



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTABILIDAD DE MODELOS  
PRESA-DEPREDADOR CON  
INTERACCIONES CONSUMIDOR-RECURSO  
PARA ESTUDIAR MUTUALISMOS  
PLANTA-HORMIGA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
Licenciado en Ciencias de la Tierra

PRESENTA:

**Benjamín Tenopala Carmona**



TUTOR:

Dr. Saúl Iván Hernández Hernández

Querétaro, Qro., 2019



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

1. Datos del alumno

Tenopala

Carmona

Benjamín

55 32 21 23 65

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Ciencias de la Tierra

307667339

2. Datos del tutor

Dr.

Saúl Iván

Hernández

Hernández

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Faustino

Sánchez

Garduño

4. Datos del sinodal 2

Dra.

Rosa Gabriela

Castaño

Meneses

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Iván

Santamaría

Holek

6. Datos del sinodal 4

Dr.

Víctor Francisco

Breña

Medina

7. Datos del trabajo escrito

Estabilidad de modelos presa-depredador con interacciones consumidor-recurso  
para estudiar mutualismos planta-hormiga

151 p

2019

---





# Agradecimientos

---

Agradezco a todas las personas que han caminado conmigo, me han apoyado o me han ayudado a levantarme en este proceso. Su presencia está marcada en los detalles de este trabajo y en todo aquello que no pude incluir en él.

Especialmente agradezco:

A mis padres, Silvia y Óscar, mis maestros en la intuición y el raciocinio, quienes fueron los primeros en confiar en mi persona y en mi trabajo. Gracias por su amor, por su guía y por la estructura.

A mis hermanos Juan, Francisco y José Pablo, quienes siempre estuvieron presentes en este proceso y me han enseñado sobre la bondad y el amor en la hermandad y en la coexistencia.

A Paulina, porque de sus virtudes y acciones he atisbado, y aprendido poco a poco, que concretar es estar listo, que hay que dirigir las palabras hacia lo que se ama y cultivarlo, que la justicia está en respetar la libertad y mantener el compromiso, y que el disfrute de la comida, la empatía y la gratitud, son universales. Gracias, Paly, por la alegría y por el amor en los ánimos que me has dado y en tu apoyo.

Al Dr. Saúl Iván Hernández por siempre tener la puerta abierta, por dedicar atención y brindar apoyo, siempre. Gracias por la confianza, la paciencia y por lograr promover premura sin acicate, cuando fue necesario.

Al Dr. Iván Santamaría por dedicar tiempo a escuchar las –no pocas– propuestas diferentes que hice antes de concretar este proyecto. Gracias por la confianza y por mantener un diálogo horizontal, sin distinciones nobiliarias, y ascendente, por la motivación de las ideas y por su disfrute.

Al Dr. Aldo Ledesma porque con ocho sesiones me ayudó a entender la estructura de este proyecto. Aldo, nunca he acabado un curso formal tuyo, pero eres de los mejores profesores que he tenido en la carrera. Deseo que sean muchas más las personas que puedan beneficiarse con tu docencia. Gracias por la compañía en el laboratorio, el apoyo y ayudarme a dar pasos fundamentales en este trabajo.

A la Dra. Consuelo García porque la confianza brindada cuando fui su ayudante en las clases que dimos juntos fue un cimiento de este trabajo.

A la Dra. Gaby Castaño, por su ayuda en el proyecto, porque sus recomendaciones bibliográficas siempre fueron pertinentes y me ayudaron a enriquecer este trabajo.

Al Dr. Faustino Sánchez porque sus correcciones estuvieron primeramente enfocadas a la mejora en mi comprensión y consecuentemente a la mejora de mi trabajo.

Al Dr. Víctor Breña porque en sus correcciones noté que me animaba a no agachar la cabeza en mi trabajo, sino a resaltarlo. Gracias por dedicar tiempo en a recomendarme opciones para mi futuro.

A mis profesores de la carrera: al Maestro José Luis Gutiérrez, porque su clase se quedó grabada en mí sin que yo lo entendiera del todo en su momento; a la Dra. Silvia Iriarte porque en su clase conocí la interacción biológica de la que trata este trabajo y que por su apoyo pude muestrear el sistema en un par de ocasiones; al Dr. Miguel Ángel Bastarrachea, porque con su clase me reconcilié con la Física.

A Diana, por compartir al reconocernos, del acitrón a la ventana del símbolo y todo lo que queda por compartir y disfrutar. Gracias.

A Adhara, Itzel, Adriana, Lilian, Donovan, Jimena, Marifer, Ximena, Charly, Aura, Omar, Erika, Dani Ble, Arturo, Berna, Dani, Xo, Blanca, Sara, Lulú, Jackie, Haru, Naivy, Cass, July, Juan Ri e Itzel, por la amistad y la alegría de compartir nuestra diversidad. A Olmo por la buena recomendación de ir a Juriquilla y por la ayuda brindada.

A Elisa, Pedro, Sabi, Lex, Karen, Sandra y Dan por ser conmigo incluso en mi ausencia. A Jorge.

A mis padrinos quienes siempre estuvieron atentos y me han apoyado en este camino. A mis tíos, cuyos ánimos me han impulsado siempre. A Leti y a Diana por el apoyo y cariño.

Al Dr. Manuel Miranda quien me apoyó durante toda mi estancia en Juriquilla y cuya clase, en la que me recibió como oyente, fue parte del efecto dominó que me permitió encontrar el camino.

A la Dra. Dara Salcedo porque sus clases influyeron mi camino. Al Dr. Nicolás Palma por las pláticas, por estar atento y dispuesto a ayudar. Al Maestro Abel Ibáñez que siempre me preguntó cómo iba mi proyecto. Al Dr. Gerardo Hernández por ayudarme a dar los primeros pasos de este trabajo.

A la Maestra Caro Muñoz y al Dr. Juan Martín Gómez quienes me invitaron a ser parte del Taller de Ciencia para Jóvenes, experiencia que tuvo un efecto tangible en mi compromiso con este proyecto; a la Maestra Caro, nuevamente, y a la Dra. Marina Vega, por permitirme ser parte del proyecto PAPIME PE105817, que también tuvo un efecto indirecto de empuje en este trabajo; y a Amelia Arreguín, por invitarme a EcoMaxei, en cuyo ambiente reencontré las ganas de dar un servicio en entornos diferentes al universitario y al de la docencia. La riqueza interna que me dieron estos proyectos no se almacenó, también se encuentra vertida en estas páginas.

A Magnolia, Bertha, Coni, Alejandra Cruz y Guadalupe Soqui, quienes me orientaron administrativamente y me ayudaron a que los trámites de término de estudios y titulación fuesen a tiempo y en regla.

A mis alumnos por siempre preguntarme la fecha de mi titulación y por lo que me han enseñado.

A las personas que me apoyaron sin conocerme personalmente: a Alexander Wild por permitir el uso de sus fotografías; a Artem Novozhilov por compartirme los datos de la Hudson Bay Company; a Chantal Oberson Ausioni por su presentación sobre campos vectoriales en 3D; a todas las personas que comparten su trabajo en StackExchange, Overleaf y Wolfram Demonstrations, cuyas respuestas fueron de gran utilidad en la edición de este trabajo y en cuyos códigos basé mis primeras gráficas.

