por unidad de tiempo, por el tiempo que el depredador emplea en realizar otras actividades, sin embargo esto suena un poco confuso, lo que este parámetro representa es la densidad de presas que existen en el área que el depredador pueda cubrir antes de saciar sus apetito, pues cuando este ha sido cubierto él es libre de realizar diversas actividades ajenas a la cacería, entonces, si la cantidad de presas es abundante el depredador no empleará demasiado tiempo en encontrar la cantidad de presas suficientes para quedar satisfecho, por el contrario si la densidad es escasa, el depredador recorrerá grandes distancias para poder alimentarse, usando así la mayor parte de su tiempo en buscar alimento.

- $k = 1$

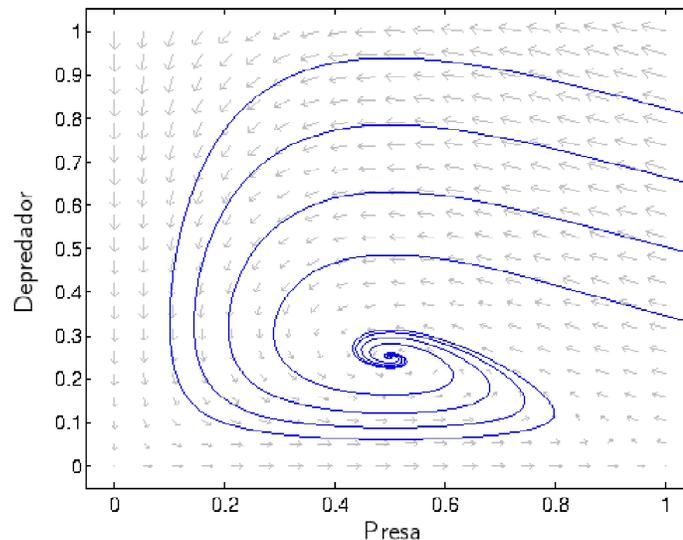


Figura 5.11: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro k , cuando $k = 1$

Como podemos ver en este caso las soluciones tienden al punto de equilibrio, cuyos valores son positivos, esto indica que al variar este parámetro y dejar fijos los otros se llega al *Caso 2*: $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$, que ya fue explicado, lo que es equivalente a decir que sean cuales sean las condiciones iniciales,

tanto la densidad de presas como de depredadores tienden a llegar a la densidad que establece el punto de equilibrio positivo (\bar{x}, \bar{y}) respectivamente.

Comprobemos que los parámetros satisfacen las condiciones del caso 2.

Sean

- $m = 3$
- $k = 1$
- $c = 1$

entonces tenemos que verificar que: $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$.

Tenemos que $\bar{x} = \frac{1}{2}$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{1-1}{2} = 0$ lo cual satisface el caso 2.

■ $k = 2$

Iniciemos sin verificar cual es la relación que existe entre los parámetros, y basémonos solamente en el comportamiento de la gráfica 5.15 para establecer a que caso corresponde, aquí podemos observar que existe un ciclo límite, para el cual vemos que las soluciones que tienen como valores iniciales aquéllos que se encuentran fuera de éste se acercan a él, por lo que podría parecer que se trata de una interacción cuyos parámetros satisfacen la condición establecida en el caso 1: $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$, por otro lado las soluciones cuyas condiciones iniciales se encuentran dentro de él forman otros ciclos, es decir, no se acercan siquiera al ciclo límite, pero tampoco al punto de equilibrio, esto indica que los parámetros satisfacen *caso 3*: $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$, es decir, más que un punto de equilibrio dependiendo de las condiciones iniciales estos forman un centro, en el cual la interacción se queda dando vueltas.

Ahora veamos que efectivamente los parámetros en esta ocasión satisfacen las condiciones del caso 3, es decir, que: $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$.

Sean

- $m = 3$
- $k = 2$
- $c = 1$

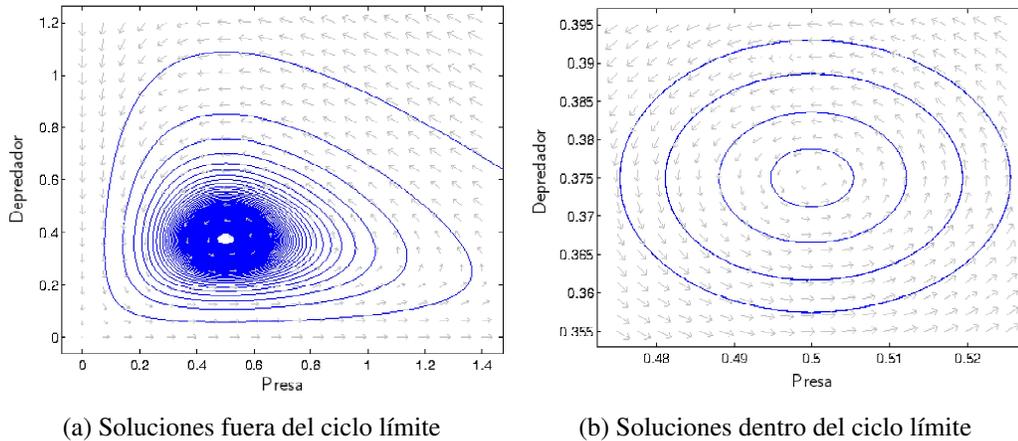


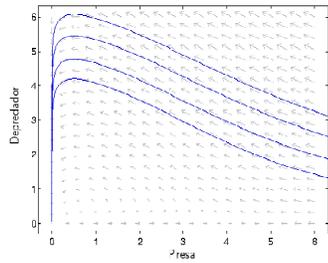
Figura 5.12: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro k , tomando $k = 2$