Agradezco a todos los que conforman a la UNAM, por las motivaciones contagiadas, por la formación que la universidad me dio y por las búsquedas de desarrollo que representa. Gracias a todos aquellos que trabajan para que sea la institución que es y que busca ser: «Por mi raza hablará el Espíritu.»

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IN116617, IN117419 y al proyecto LANCAD-UNAM-DGTIC-276. Agradezco a la DGAPA-UNAM por la beca recibida.



# Resumen

---

Algunas especies de hormigas del género *Pseudomyrmex* mantienen interacciones con árboles del género *Vachellia* en las que ambas especies se ven beneficiadas, ya que los árboles proveen alimento y un lugar donde anidar a las hormigas, mientras que estas protegen a las hojas del árbol de organismos folívoros.

La interacción en la que dos especies resultan mutuamente beneficiadas se denomina *mutualismo*. La asociación *Vachellia-Pseudomyrmex* se clasifica dentro de este tipo de interacciones como un mutualismo planta-hormiga de protección.

Este tipo de mutualismo resulta interesante porque involucra al menos dos poblaciones (hormigas y depredadores folívoros) que se alimentan de un mismo organismo (la planta). La planta no recibe el beneficio directamente de las hormigas sino a través de una disminución en la depredación de sus hojas, debida a que las hormigas ahuyentan a los depredadores folívoros.

El comportamiento de protección de las hormigas es negativo para los depredadores, lo cual tiene la misma forma que una interacción competitiva, por lo que en este tipo de sistema la competencia es fundamental para que haya un resultado mutualista.

Se puede pensar que si la protección de las hojas se vuelve muy intensa, los depredadores folívoros serían desplazados. Sin embargo, estos organismos suelen coexistir.

Las condiciones necesarias para que las especies de este sistema coexistan o sean desplazadas se pueden estudiar mediante el análisis de sistemas de ecuaciones basados en el modelo presa-depredador Lotka-Volterra.

Los modelos mutualistas de dos especies, basados en dicho modelo, han dado resultados poco congruentes, en los que se predice que las poblaciones crecen infinitamente o que tienden a un equilibrio estable únicamente cuando las interacciones mutualistas son «débiles». Sin embargo, en el caso de los mutualismos de protección en el que intervienen tres especies esto es diferente.

En el presente trabajo se modelaron sistemas mutualistas planta-hormiga de protección mediante sistemas de ecuaciones basados en el modelo presa-depredador Lotka-Volterra y se encontraron soluciones de equilibrio estables para una, dos o tres de las poblaciones interactuantes, siendo de gran importancia los mecanismos de limitación propia o de inhibición entre poblaciones para que la interacción sea benéfica para las especies mutualistas o para permitir la coexistencia estable de las tres especies interactuantes.



# Índice general

---

<b>1. La interacción planta-hormiga</b>	<b>1</b>
1.1. Interacciones planta-hormiga de protección . . . . .	1
1.1.1. Interacción <i>Vachellia-Pseudomyrmex</i> . . . . .	2
1.1.1.1. Obligatoriedad de la interacción . . . . .	5
1.1.1.2. Coevolución y rasgos de importancia para la interacción . . . . .	5
1.2. Interacciones planta-hormiga de protección como modelos . . . . .	6
1.2.1. Modelo biológico . . . . .	6
1.2.2. Aplicaciones agroecológicas . . . . .	9
1.2.3. Modelo matemático de interacción mutualista . . . . .	10
1.2.3.1. Ventajas de la interacción <i>Vachellia-Pseudomyrmex</i> . . . . .	10
<b>2. Modelos presa-depredador con interacciones consumidor-recurso</b>	<b>11</b>
2.1. Interacciones poblacionales . . . . .	11
2.1.1. Interacciones interespecíficas . . . . .	12
2.1.2. La competencia . . . . .	12
2.1.2.1. Clasificación por especies . . . . .	12
2.1.2.2. Clasificación por mecanismo de competencia . . . . .	14
2.1.3. El mutualismo . . . . .	14
2.1.3.1. Diferenciando el mutualismo . . . . .	14
2.1.3.2. Clasificaciones del mutualismo . . . . .	15
2.1.4. La depredación y el parasitismo . . . . .	15
2.1.4.1. Parasitismo e interacciones planta-hormiga de protección . . . . .	17
2.1.5. Dificultades en la clasificación de las interacciones . . . . .	18
2.1.5.1. Discrepancia entre mecanismo y efecto . . . . .	18
2.1.5.2. Dependencia de contexto . . . . .	18
2.1.6. Interacciones consumidor-recurso . . . . .	20
2.1.6.1. Mutualismo como interacción consumidor-recurso . . . . .	21
2.2. Modelos presa-depredador basados en el modelo Lotka-Volterra . . . . .	24
2.2.1. Modelo Lotka-Volterra clásico . . . . .	24
2.2.1.1. Críticas al modelo Lotka-Volterra clásico . . . . .	31
2.2.2. Modelo Lotka-Volterra generalizado . . . . .	31
2.2.2.1. Competencia intraespecífica . . . . .	31



2.2.2.2.	Bifurcación transcítica . . . . .	32
2.2.2.3.	Modelo de competencia . . . . .	34
2.2.2.4.	Modelo mutualista . . . . .	37
2.2.2.5.	Modelo generalizado . . . . .	38
2.2.3.	Modelos de mutualismo de tres especies . . . . .	39
2.3.	¿Mutualismo o competencia? ¿Exclusión competitiva o coexistencia? . . . .	41
2.4.	Objetivos . . . . .	42
2.4.1.	Objetivo general . . . . .	42
2.4.2.	Objetivos particulares . . . . .	42
<b>3.</b>	<b>Estabilidad del modelo mutualista unidireccional de protección</b>	<b>43</b>
3.1.	Reducciones iniciales . . . . .	43
3.1.1.	Ambiente . . . . .	43
3.1.1.1.	Factores abióticos constantes . . . . .	43
3.1.1.2.	Dinámica día-noche . . . . .	44
3.1.1.3.	Lluvias e incendios . . . . .	44
3.1.1.4.	Competencia con otras plantas . . . . .	44
3.1.2.	Árbol . . . . .	44
3.1.2.1.	Crecimiento y reproducción . . . . .	44
3.1.2.2.	Las hojas como población . . . . .	44
3.1.3.	Depredadores folívoros . . . . .	45
3.1.4.	Hormigas . . . . .	45
3.1.4.1.	Reproducción . . . . .	45
3.1.4.2.	Costo de la interacción . . . . .	45
3.1.4.3.	Sin depredadores . . . . .	46
3.2.	Planteamiento de las ecuaciones. . . . .	46
3.3.	Casos analizados . . . . .	48
3.3.1.	Sistema de una presa y dos depredadores sin competencia intraespecífica . . . . .	49
3.3.2.	Sistema mutualista sin competencia intraespecífica . . . . .	54
3.3.2.1.	La región biestable y la región mutualista . . . . .	56
3.3.3.	Sistema mutualista con competencia intraespecífica de los depredadores . . . . .	61
3.3.3.1.	Casos en los que el $\det(-\mathbf{B}) > 0$ . . . . .	63
3.3.3.2.	Casos en los que el $\det(-\mathbf{B}) < 0$ . . . . .	66
3.3.3.3.	La competencia . . . . .	66
3.3.4.	Sistema mutualista con competencia intraespecífica . . . . .	69
3.3.4.1.	Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) > 0$ . . . . .	70
3.3.4.2.	Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) < 0$ . . . . .	76
3.3.5.	Sistema mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas . . . . .	79
3.3.5.1.	Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) > 0$ . . . . .	80
3.3.5.2.	Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) < 0$ . . . . .	86