Sabemos que $\bar{x} = \frac{c}{m-c}$, de donde se sigue que $\bar{x} = \frac{1}{3-1} = \frac{1}{2}$, por otro lado $\frac{k-1}{2} = \frac{2-1}{2} = \frac{1}{2}$ lo cual satisface el caso 3.

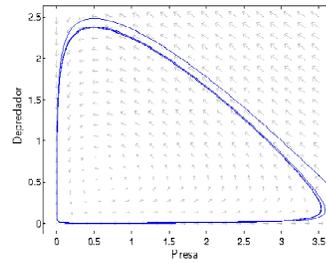
■ $k = 4$

Aquí ocurren tres cosas: como podemos ver se forma un ciclo límite, por lo cual los parámetros deben de satisfacer ya sea el caso 1 o el caso 3, veamos que aquellas condiciones iniciales que se encuentran fuera y lo suficientemente alejadas del ciclo límite, no tienden al ciclo límite, sino al punto de equilibrio trivial, que es el $(0,0)$, es decir, que bajo estos parámetros algunas de las condiciones iniciales podrían llevar a ambas especies a la extinción, y de acuerdo a la gráfica 5.13 la primera a la que le ocurriría esto sería a las presas, y como consecuencia ante la falta de alimento posteriormente a los depredadores.

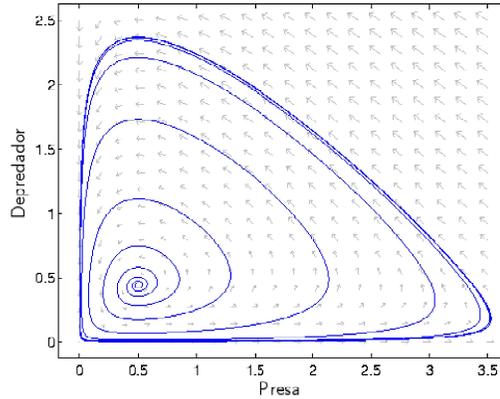
Por otro lado cuando las condiciones iniciales son cercanas al ciclo límite y se encuentran fuera de él, el comportamiento será el esperado tanto para el caso 1, que es que en algún momento llegarán a dicho ciclo, por lo que para establecer a qué caso pertenecen es necesario ver qué ocurre con las condiciones iniciales que se encuentran dentro del ciclo límite, y cómo vemos estas parten del punto fuente, para llegar a la órbita, lo que indica que efectivamente los parámetros satisfacen las condiciones del caso 1.



(a) Soluciones fuera de la órbita cerrada que tienden al punto de equilibrio trivial



(b) Soluciones fuera de la órbita cerrada que tienden a ella



(c) Soluciones dentro de la órbita cerrada

Figura 5.13: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro k , tomando $k = 4$

Ahora veamos que efectivamente los parámetros establecidos satisfacen las condiciones del caso 1.

Sean

- $m = 3$
- $k = 4$
- $c = 1$

entonces tenemos que verificar que: $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$.

Tenemos que $\bar{x} = \frac{1}{2}$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{4-1}{2} = \frac{3}{2}$ lo cual satisface el caso 1.

Parámetro m

Representa la tasa de producción de depredadores por presa consumida entre la tasa de crecimiento de la población de presas, es decir, cómo afecta al crecimiento de la población de de la presa el consumo por parte del depredador, la cual es una parte de suma importancia, pues si la depredación llega a sobrepasar la capacidad de la presa para reproducirse y así mantener a su población, la tasa de crecimiento de la presa no alcanzaría para lograr preservar su especie.

- $m = 1.9$

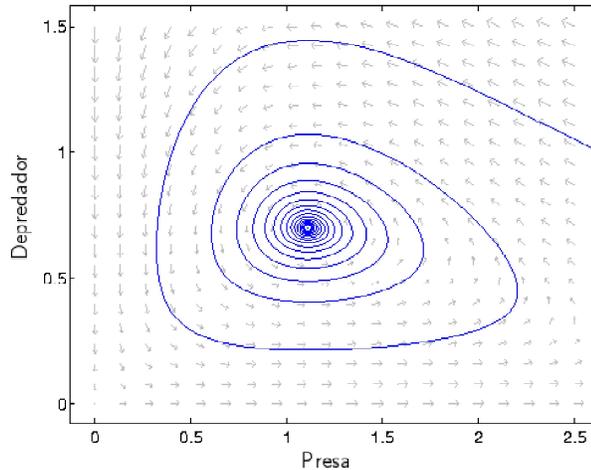


Figura 5.14: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro m , cuando $m = 1.9$

Como podemos ver en este caso las soluciones tienden al punto de equilibrio, esto se debe a que al variar este parámetro y dejar fijos los otros se llega al caso 2.

Sean

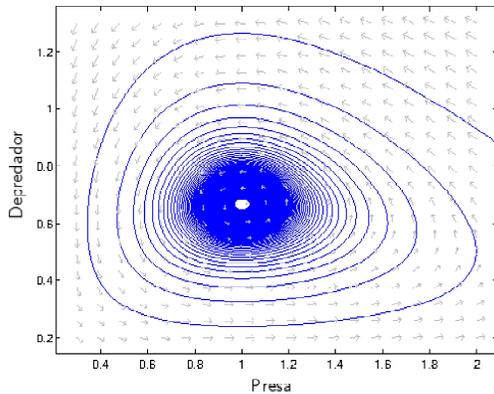
- $m = 1.9$
- $k = 3$
- $c = 1$

entonces tenemos que verificar que: $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$.

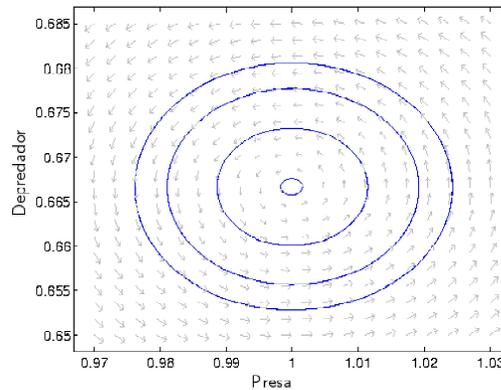
Tenemos que $\bar{x} = \frac{1}{\frac{19}{10} - 1} = \frac{1}{\frac{9}{10}} = \frac{10}{9}$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{3-1}{2} = 1$, entonces

$1 + \frac{1}{9} > 1$ lo que propone el caso 2.

■ $m = 2$



(a) Soluciones fuera del ciclo límite



(b) Soluciones dentro del ciclo límite

Figura 5.15: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro m , tomando $m = 2$

Veamos que cuando las soluciones que tienen valores iniciales que se encuentran fuera del ciclo límite, se acercan a él, pero las que se encuentran dentro de él forman otros ciclos, por lo cual no se acercan siquiera al ciclo límite, esto indica que se trata del caso 3.

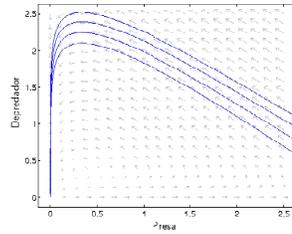
Sean

- $m = 2$
- $k = 3$
- $c = 1$

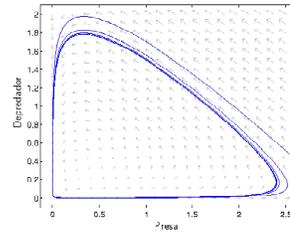
entonces tenemos que verificar que: $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$.

Tenemos que $\bar{x} = 1$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{3-1}{2} = 1$ cumpliendo así lo establecido en el caso 3.

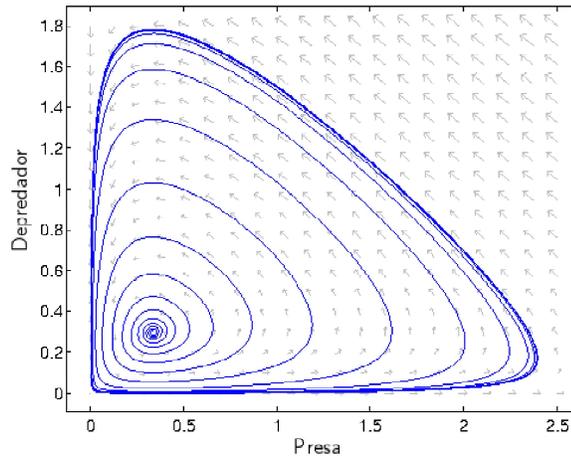
■ $m = 4$



(a) Soluciones fuera de la órbita cerrada que tienden al punto de equilibrio trivial



(b) Soluciones fuera de la órbita cerrada que tienden a ella



(c) Soluciones dentro de la órbita cerrada

Figura 5.16: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro m , tomando $m = 4$

Aquí ocurren tres cosas: si las condiciones iniciales se encuentran fuera y lo suficientemente alejadas del ciclo límite, éstas no tienden al ciclo límite, sino al punto de equilibrio trivial, que es el $(0,0)$, es decir, que ambas especies llegan a la extinción, siendo la presa la primera en perecer, ya que la gráfica 5.16 muestra que las soluciones comienzan a tender al eje y , lo que

biológicamente equivale a que el consumo por parte del depredador supera la capacidad de reproducción de la presa, por lo cual se extingue y ante su ausencia el depredador se queda sin alimento, por lo cual también muere.