3.4. Mutualismo y competencia . . . . .	94
3.4.1. Parámetros constantes . . . . .	94
3.4.2. La región mutualista . . . . .	94
3.4.3. La equivalencia entre hojas, cuerpos de Belt y néctar . . . . .	95
3.4.4. Dependencia de contexto . . . . .	95
3.4.5. El principio de exclusión competitiva . . . . .	96
3.4.6. La competencia en el mutualismo y en la coexistencia . . . . .	97
<b>4. Conclusiones</b>	<b>99</b>
4.1. Síntesis de resultados . . . . .	99
4.2. Conclusiones . . . . .	100
4.3. Perspectivas . . . . .	100
<b>A. Estabilidad de puntos de equilibrio</b>	<b>103</b>
A.1. Puntos de equilibrio y estabilidad . . . . .	103
A.2. Estabilidad local . . . . .	105
A.2.1. Teorema Hartman-Grobman . . . . .	106
A.2.2. Aproximación lineal . . . . .	108
A.2.3. Criterio Routh-Hurwitz . . . . .	110
A.2.3.1. Coeficientes del polinomio característico . . . . .	111
A.3. Estabilidad global . . . . .	112
A.4. Estabilidad global del modelo Lotka-Volterra . . . . .	113
A.4.1. Sistema Hamiltoniano . . . . .	118
A.4.2. Primera integral . . . . .	118
A.5. Estabilidad estructural . . . . .	118
<b>B. Clasificación de puntos de equilibrio</b>	<b>121</b>
B.1. Clasificación de puntos de equilibrio en 2D . . . . .	121
B.2. Clasificación de puntos de equilibrio en 3D . . . . .	121



# La interacción planta-hormiga

---

Se estima que las hormigas representan entre el 10 % y el 15 % de toda la biomasa animal en varios hábitats [8]. Todas las especies de hormigas son eusociales, es decir que sus poblaciones cumplen con las siguientes tres características: dos o más generaciones viven en una misma población, las adultas cuidan de las jóvenes –entre otros ejemplos de división de trabajo como la limpieza, el forrajeo, la alimentación o la protección– y las adultas son divididas en castas reproductivas y no reproductivas. También, como otros organismos sociales –o incluso no sociales–, poseen una gran capacidad para comunicarse químicamente por medio de las secreciones de sus glándulas [61]. Además, una gran diversidad de hormigas se asocian con otros organismos, a los cuales se les llama mirmecófilos, como artrópodos –escarabajos, mariposas y áfidos, por mencionar algunos–, hongos –que las hormigas cultivan dentro de sus colonias y de los cuales se alimentan– y plantas [61].

Las hormigas que habitan en el suelo impactan sobre las características físicas y químicas de este, aumentando su permeabilidad, aireación, materia orgánica y favoreciendo el ciclado de nutrientes, entre otros procesos [34].

La capacidad de respuesta de las hormigas ante cambios abióticos relacionados a la pérdida de hábitat o su fragmentación, la diversidad de interacciones que mantienen con otras especies y los roles funcionales que desempeñan en el ecosistema, las convierten en organismos que pueden ser bioindicadores de dinámicas ecosistémicas y de impactos por actividades antropogénicas. Por ello, es de gran interés el estudio de los cambios en su diversidad y de las interacciones que sostienen [25].

El presente estudio está enfocado en la modelación matemática de interacciones planta-hormiga en las que las plantas proveen recursos a poblaciones de hormigas y estas ahuyentan a los depredadores de la planta.

## 1.1. Interacciones planta-hormiga de protección

Las hormigas que interactúan con plantas presentan distintas formas de hacerlo, siendo las siguientes las más representativas: cortando las hojas; recolectando y dispersando

sus semillas (interacción llamada mirmecocoria); alimentándose del néctar de las flores; alimentándose del néctar producido en sitios diferentes a las flores; alimentándose de los productos nutritivos que la planta genera, habitándola y protegiéndola de hervíboros y patógenos; o alimentándose de líquidos que producen artrópodos que consumen la savia o el tejido de la planta, y ahuyentando a los depredadores de ambos organismos, o favoreciendo la protección y la alimentación de los artrópodos [109].

En las interacciones planta-hormiga de protección, los recursos que proveen las plantas pueden ser uno o varios de los siguientes: néctar secretado de nectarios que no se encuentran en las flores de la planta, sino en las hojas y que por ello son llamados nectarios extraflorales (EFN por sus siglas en inglés); cuerpos nutritivos; y sitios donde las hormigas anidan, llamados domacios [109]. Si la planta presenta estas tres características es considerada una planta **mirmecófita**. Si únicamente provee de néctar a las hormigas es considerada **mirmecófila**.

Los beneficios que las plantas pueden obtener a través de su interacción con las hormigas pueden ser uno o varios de los siguientes: la defensa ante la depredación de hojas llevada a cabo por mamíferos o insectos [109]; la poda de organismos vegetales que compiten por luz con la planta mirmecófila; y posiblemente tengan otros que han sido poco estudiados como la obtención de nutrientes derivados de la excreta o la actividad de las hormigas [7], o la defensa contra microorganismos patógenos [39, 40].

### 1.1.1. Interacción *Vachellia-Pseudomyrmex*

Uno de los ejemplos más citados de interacciones planta-hormiga es la que llevan a cabo árboles del género *Vachellia* (Fabaceae) –anteriormente clasificados dentro del género *Acacia* [116]– y las hormigas del género *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmecinae) que los habitan.

Los árboles poseen estípulas en forma de espinas huecas, llamadas domacios, donde las hormigas anidan y se guarecen (ver figura 1.1); y en sus hojas (bipinadas, paripinadas, de foliolos compuestos) producen cuerpos nutritivos, llamados cuerpos de Belt (ver figura 1.2a y 1.2b), los cuales crecen en el ápice de los foliolulos y están compuestos de proteína (8-14 % de masa seca), lípidos (1-9 % de masa seca) y carbohidratos (3-11 % de masa seca) [50, 107, 108], los cuales sirven de alimento a las larvas de las hormigas [61]; además, las hojas poseen nectarios extraflorales, localizados en los peciolos (ver figura 1.2d), cuyo néctar (compuesto de agua, azúcares y aminoácidos) es parte de la alimentación de las hormigas.

Las hormigas obreras patrullan el árbol las 24 horas del día, buscando alimento y protegiendo a la colonia. Sin embargo, la protección se extiende a todo el árbol pues las hormigas ahuyentan con su mordedura y picadura [68] a insectos y herbívoros vertebrados, que se alimentan del néctar y de las hojas del árbol (ver figura 1.2e). También se ha observado que las hormigas protegen al árbol de hongos patógenos y de la competencia con otras plantas mediante un comportamiento de poda (ver figura 1.2c). Este comportamiento puede impedir que los árboles pequeños sean sofocados por herbáceas trepadoras

[66, 68]. Las colonias de *Pseudomyrmex* pueden contener más de 30 000 hormigas [69], y una sola colonia puede habitar varios árboles, desplazándose de uno a otro por el suelo.