Por otro lado, cuando las condiciones iniciales son cercanas al ciclo límite, tanto por fuera como por dentro, el comportamiento será el esperado, cuando están por fuera comenzarán a acercarse al ciclo límite, hasta que en algún momento llegarán a dicha órbita, de igual manera para las condiciones iniciales que se encuentran dentro de él, pues éstas parten del punto fuente, para llegar a la órbita, formando parte del caso 1.

Sean

- $m = 4$
- $k = 3$
- $c = 1$

entonces tenemos que verificar que: $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$.

Sustituyendo los valores de los parámetros en ambos lados de la desigualdad tenemos que $\bar{x} = \frac{1}{4-1} = \frac{1}{3}$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{3-1}{2} = 1$ cumpliendo así lo establecido en el caso 1, es decir, $\frac{1}{3} < 1$.

Parámetro c

Tasa de mortalidad de los depredadores ante la ausencia de las presas, es evidente que si el depredador no consigue alimentarse en algún momento, esto ocasionará su muerte, sin importar otros factores, como son, edad, sexo...

- $c = 1.5$

Observemos que las soluciones que tienen valores iniciales que se encuentran fuera del ciclo límite, se acercan a él, como lo establece el caso 1, pero las que se encuentran dentro de él forman otros ciclos, que es lo que ocurre en el caso 3, por lo cual no se acercan siquiera al ciclo límite, pero tampoco al punto de equilibrio.

Veamos que ocurre con los parámetros:

Sean

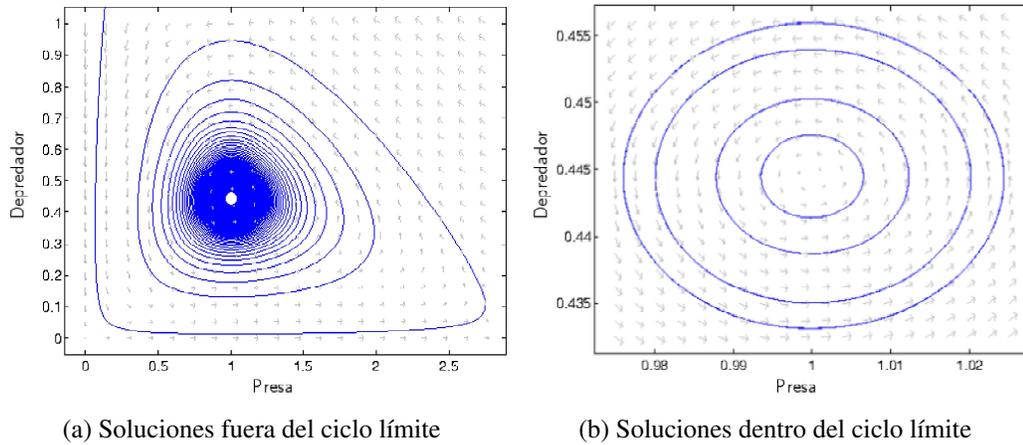


Figura 5.17: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro c , tomando $c = 1.5$

- $m = 3$
- $k = 3$
- $c = 1.5$

Tenemos que $\bar{x} = \frac{\frac{3}{2}}{3 - \frac{2}{2}} = 1$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{3-1}{2} = 1$, es decir, $\bar{x} = \frac{k-1}{2}$ efectivamente es el caso 3.

■ $c = 2$

Aquí las soluciones tienden al punto de equilibrio y es el único comportamiento que se da, por lo cual se debe tratar del caso 2.

Sean

- $m = 3$
- $k = 3$
- $c = 2$

Tenemos que $\bar{x} = \frac{2}{3-2} = 2$, y que $\frac{k-1}{2} = \frac{3-1}{2} = 1$, que efectivamente cumple con el caso 2, pues $\bar{x} > \frac{k-1}{2}$

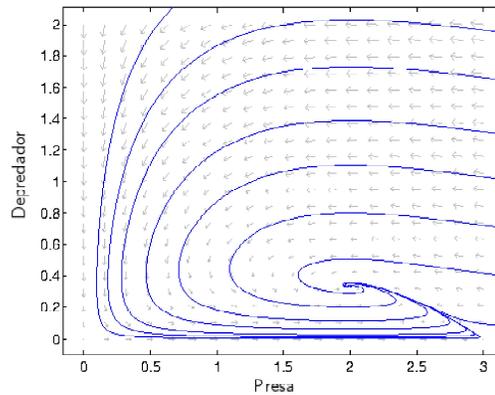


Figura 5.18: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro c , con $c = 2$

■ $c = 1$

Volviendo al ejemplo inicial, debido a que, a pesar de que ya se había presentado su gráfica, no se realizó un análisis sobre qué condiciones cumplen los parámetros en este caso. Como ya hemos visto, parece cumplir con todo lo establecido por el caso 1, y al igual que en los ejemplos anteriores, donde se presentó este caso, existe una parte en la que las soluciones tienden al punto de equilibrio trivial, mientras que las demás tienden al ciclo límite, sin importar si se encuentran dentro o fuera de él, por lo que es momento de verificarlo.