Varias especies de hormigas pueden habitar en un mismo árbol si no se repelen entre sí [66]. La agresividad con la que defienden varía entre cada especie y algunas pueden



**Figura 1.1:** (a) y (b) *Pseudomyrmex pepereri* patrullando las ramas y las espinas de *Vachellia* spp. Se puede observar que las hojas están compuestas por foliolos y estos a su vez se componen por foliolulos. (c) Estípulas unidas al tallo en forma de espinas de *Vachellia* sp. (d) Larvas y pupas de *Pseudomyrmex spinicola* dentro de las espinas de *Vachellia* sp. (e) *Pseudomyrmex spinicola* reconociéndose a la entrada del domacio. (f) *Pseudomyrmex spinicola* vigilando la entrada al nido. Créditos de las fotografías a Alexander Wild ([www.alexanderwild.com](http://www.alexanderwild.com)).



## 1. LA INTERACCIÓN PLANTA-HORMIGA

---



**Figura 1.2:** (a) *Pseudomyrmex peperi* reina en la espina de *Vachellia* sp. (b) *Pseudomyrmex spinicola* cortando cuerpos de Belt de *Vachellia* sp. (c) *Pseudomyrmex peperi* cortando herbáceas trepadoras que compiten con *Vachellia* sp. (d) *Pseudomyrmex peperi* alimentándose de néctar de un nectario extrafloral. (e) *Pseudomyrmex peperi* mordiendo y picando la piel del fotógrafo. (f) *Pseudomyrmex ferrugineus*. Créditos de las fotografías (a)-(e) a Alexander Wild ([www.alexanderwild.com](http://www.alexanderwild.com)). Foto (f) tomada de [www.antweb.org/](http://www.antweb.org/): espécimen CASENT0005785.

habitar el árbol sin defenderlo [106, 132]. El néctar que producen los árboles mirmecófitos *Vachellia* les permite seleccionar a las hormigas con las que interactúan, debido a que posee gran actividad de la enzima invertasa (que cataliza la hidrólisis de la sacarosa, dando como resultado fructosa y glucosa) y a que las hormigas *Pseudomyrmex* spp. no presentan

actividad de dicha enzima, por lo que prefieren el néctar extrafloral sobre alimentos con sacarosa, que son más atractivos para especies de hormigas generalistas [50].

#### 1.1.1.1. Obligatoriedad de la interacción

La mayor parte de interacciones planta-hormiga de protección parecen no ser obligatorias para que ambas sobrevivan y son pocos los casos en las se requiere que ambas interactúen para lograr la supervivencia, o incrementar la capacidad para desarrollarse, de las poblaciones de cada especie [9]. Sin embargo, para varias de las hormigas *Pseudomyrmex* y para los árboles que habitan, esta relación es obligatoria, como mostró Janzen (1967) para el caso de *Pseudomyrmex ferrugineus* (Smith) –ver figura 1.2f– y *Vachellia cornigera* (L.) Seigler & Ebinger [68]. En su investigación, le aplicó insecticida y cortó los domacios ocupados por las hormigas a un grupo de árboles, dejando a otro intacto y registrando la supervivencia y el crecimiento de ambos grupos. Janzen mostró que la interacción era necesaria para ambas especies, al ser los productos del árbol la principal fuente de alimento de las hormigas –99% de acuerdo con Janzen [66]– y debido a que los árboles detuvieron su crecimiento y sobrevivieron menos a la competencia y a la depredación [68].

Los diseños experimentales para estudiar si la protección de las hormigas trae beneficios a las plantas mirmecófilas, suelen llevarse a cabo removiendo las hormigas e impidiéndoles el acceso a un grupo de árboles (mediante una resina aplicada en la base y podando las plantas circundantes) y un grupo al cual las hormigas tienen acceso. El beneficio que obtiene la planta se estima comparando los niveles de herbivoría (la cantidad de hojas que fue comida por los depredadores del árbol) o contabilizando el número de frutos o semillas producidas por cada grupo de árboles, buscando estimar su adecuación<sup>1</sup> reproductiva [109].

#### 1.1.1.2. Coevolución y rasgos de importancia para la interacción

Se ha estimado que el origen de las interacciones planta-hormiga fue en el Mesozoico, cuando las hormigas empezaron a forrajear árboles para obtener fuentes de alimento durante el Cretácico temprano, y eventualmente empezaron a anidar en ellos durante el Cretácico tardío [93], sin embargo, los EFN y los domacios se originaron en el Cenozoico: se ha encontrado evidencia fósil de EFN que data del Eoceno [99] y se ha estimado que los domacios se desarrollaron en el Mioceno [23]. Además, se ha estimado que la relación entre especies neotropicales de *Vachellia* se originó a finales del Mioceno, diversificándose durante el Plioceno y el Pleistoceno [38, 133].

Algunas características de las que se infiere que las especies evolucionaron en respuesta a su interacción son las siguientes [50, 109]:

1. Los árboles asociados con hormigas del género *Pseudomyrmex* no poseen defensas químicas significativas y dependen en gran medida de la actividad de las hormigas.

---

<sup>1</sup>La adecuación es una medida de la «contribución genética de un individuo a la siguiente generación» [47] que suele estar basada en la tasa de crecimiento de una población o en el éxito reproductivo o en el tamaño poblacional, entre otros criterios [11].



2. La mayoría de las hormigas *Pseudomyrmex* son organismos arbóreos que muerden y pican, sin embargo, únicamente las hormigas que necesitan de los árboles lo defienden agresivamente e introducen tanto la vaina como el agujón al picar.
3. La mayoría de los árboles del género *Vachellia* tienen espinas y nectarios peciolares, pero solo los árboles *Vachellia* spp. mirmecófitos poseen espinas huecas (domacios) y cuerpos nutritivos.

En las tablas 1.1 y 1.2 se presentan con más detalle las características principales de *Vachellia* y *Pseudomyrmex*, respectivamente, relacionadas con su coevolución.

### 1.2. Interacciones planta-hormiga de protección como modelos

Los sistemas de interacción planta-hormiga de protección tienen gran potencial para investigaciones ecológicas y evolutivas [51], son utilizados actualmente en aplicaciones agroecológicas [100] y además pueden ser de interés desde el punto de vista de la modelación matemática. Estos tres ámbitos se retroalimentan por lo que son presentados brevemente a continuación.

#### 1.2.1. Modelo biológico

Las interacciones planta-hormiga de protección, en las cuales ambas especies salen beneficiadas, sirven de modelos biológicos para investigaciones ecológicas y evolutivas [51] ya que aún falta darle respuesta a diferentes preguntas o desarrollar temas de interés como: ¿cuáles son las fuerzas, conflictos y presiones que les dieron origen y que gobiernan su dinámica?; ¿qué intercambio de información se requiere para mantener la interacción y cuánto control tiene una especie sobre la otra?; ¿qué hace posible que las especies de hormigas pueden coexistir en un mismo árbol?; cuestiones sobre el comportamiento de las hormigas como sus hábitos de patrullaje; y dilucidar si existe una edad óptima de la planta para empezar a asignar recursos a la defensa indirecta.

El modelo biológico de las interacciones planta-hormiga también puede ser de utilidad para investigar relaciones costo-beneficio, o de consumo y uso de recursos, de interacciones interespecíficas donde los organismos pueden salir beneficiados, no afectados o perjudicados por la interacción [51, 60]. Para lograr dicho propósito es de interés saber: a qué tasas la planta obtiene beneficios –como la inhibición de depredadores– y qué tan grandes son los costos del consumo del alimento que produce –néctar o cuerpos nutritivos– por parte de las hormigas; y qué nivel de depredación debe haber por parte de los herbívoros; para que la interacción sea benéfica tanto para las hormigas como para las plantas.

**Tabla 1.1:** Rasgos de las plantas *Vachellia* spp. relacionados con la coevolución de la asociación mirmecófila.

A.	Características generales de plantas <i>Vachellia</i> spp.	B.	Características especializadas de plantas <i>Vachellia</i> spp. (mirmecófitas)
1.	Arbusto leñoso o forma de vida arbórea.	1.	Leñoso pero con una tasa de crecimiento muy alta.
2.	Se reproduce de retoños.	2.	Producción rápida de retoños todo el año.
3.	Mortalidad moderada de brotes.	3.	Muy alta mortalidad de brotes y retoños desocupados.
4.	Plantas de zonas áridas.	4.	Plantas de zonas húmedas.
5.	Ampliamente distribuidas ecológicamente.	5.	Muy ampliamente distribuidas ecológicamente.
6.	Pierde las hojas durante la temporada de secas.	6.	* Producción de hojas todo el año.
7.	Intolerantes a la sombra, algunas veces cubiertas por hierbas trepadoras.	7.	Intolerantes a la sombra, libres de hierbas trepadoras.
8.	Estípulas a menudo persistentes (espinas).	8.	* Estípulas más persistentes, leñosas con médula suave.
9.	Follaje de sabor amargo.	9.	Follaje de sabor suave.
10.	Cada especie tiene un grupo de insectos fitófagos relativamente específicos que son capaces de alimentarse en presencia de las características físicas y químicas de <i>Vachellia</i> .	10.	Cada especie tiene pocos insectos fitófagos específicos capaces de alimentarse en la presencia de las hormigas.
11.	Nectarios foliares.	11.	* Nectarios foliares muy grandes.
12.	Hojas compuestas, sin modificaciones.	12.	* Foliolulos con puntas modificadas en cuerpos de Belt.
13.	Flores polinizadas por insectos, cruzamiento.	13.	El mismo que A 13.
14.	Semillas dispersadas por agua, gravedad y roedores.	14.	Semillas dispersadas por aves.
15.	Períodos largos de maduración de semillas.	15.	El mismo que A 15.
16.	No depende de otra especie para sobrevivir.	16.	Depende de otra especie para sobrevivir.

*Fuente:* modificado de [66, 109].

\*Rasgos considerados esenciales para la interacción.

## 1. LA INTERACCIÓN PLANTA-HORMIGA

---

**Tabla 1.2:** Rasgos de las hormigas *Pseudomyrmex* spp. relacionados con la coevolución de la asociación mirmecófila.

A.	Características generales de las hormigas <i>Pseudomyrmex</i> spp.	B.	Características especializadas de importancia para la interacción planta-hormiga obligada
1.	Corredoras rápidas y ágiles, no agresivas.	1.	Corredoras muy rápidas y ágiles, agresivas.
2.	Buena visión	2.	Buena visión
3.	Forrajeras independientes.	3.	Misma que A 3.
4.	Picadura suave, no inserta la vaina de su aguijón con púas.	4.	Picadura suave, suele insertar la vaina de su aguijón con púas.
5.	Lamen la superficie de <i>Vachellia</i> formando una bolita bucal.	5.	El mismo que A 5.
6.	Las presas que obtienen las regresan enteras.	6.	El mismo que A 6.
7.	Ignoran a la vegetación viva.	7.	Trozan la vegetación viva que se encuentra en contacto con <i>Vachellia</i> .
8.	Las obreras no tienen castas morfológicas.	8.	El mismo que A 8.
9.	Colonia arbórea y de gran movilidad.	9.	El mismo que A 9.
10.	Las larvas son resistentes a muerte por inanición.	10.	El mismo que A 10.
11.	Una reina por colonia.	11.	A veces más de una reina por colonia.
12.	Pequeñas colonias.	12.	Grandes colonias.
13.	Actividad diurna fuera del nido.	13.	24 h de actividad fuera del nido.
14.	Pocas obreras por unidad de superficie de la planta.	14.	Muchas obreras activas en unidades de superficie pequeñas de la planta.
15.	Fuentes de comida discontinuas y nidos nuevos en sitios impredecibles.	15.	Fuente continua de alimento y nidos en sitios predecibles.
16.	Las reinas fundadoras buscan comida lejos.	16.	Las reinas fundadoras buscan alimento en distancias cortas.
17.	No dependen de otra especie.	17.	Dependen de otro grupo de especies.

*Fuente:* modificado de [66, 109].

*Nota:* rasgos de las hormigas obreras salvo en los casos especificados.

### 1.2.2. Aplicaciones agroecológicas

Debido a que las hormigas ahuyentan a los herbívoros durante el patrullaje que realizan en las plantas, se han encontrado evidencias de que las interacciones planta-hormiga o artrópodo-hormiga pueden tener aplicaciones agroecológicas como agentes controladores de plagas [22]. Algunas de las características más importantes que las vuelven potencialmente útiles para este fin son las siguientes [109]:

1. Son diversas y abundantes en la mayoría de los ambientes tropicales y en algunos ecosistemas templados. Además, la mayoría puede ser considerada como depredadores en la red trófica.
2. Responden a cambios en la densidad de sus presas.
3. Son abundantes incluso si sus presas escasean porque pueden presentar depredación intraespecífica (canibalismo) de las larvas, producir huevos tróficos [90] o usar exudados de plantas e insectos como fuentes estables de energía.
4. Pueden almacenar comida por lo que pueden continuar capturando presas, incluso si no se necesitan inmediatamente.
5. Además de matar algunas plagas, pueden ahuyentar a otras incluyendo a las que podrían ser muy difíciles de capturar.
6. Se puede manejar a las poblaciones de hormigas para mejorar su abundancia, distribución y contacto con sus presas.

Se ha reportado que poblaciones de hormigas (en especial de los géneros *Solenopsis*, *Wasmannia*, *Oecophylla* y *Pheidole*), sin intervención humana para conservarlas o manipularlas, han generado beneficios a algunos sistemas agrícolas [22]. Además se ha estudiado como defensa en sistemas agroforestales como el de la producción de caoba africana (*Khaya senegalensis*) con colonias de hormigas tejedoras (*Oecophylla smaragdina*), complementando la plantación con un par de especies del género *Acacia* [100].