Sean

- $m = 3$
- $k = 3$
- $c = 1$

Tenemos que $\bar{x} = \frac{1}{3-1} = \frac{1}{2}$, y $\frac{k-1}{2} = \frac{3-1}{2} = 1$, por lo cual, $\bar{x} < \frac{k-1}{2}$, justo el caso 1.

Como se pudo apreciar todo lo que establece la sección anterior se cumple, si bien se mencionó que el parámetro de bifurcación es k y lo que importa para que el comportamiento de las soluciones cambie es el cambio de dicho parámetro

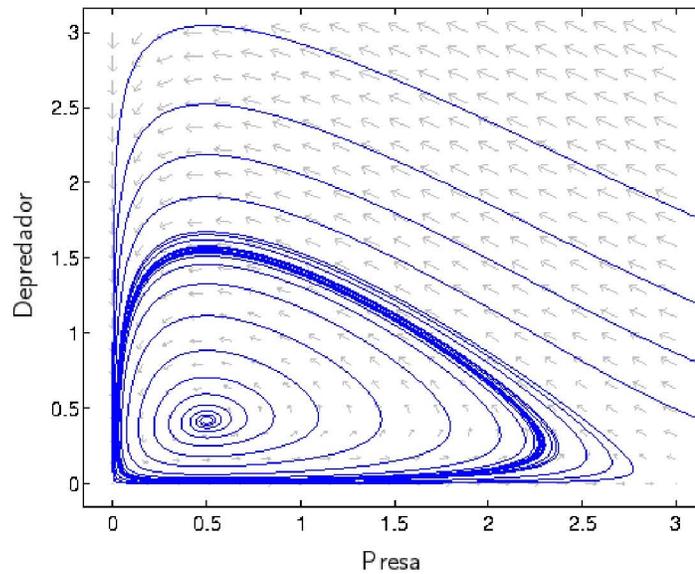


Figura 5.19: Comportamiento general de las soluciones mediante la variación del parámetro c , cuando $c = 1$

y aunque en esta ocasión se variaron cada uno de los parámetros del sistema, k influye en la relación que guarda con cada una de ellos al variarlos, pues es lo que le daba sentido a las desigualdades o igualdades en su caso y éstas, a su vez, lo que originaba cada uno de los comportamientos.

Capítulo 6

Conclusiones

El objetivo principal de este trabajo es exponer el modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur desde su origen, para lo cual se da una breve pero clara explicación sobre el contenido del artículo original, haciendo posteriormente un análisis del modelo con base en el artículo escrito por Hal L. Smith de la Universidad Estatal de Arizona, que fue el que dio origen a este trabajo, pero más aún, también se explica en qué consiste la interacción depredador-presa y en qué se diferencia de las demás interacciones, así como un poco de la historia de Rosenzweig y MacArthur.

El primer capítulo se establece cada una de las interacciones que existen entre poblaciones o al menos de las más conocidas, intentando ser lo más explícita sobre en qué consiste cada una, debido a que al momento de investigarlas me percaté de que para algunas de ellas existen diversas definiciones y que muchas veces en lugar de enriquecerlas las hace formar parte de otra interacción, tomándola como una variación o, caso contrario, la definición es tan ambigua que termina absorbiendo a otras. Para lograr esto me basé principalmente en las diferencias que existen entre ellas y que sólo en algunos textos los expresan, pero a mi parecer es importante conocer en qué consiste cada interacción no únicamente para poder reconocerla, sino para saber cuál es su función en la naturaleza, pues algunas de ellas contribuyen a la evolución de las especies, a su extinción, o a su supervivencia, entre otras cosas.

Si bien la finalidad de este capítulo es entender en qué consiste la interacción depredador-presa y cuáles son sus diferencias con las demás, mientras leía para este capítulo me pareció interesante que una de las interacciones sobre las que hay más información es el canibalismo, siendo que muy pocas veces se habla de él, pues a pesar de ser una interacción natural, en la sociedad es considerada en cierta

forma tabú, sin embargo hay una gran variedad de artículos tanto biológicos como psicológicos que intentan explicar este comportamiento.

El leer sobre la historia del principio de exclusión competitiva fue muy interesante, pues en la carrera sólo lo definen, pero el entender en qué se basaron tanto G.F. Gause, E.G. Hutchinson y R. H. MacArthur, para establecerlo y fundamentarlo, pues me hizo pensar en cuántos avances se han realizado intentando demostrar lo contrario, y lo importante que es la interdisciplina, pues si bien en las asignaturas por separado se pueden realizar grandes cosas, en el momento en que los conocimientos sobre alguna de ellas apoyan a otra crea cosas interesantes, por lo cuál debería de considerarse la opción de impartir materias con un temario interdisciplinario con más frecuencia, y en la mayoría de los niveles educativos, pues al ver las asignaturas por separado, sin notar esas colaboraciones que existen entre ellas crea cierta apatía hacia algunas materias, sin dejar ver los posibles avances que se pueden realizar si se realiza trabajo interdisciplinario.

En el transcurso de la realización de este trabajo hubo cosas que parecían ser muy obvias, ya que son conceptos y procedimientos que se realizan constantemente a lo largo de la carrera, pero durante el proceso resultaron no ser tan obvios, pues en ocasiones hasta la definición parecía no estar tan clara, por lo cual el segundo capítulo trata sobre algunos conceptos preliminares de sistemas dinámicos, para comprender mejor el trabajo.

El tercer capítulo presenta a algunos de los modelos que se han realizado a lo largo de la historia para comprender el comportamiento de esta interacción, considerando diversos factores, lo interesante aquí es que, si bien podemos ver cada modelo como un tipo de evolución del modelo diseñado por Lotka y Volterra, es impresionante el ver cómo cada uno de ellos está diseñado para ciertas poblaciones, tal es el caso del modelo de intercambio de roles pues en la mayoría de las interacciones depredador-presa, el depredador únicamente juega ese rol, al igual que la presa, que sólo es presa, claro en su interacción con este depredador en específico, pues puede ser depredador de alguna otra especie, pero lo que este modelo presenta es que la presa puede convertirse en depredador de su depredador y viceversa, por lo que este modelo no se puede aplicar a cualquiera dos poblaciones que presenten esta interacción.

En cuanto a los modelos con densodependencia, su aplicación depende del comportamiento del depredador ante la densidad de la presa, es decir, de la respuesta funcional que considere cada uno, para su realización, sin embargo para comprender estos modelos es fundamental entender el concepto de densodependencia y sus componentes, que debo confesar fue una de los temas que más llamó mi atención durante la carrera, pues me resulta fascinante cuántos factores influ-

yen para que una población pueda mantener una densidad semi constante, ya que no se trata sólo de uno nace uno muere, sino de cómo va cambiando la tasa de natalidad y de mortalidad a lo largo de este proceso y qué eventos interfieren en cada una de ellas, y esto para solamente una población, por lo cual para una interacción depredador presa se volvió algo aún más interesante, pues ya depende de la tasa de natalidad y de mortalidad de dos especies que se encuentran relacionadas, por esta razón es que parte de este trabajo presenta las definiciones principales para entender en que consiste la densodependencia, así como la historia de la creación de dicho concepto y sus variantes.

Si consideramos lo visto en la interacción de competencia, principalmente lo referente al principio de exclusión competitiva y las consecuencias de la competencia intraespecífica, con la competencia *contest* y *scramble* que forman parte de los factores que influyen en la densodependencia, se puede ver la estrecha relación que existe entre esta competencia y la densodependencia, y es así como a partir de estas definiciones, se llega al modelo de Rosenzweig-MacArthur.

Como se puede notar, además de comprender cada uno de los conceptos que forman parte del modelo depredador-presa de Rosenzweig-MacArthur, también se ha mencionado parte de la historia de estos conceptos, por lo que así como es importante la historia de estos conceptos, también lo es la historia de los creadores de este modelo, de los cuales Robert Helmer MacArthur a pesar de haber muerto a temprana edad tuvo una vida muy productiva, pues tuvo incursión en muchos ámbitos, y colaboró con diversos investigadores, además de haber sido él, quien en su tesis doctoral, contribuyó a fundamentar el principio de exclusión competitiva, pues fue él quien observó que para que se dé la coexistencia de competidores, estos deben de tener ciertas diferencias en su nicho, es decir, que en los competidores totales, que son aquéllos que comparten el nicho completamente son en los que se puede aplicar este principio, pues son las ligeras diferencias en los nichos las que benefician la coexistencia.

Así como el modelo de Lotka, el modelo de Rosenzweig y MacArthur, a partir de su creación ha sido empleado para diversos fines, en algunos de ellos inclusive se le han realizado modificaciones, para que se adapte mejor al fenómeno que se está estudiando, debido a que en cada modificación se consideran nuevos parámetros, y en cierta forma es un modelo nuevo, no únicamente renovado, lo que hace notar que existen muchas posibilidades para utilizar una herramienta matemática o, viéndolo de otra forma se puede ver como un tipo de árbol genealógico, que partiría del modelo de Malthus, posteriormente Verhulst, Lotka-Volterra, desprendiéndose de él los modelos: intercambio de roles, densodependencia, y a su vez de éste el modelo de Leslie y el modelo de Rosenzweig-MacArthur, llegando a las

variaciones del modelo de Rosenzweig-MacArthur, entre las cuales se encuentran: Pérdida de hábitat, formación de patrones espacio temporales en interacciones no locales y por último el modelo que considera el doble efecto de Allee sobre la presa, siendo cada uno de ellos de gran importancia y mostrando que a partir de cada modelo se pueden crear nuevos, si se realizan las consideraciones correctas, para que este funcione.