También se ha estudiado el beneficio que las hormigas pueden traer a plantaciones de café para ahuyentar al insecto broca del café (*Hypothenemus hampei*): mediante la interacción hemíptero-hormiga (*Coccus viridis*-*Azteca instabilis*), concluyendo que la presencia de las hormigas ahuyentó a los insectos pero se requería otro tipo de estudio para evaluar la relación costo-beneficio entre el daño que los hemípteros representan al árbol –al alimentarse de su savia– y el beneficio de no perder las semillas de café [101]; y mediante la protección de las hormigas *Azteca sericeasur*, las cuales mantuvieron su eficiencia de biocontrol ante el incremento en la densidad de insectos broca del café [91].

Ninguno de los casos antes mencionados involucran plantas con EFN, sin embargo, recientemente se ha llamado la atención al potencial que tienen algunas plantas de este tipo (mirmecófilas pero no mirmecófitas, al no poseer domacios o cuerpos nutritivos en el ápice de las hojas) de dar beneficios a sistemas de huertas [74].

### 1.2.3. Modelo matemático de interacción mutualista

Otra forma de estudiar las interacciones entre especies distintas es la modelación matemática. La interacción *Vachellia-Pseudomyrmex* se clasifica como mutualismo –una interacción entre dos especies distintas que es benéfica para ambas especies [15]–, la cual ha sido menos estudiada desde el punto de vista matemático, en comparación con otras interacciones como la depredación.

Los modelos matemáticos de dinámica de poblaciones son una herramienta que podría ayudar a predecir e identificar fenómenos a nivel poblacional o de comunidad, especialmente al analizar redes tróficas, lo cual es de utilidad para la comprensión de flujos de materia y energía en los ecosistemas y que pueden motivar investigaciones en campo. Algunos trabajos han logrado conjuntar la experimentación con la modelación matemática de interacciones hongo-hormiga [75] y planta-hormiga de protección [137].

#### 1.2.3.1. Ventajas de la interacción *Vachellia-Pseudomyrmex*

La interacción *Vachellia-Pseudomyrmex* presenta algunas características que facilitan la modelación de la población de hormigas debido a que: el alimento que consumen está provisto casi en su totalidad por la planta, lo cual simplifica el sistema; el sistema facilita el enfoque continuo ya que sus poblaciones son numerosas y dos o más generaciones se traslapan; y a que su contacto físico es prolongado, lo cual ayuda a delimitar el sistema.

A pesar de que la modelación matemática de la población de *Vachellia* resulta complicada, y por tanto se requieren hacer simplificaciones, la interacción mutualista de protección es interesante por su estructura y ha sido poco modelada en comparación con interacciones de nutrición y de transporte, como la mirmecocoria [52] o la polinización [20, 33, 110, 112, 118].

Ya que, en la interacción planta-hormiga de protección, uno de los organismos protege sus recursos de herbívoros depredadores, podrían haber al menos dos resultados:

- Podría suceder que la defensa fuese suficiente como para desplazar a los herbívoros poco a poco del sistema, lo cual es relevante para las aplicaciones agroecológicas;
- O, si las hormigas protegen a las hojas sin desplazar a los herbívoros, el árbol podría crecer, lo que permitiría sostener a una mayor población de herbívoros depredadores y, si se considera que el árbol tiene un límite de crecimiento, las poblaciones podrían estabilizarse permitiendo la coexistencia de las tres especies. Este resultado sería relevante puesto que el mutualismo podría favorecer la supervivencia de dos especies que se alimentan de un mismo recurso.

Ambos escenarios son de interés para la conceptualización de las interacciones entre poblaciones, tema que se desarrollará con mayor detalle en el siguiente capítulo.

# Modelos presa-depredador con interacciones consumidor-recurso

---

Antes de plantear el modelo para interacciones planta-hormiga de protección, es necesario realizar una revisión de la teoría de interacciones entre poblaciones. Esto con el fin de representar adecuadamente los cambios de las poblaciones interactuantes como sistemas de ecuaciones diferenciales acopladas. Es importante aclarar que se considerará la escala de *población* como la unidad básica de interés y que se harán consideraciones a nivel de individuo con tal de generalizar aspectos de la población a la que este pertenece.

## 2.1. Interacciones poblacionales

El concepto de **población** puede definirse como el conjunto de individuos contemporáneos de la misma especie que habitan en un espacio [96]. La delimitación del tamaño de la población depende de las características de cada sistema y a menudo lo debe determinar el observador [10]. Distintas poblaciones, de diferentes especies, que interactúan en un mismo espacio forman una **comunidad**.

Las interacciones que suceden entre organismos de la misma especie se llaman **intra-específicas**. Las que suceden entre poblaciones de distintas especies se les llama **interespecíficas** y son de gran relevancia porque ayudan a describir los flujos de materia entre poblaciones.

El estudio de las interacciones tróficas se ubica entre las escalas de población y comunidad, y son de gran importancia porque determinan la abundancia y distribución de las especies en un espacio [10].

Las interacciones fundamentales se encuentran en la escala de poblaciones –por ejemplo las que existen entre organismos que obtienen un beneficio a costa de otra especie– y determinan la estructura de las redes tróficas de las comunidades [3]. Por ello, las interacciones interespecíficas tienen una gran influencia en los patrones con los que las especies se adaptan y varían, así como en la organización y estabilidad de las comunidades [109].

### 2.1.1. Interacciones interespecíficas

Las interacciones interespecíficas se refieren a aquellas que suceden entre poblaciones de especies diferentes. La interacción se produce cuando la acción de una especie, o alguna de sus propiedades, cambia las características de la población de otra especie, como pueden ser: el tamaño de la población, las tasas de crecimiento, natalidad o mortalidad, la distribución espacial, o la distribución de la adecuación relativa de los organismos, entre otras. Los valores de alguna propiedad individual que se distribuyen en los demás organismos se convierten en propiedades de la población [1].

Generalmente se utilizan dos métodos para clasificar o definir las interacciones: por su mecanismo, enfocándose en las acciones o propiedades de una población que afectan de cierta manera a otra; o por su efecto, concentrando la atención en el efecto neto producido por la interacción entre poblaciones [1]. Además, las interacciones se pueden clasificar como **indirectas** si las poblaciones dependen de –o son moduladas por– una tercera especie para interactuar o **directas** si no la requieren [139].

Comúnmente, las interacciones se clasifican con los signos «+», «0» y «–», representando el efecto inmediato del mecanismo, o el efecto neto de la interacción, sobre cada población. Los efectos que se consideran con mayor frecuencia son los que modifican el tamaño de la población o su densidad poblacional, la tasa de crecimiento o la adecuación individual. Se clasifican con un signo «+» las interacciones que benefician a la población a través de la característica estudiada, con un «0» cuando no la afectan y con un «–» cuando la merman o inhiben.

A pesar de que las clasificaciones suelen hacerse con base en los efectos, los nombres de las clasificaciones son más afines a los mecanismos de interacción. Esto puede deberse a que los mecanismos son más fáciles de observar que los efectos y, por lo tanto, han tenido una prioridad histórica y mayor compatibilidad con el uso común de los términos [1]. Una de las clasificaciones más famosas –basada en efectos– es la propuesta por Odum y Barret [96] (ver tabla 2.1).