El motivo para crear nuevos modelos no es porque los anteriores no funcionen, si no que el fenómeno que se desea estudiar necesita datos más precisos y los modelos existentes no logran obtenerlos, por lo que es necesario crear un modelo que se adapte mejor a la situación, ya que siempre hay que tener en cuenta que el modelo no será igual a la realidad, pues esto resultaría imposible, debido a la cantidad de parámetros que se tendrían que considerar, por lo que al elaborar un modelo hay que tener claro que es lo que se desea saber, para establecer que parámetros serán considerados, y así poder obtener los datos deseados.

En el caso del modelo de Rosenzweig-MacArthur se consideran, especies con rol fijo, es decir, que únicamente es presa o depredador, lo que lo hace diferente del modelo de intercambio de roles, además de tomar en cuenta la capacidad de carga, lo que lo hace un modelo con densodependencia, diferenciándolo del modelo de Lotka-Volterra, por otro lado mientras que el modelo de Leslie-Gower presenta una respuesta funcional tipo I, Rosenzweig y MacArthur emplean una respuesta funcional de tipo II, ya que consideran que el depredador que utiliza menos tiempo para cazar, cuando hay más presas. En este caso se tomaron como base los modelos de Lotka-Volterra, Verhulst y el modelo clásico depredador-presa con densodependencia, para establecer el comportamiento que iba a surgir en la interacción al modificar la relación que existe entre los parámetros.

Una vez que se han presentado los conceptos necesarios para entender las bases del modelo, cómo fue que surgieron y qué se está haciendo con dicho modelo actualmente, en el quinto capítulo se exponen las observaciones que realizaron Rosenzweig y MacArthur en el artículo "*Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions*", en el cual consideran a la densidad de la presa como el eje x y al eje y como la del depredador, para de esta manera establecer qué tipo de relación existe entre el comportamiento de la densidad de la presa y del depredador cuando estos interactúan, logrando de esta manera trazar la isoclima cero tanto de la presa, como del depredador, las cuales son una parábola y una línea casi paralela al eje y , respectivamente. Al considerar la interacción entre las dos curvas se puede dividir la gráfica en cuatro secciones y con base en el comportamiento de las densidades en cada una de ellas se estima el comportamiento general de las órbitas y el tipo de equilibrios que se presentan.

Al realizar un análisis del sistema, se encontró que inicialmente este sistema sólo tenía como puntos de equilibrio al trivial, $(0,0)$ y al semi-trivial $(k,0)$, sin embargo tiene un punto de coexistencia de equilibrio, (\bar{x},\bar{y}) , que es aquel en donde se cruzan las isoclinas de grado cero, y dependiendo de las condiciones del parámetro k y su relación con los otros parámetros, que influyen en el punto (\bar{x},\bar{y}) , es lo que define el comportamiento de la interacción arrojando nuevamente tres casos: un sumidero, un punto fuente y centros, que es lo mismo que establece, Rosenzweig y MacArthur en su artículo.

Si bien el trabajo trata sobre como influya la variación de los parámetros en el comportamiento del modelo, hay que notar que no basta con la modificación de un parámetro, para que el comportamiento cambie totalmente, sino que hay que cambiar la relación que existe entre los parámetros, pues es ésta la que realmente influye para que se de un cambio considerable en comportamiento del sistema, ya que si solo se cambia el valor de un parámetro, sin afectar a la relación que guarda con los otros, el comportamiento no se altera significativamente.

El análisis permite conocer más cosas sobre el funcionamiento del sistema pues en el caso de la fuente al cual se le llamo caso 1, no sólo son órbitas que salen a partir de este punto, sino que conforme van alejándose del punto de equilibrio forman un ciclo límite y que es lo que posteriormente se observó en las simulaciones numéricas, lo interesante de esta parte además de comprobar de cierta manera que todo el análisis anterior es correcto fue observar cómo el comportamiento de la interacción si va más allá de lo esperado dados los resultados del análisis, pues si bien en el caso 2 todas las soluciones tienden al punto de equilibrio, en el caso 1 comienzan a suceder más cosas, efectivamente todas las órbitas que salen del punto de equilibrio tienden al un ciclo límite pero, como es posible observar en las gráficas, algunas soluciones que se encuentran fuera del ciclo límite también tienden a él, y las otras al punto de equilibrio trivial, lo cual es entendible, pues al recordar lo expuesto sobre densodependencia, se dijo que las poblaciones tienden a regresar a su estabilidad y podemos ver al ciclo límite como esta estabilidad, pues hablamos de dos poblaciones, no sólo de una que fue para la que definimos estabilidad, donde se trataba de la capacidad de carga, y justo al considerar la capacidad de carga, al volver a considerar a las especies por separado, si los depredadores sobrepasan la capacidad de carga, logrando eliminar a la presa, al quedarse sin alimento ellos también perecerán, es decir, llegarán al punto de equilibrio trivial, de igual forma en el caso 2 todas las soluciones tienden al punto de equilibrio, sin embargo en el caso 3 ocurre que el comportamiento de centros es un comportamiento en cierta forma local, pues conforme las soluciones se van alejando del punto de equilibrio, los ciclos comienzan a desaparecer y ocu-

rre lo mismo que en el caso 1, que las soluciones comienzan a tender a un ciclo límite, pero solamente de afuera hacia adentro, pues dentro de este ciclo límite es donde se encuentran los centros, razón por la cual sabemos que las condiciones iniciales también juegan un papel muy importante en este sistema.