### 2.1.2. La competencia

Los organismos pueden requerir de los mismos recursos o tener necesidades similares para sobrevivir, crecer y reproducirse. Sin embargo, debido a las limitaciones espaciales, de producción de recursos o de acceso a estos requerimientos, no todos los organismos logran satisfacer dichas necesidades, lo cual reduce su supervivencia, crecimiento o reproducción [10]. A este fenómeno se le llama competencia y se suele clasificar dependiendo de si ocurre entre organismos de una misma población o poblaciones de **especies** distintas, o de acuerdo con su **mecanismo** de interacción [10].

#### 2.1.2.1. Clasificación por especies

A la competencia entre organismos de la misma especie se le llama competencia **intra-específica** y cuando son poblaciones de distintas especies las que compiten se le conoce

**Tabla 2.1:** Clasificación de interacciones entre las poblaciones de dos especies.

Tipo de interacción	Especie 1	Especie 2	Naturaleza general de la interacción
Neutralismo	0	0	Ninguna población afecta a la otra.
Competencia del tipo de interferencia directa	−	−	Inhibición directa de cada especie por la otra.
Competencia del tipo de uso de recursos	−	−	Inhibición indirecta cuando los recursos comunes escasean.
Amensalismo	−	0	Inhibición de la población 1, población 2 no se afecta.
Comensalismo	+	0	La población 1, el <i>comensal</i> , se beneficia mientras que la población 2, el <i>hospedero</i> , no se afecta.
Parasitismo	+	−	La población 1, el <i>parásito</i> , únicamente consume partes de la población 2, el <i>hospedero</i> , y le son perjudiciales pero no suelen ser letales a corto plazo.
Depredación (incluyendo herbivoría)	+	−	La población 1, el <i>depredador</i> , se alimenta de la población 2, la <i>presa</i> , ya sea que únicamente consuma una porción o que lo consuma completamente.
Mutualismo	+	+	La interacción es favorable para ambas especies.

*Nota:* «0» indica que no hay interacción significativa; «+» indica crecimiento, supervivencia o algún atributo de la población que experimenta beneficios (término positivo que se suma a la ecuación de crecimiento); «−» indica inhibición del crecimiento de población o de algún otro atributo (término negativo que se suma a la ecuación de crecimiento).

*Fuente:* modificado de [96] con información de [1, 10, 15].



como competencia **interespecífica**.

La competencia intraespecífica es de suma importancia pues tiende a igualar las tasas de natalidad y mortalidad de una población. Cuando esto sucede –y si la población no es alterada por otra, por una disminución en la tasa de producción de recursos o por el cambio en un factor ambiental que influencie el funcionamiento de los organismos (un factor *abiótico*)–, la población se mantiene en una densidad estable, llamada **capacidad de carga**.

### 2.1.2.2. Clasificación por mecanismo de competencia

Los mecanismos de competencia se suelen clasificar en mecanismos **directos** e **indirectos**, dependiendo del tipo de acciones que realizan los organismos o poblaciones interactuantes.

Los mecanismos directos, en los cuales los organismos o las poblaciones compiten por un mismo recurso, como alimento o territorio, y en el caso intraespecífico también puede ser por el acceso a la reproducción, suelen denominarse competencia por **interferencia**.

El mecanismo indirecto más común es la **explotación** que sucede cuando los organismos o las poblaciones compiten agotando un recurso limitado compartido –agua, luz, nutrientes–, ya sea consumiéndolo por adelantado o al mismo tiempo.

Otro ejemplo de competencia interespecífica indirecta es la *competencia aparente* en la cual dos poblaciones de especies comparten un mismo depredador, por lo que una disminución en la densidad de una de las presas debida a la depredación, aumenta la densidad del depredador, lo cual afecta a la otra población presa [10].

### 2.1.3. El mutualismo

El **mutualismo** puede ser definido como la interacción interespecífica mutuamente benéfica. Esta interacción, anteriormente considerada inusual, ocurre en cada hábitat terrestre o acuático, es más común de lo que se pensaba, y está relacionada con la reproducción y supervivencia de las especies, además de tener un rol importante en el ciclado de nutrientes [15]. Es común que los términos *mutualismo* y *simbiosis* suelen usarse de manera indistinta, sin embargo es importante diferenciarlos.

#### 2.1.3.1. Diferenciando el mutualismo

La definición de mutualismo considerada en este trabajo se diferencia de los términos *simbiosis*, *cooperación* o *protooperación* y *facilitación* de acuerdo con la distinción hecha por Bronstein (2015) [15].

El término *mutualismo* fue introducido por el biólogo Pierre van Beneden en 1873 en el sentido de «ayuda mutua» entre especies, mientras que la simbiosis fue definida por Anton de Bary seis años después para referirse a «organismos diferentes viviendo juntos» [13, 15]. Para que la interacción sea una *simbiosis* debe haber una intimidad física –contacto externo o vivir dentro del organismo– entre las especies asociadas, durante la mayor parte o la totalidad de su vida.

Las interacciones planta–hormiga pueden clasificarse como simbiosis y se ha aconsejado clasificarlas en primera instancia de esta forma –más que como mutualismos– si no se conoce el resultado neto que la interacción tiene sobre la densidad poblacional, la tasa de crecimiento o la adecuación de las especies [27], ya que –como Anton de Bary definió explícitamente [15]– la simbiosis es independiente del resultado de la interacción, es decir, puede variar entre parasitismo, comensalismo y mutualismo.

La *facilitación* es un efecto positivo en una especie u otra, sin importar si el efecto es recíproco; usualmente es el resultado de una modificación en el ambiente al interactuar una especie con otra, lo que promueve el crecimiento, la supervivencia o la reproducción de la segunda especie [19]. Una facilitación mutua se considera un tipo de mutualismo.

La *cooperación* o la *protooperación* es un término no tan específico que se usa mayormente para describir beneficios mutuos intraespecíficos, aunque también se puede utilizar para beneficios interespecíficos si esto se define claramente.

### 2.1.3.2. Clasificaciones del mutualismo

El mutualismo se puede clasificar principalmente de tres formas distintas no excluyentes: de acuerdo con el tipo de beneficio obtenido, al grado de cierta característica o a que se otorga el beneficio por medio de una especie intermediaria [15].

Los **beneficios** mediante los cuales se clasifica al mutualismo pueden ser de transporte, protección o nutrición (ver tabla 2.2).

Las **características** de la interacción que se han considerado para clasificar los mutualismos son: el grado de dependencia que los organismos tienen entre sí, el grado de especificidad que tienen las especies (si se relacionan únicamente con un organismo o con varios), el grado de integración física y a la historia evolutiva compartida. En la tabla 2.3 se presenta una descripción más amplia de esta clasificación.

Así mismo, las interacciones mutualistas se puede clasificar dependiendo de qué tan directo es el beneficio que las especies obtienen. Si el beneficio se obtiene directamente de la otra especie mutualista se le llama un mutualismo **directo** y si el beneficio se obtiene gracias a una especie intermediaria se le llama un mutualismo **indirecto**. Es importante notar que el contacto entre las especies mutualistas puede ser directo, pero la clasificación se refiere a qué tan directo es el *beneficio* [139].

### 2.1.4. La depredación y el parasitismo

Desde el punto de vista del mecanismo, la **depredación** puede definirse como la interacción en la que un organismo se alimenta de otro, ya sea que únicamente consuma una porción o que lo consuma completamente [1].