Bibliografía

- [1] Altesor H. Alice I., Un modelo con densodependencia para poblaciones estructuradas, 1989, pp. 16.
- [2] Banerjee Malay, Volpert V., 2017, Ecological Complexity, 30, pp. 2-10.
- [3] Barkai A. y McQuaid C., 1988, Predador-Prey role reversal in a marine benthic ecosystem. Science, 242, 62-64.
- [4] Begon, M.; Harper, J. L.; Townsend, C. R., 1996, Ecology: Individuals, populations and communities Blackwell Science.
- [5] Blanchard P., Devaney R. L., Hall G. R, Ecuaciones diferenciales, Boston University, 1998, pp.621-625.
- [6] Braun, Ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones, pp. 437 - 438.
- [7] Begon, M., Townsend, C., Harper, J., 1996, Ecology: Individuals, populations and communities (tercera edición). Blackwell Science, London
- [8] Cavalier-Smith, T., 1993, Kingdom protozoa and its 18 phyla. Microbiol. Mol. Biol. Rev. December 1993 vol. 57 no. 4 953-994
- [9] Codron, J. C. G., Codron, J. C. G., 2011, August 25, Las interacciones biológicas
- [10] Eisenberg R.M., 1966, The Regulation of Density in a Natural Population of the Pond Snail, *Lymnaea Elodes*, Ecology Vol. 47, pp. 889-906.
- [11] Enciclopedia TRECCANI.
- [12] Douglas, Angela E., 2010, The symbiotic habit. New Jersey: Princeton University Press. ISBN 978-0-691-11341-8

- [13] Hardin, G., 1960, The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131, 1292-1297.
- [14] Harper, Douglas. "commensalism". Online Etymology Dictionary.
- [15] Holling CS, 1959, Some characteristics of simple types of predation and parasitism.
- [16] Richard Hollingham, 2004, "Natural born cannibals", *New Scientist*: 30.
- [17] Jordan, Dominic William y Smith, Peter, *Nonlinear ordinary differential equations. An introduction for scientist and engineers*. Oxford University Press Inc, Nueva York, Estados Unidos de América. 4 a Edición, 2007.
- [18] Kenwyn Blake Suttle, 1999, «The Evolution of Sexual Cannibalism». University of California, Berkeley.
- [19] "900-Day Siege of Leningrad". *It.stlawu.edu*. Archived from the original on March 1, 2013. Retrieved August 30, 2009.
- [20] Liddell, Henry George; Scott, Robert; *A Greek–English Lexicon at the Perseus Project*.
- [21] Lotka A., 1925, *Elements of physical Biology*, Dover.
- [22] MacArthur R. H., Rosenzweig M. L., 1963, *The American Naturalist*, Vol.97, No. 895, pp. 209-223.
- [23] Mastorakis Nikos, Mladenov V., *Computational Problems in Engineering*, pp. 105-118.
- [24] MacArthur, R. and Wilson, E. O., 1967, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press.
- [25] Sánchez-Garduño F., Miramontes P., Márquez-Lago T., 2014, Role reversal in a predator-prey interaction, arXiv:1404.2685v1.
- [26] *Nature Reviews Microbiology* 6, 709 (October 2008).
- [27] Nash, Thomas H., 1996, *Lichen biology*. Cambridge University Press
- [28] Nicholson A. J., 1933, The Balance of Animal Populations, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 2, pp 131-178.

- [29] David f. Salisbury, 2001, Brief history of cannibal controversies, Vanderbilt University.
- [30] Smith H. L., The Rosenzweig-MacArthur Predador-prey model.
- [31] Soberón M. J., Ecología de poblaciones, Fondo de Cultura Económica.
- [32] Strogatz, Steven H. Nonlinear dynamics and Chaos with applications to Physics, Biology, Chemistry and Enginnering. Perseus book publishing, L.L.C., Massachusetts, Estados Unidos de America. 1 a Edición, 1994.
- [33] Thompson, J. N., 2005, The geographic mosaic of coevolution. Chicago, IL: University of Chicago Press-
- [34] Turchin P., Complex population dynamics, A theoretical/empirical syntesis, Monographs in population biology, Vol. 35 Princeton University Press 2003.
- [35] Valverde Valdés, Teresa, Cano Santana, Zenón, 2005, Ecología y medio ambiente.
- [36] Van Beneden, Pierre-Joseph, 1876, Animal parasites and messmates. London, Henry S. King.
- [37] Vitense Kelsey. Wirsing A. J., Tyson R. C., Anderson J. J., 2016, Ecological Modelling, Vol.327, pp.85-94.
- [38] Volterra V., 1926, Variazioni e flutuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Memoir Academy Lincei., pp 32-113
- [39] Wilson E. O., Hutchinson G. E., 1989, A Biographical Memoir.