Desde el punto de vista del efecto, la depredación es positiva para el depredador y negativa para la presa, sin embargo, las formas en las que los organismos depredan pueden producir cambios en las características del efecto producido. Por ejemplo, el efecto que se produce al consumir organismos enteros rápidamente puede ser diferente al que se produce si se depreda únicamente una porción del mismo a tasas menores. Por ello es conveniente

## 2. MODELOS PRESA-DEPREDADOR CON INTERACCIONES CONSUMIDOR-RECURSO

**Tabla 2.2:** Clasificación de mutualismos conforme al tipo de beneficio obtenido.

Beneficio	Descripción	Ejemplo
Transporte	Una especie transporta a su compañero o a sus gametos.	Transporte de polen entre flores de distintos individuos. Transporte de áfidos por parte de hormigas, a zonas de los árboles más ricas en savia.
Protección	Se provee defensa contra el ambiente biótico o abiótico.	Agresión de las hormigas contra los depredadores de plantas.
Nutrición	Se provee de uno o más nutrientes limitantes a la especie asociada.	Bacterias <i>Rhizobium</i> fijan nitrógeno y después lo proveen a las plantas asociadas con ellas.

*Fuente:* elaboración propia con información de [15].

**Tabla 2.3:** Clasificación de mutualismos de acuerdo con el grado sus características

Característica	Grado bajo	Grado alto
Dependencia	<i>Facultativo:</i> las especies se desempeñan mejor cuando interaccionan pero pueden desempeñarse bien si no hay interacción.	<i>Obligado:</i> las especies no pueden sobrevivir sin su compañero.
Especificidad	<i>Generalizado:</i> las especies se asocian con múltiples especies.	<i>Especializado:</i> cada especie se asocia con una sola especie.
Integración física	<i>No simbiótico o no persistente:</i> todos aquellos mutualismos que no sean simbióticos.	<i>Simbiótico:</i> las dos especies se encuentran en contacto físico íntimo –a menudo fisiológicamente integrado– la mayor parte de sus ciclo de vida.
Historia evolutiva compartida	<i>No coevolucionado:</i> solo una o ninguna de ambas especies ha tenido un cambio evolutivo en el contexto de la interacción.	<i>Coevolucionado:</i> ha habido cambios evolutivos recíprocos en el contexto de la interacción.

*Fuente:* elaboración propia con información de [15].

clasificar esta interacción de una manera más *funcional*. De acuerdo con Begon *et al.* (2006) los depredadores se pueden clasificar entre depredadores verdaderos, organismos que pacen, parásitos y parasitoides.

- *Depredadores verdaderos*: atacan a varias o muchas presas durante su vida; al atacarlas las matan más o menos de forma inmediata; y suelen consumirlas completamente.
- *Organismos que pacen (o que pastan)*: atacan a grandes cantidades de presas durante su vida pero únicamente removiendo algunas partes de esta; aunque el efecto que tienen sobre los *individuos* que consumen es perjudicial no suele ser letal a corto plazo. (Aunque la categoría recibe su nombre por los organismos que realmente pastan, es importante notar que se puede clasificar dentro de esta categoría a los organismos folívoros, frugívoros y nectarívoros. Getz (2011) los clasifica como organismos *cultivadores* pero esto se puede prestar a confusiones.)
- *Parásitos*: únicamente consumen partes de la presa y le son perjudiciales pero no suelen ser letales a corto plazo. La presa es llamada *hospedero* porque suelen ser simbioses, lo cual solo les permite alimentarse de uno o pocos organismos en su vida, esto los diferencia de los depredadores que pacen.
- *Parasitoides*: están asociados con un hospedero –como los parásitos–, no causan una muerte inmediata –como los parásitos y los organismos que pacen– pero al final matan al hospedero –como los depredadores verdaderos.

Aunque la forma de interactuar de los parásitos es una depredación, esta interacción suele clasificarse como **parasitismo**. Esta distinción se hace comúnmente y puede ser de utilidad porque la dinámica de interacción es distinta dependiendo de si el organismo que depreda es un simbiote.

#### 2.1.4.1. Parasitismo e interacciones planta-hormiga de protección

En la interacción *Vachellia-Pseudomyrmex*, si se considera el caso hipotético en el que la planta no fuese depredada por organismos folívoros; no recibiera otros beneficios de la interacción, como nutrición o protección ante patógenos; y mantener a la colonia disminuyera su tasa de crecimiento debido a la asignación de recursos a néctar y cuerpos nutritivos; las hormigas podrían considerarse como parásitos.

Por ejemplo, se ha identificado que la interacción simbiótica entre la hormiga *Allomerus octoarticulatus* y la planta mirmecófita *Cordia nodosa*, es benéfica para ambas especies en presencia de herbívoros, pero al retirar a los herbívoros del sistema, las plantas crecieron en menor proporción debido a los costos de mantenimiento de las hormigas [35].

En general, aunque la interacción de las hormigas que viven en los domacios de los árboles mirmecófitos traiga beneficios de nutrición o protección al árbol, si estos beneficios no son mayores a los costos de mantener a la colonia y ello disminuye la tasa reproductiva, de crecimiento o la adecuación de la planta, la interacción se considera parasitismo.

Este fenómeno se ha estudiado y se han identificado especies de hormigas que podrían considerarse parásitas del mutualismo, al obtener recursos de una árbol habitado por

hormigas mutualistas, pero sin proteger significativamente o en lo absoluto a la planta [18, 24, 48, 70]. Es importante notar que aunque el mecanismo de protección esté presente, podría no haber efecto benéfico neto para las plantas [18]. Este tipo de discrepancias entre el mecanismo y el efecto suelen dificultar la clasificación de las interacciones.

### 2.1.5. Dificultades en la clasificación de las interacciones

La forma en la que se estudian las interacciones entre poblaciones está fuertemente influenciada por las categorías de clasificación comúnmente aceptadas y las características que se les atribuyen [1]. Estas clasificaciones pueden generar confusión o propiciar que algunos fenómenos no sean tomados en cuenta.

Además de la dificultad de agrupar dentro de categorías unificadoras a la diversidad de formas de interacción, Abrams [1] notó problemas que complican la clasificación de las interacciones y que se desarrollan brevemente a continuación.

#### 2.1.5.1. Discrepancia entre mecanismo y efecto

Uno de los principales problemas es determinar en qué escala temporal deben estimarse los efectos de la interacción. Un mecanismo observable podría llevar a clasificar el efecto de interacción en un corto plazo, sin considerar que las consecuencias del mecanismo pueden tener un efecto de diferente signo en alguna otra variable. Esto significa que el efecto inmediato de los mecanismos de interacción puede ser de diferente signo al del efecto neto sobre la tasa de crecimiento, la tasa de reproducción o la adecuación relativa [1].

Se ha identificado que hormigas muy agresivas pueden ser muy buenas defendiendo las plantas pero también pueden ahuyentar a organismos polinizadores, por lo cual, aunque la tasa de crecimiento aumenta, la tasa reproductiva podría disminuir, y aunque el mecanismo observable puede parecer positivo, el efecto neto podría ser negativo [88, 94, 97]. Sin embargo, también se ha visto que este efecto depende del tipo de polinizador por lo que el éxito reproductivo de una planta con varios polinizadores podría no verse afectado por la presencia o agresividad de las hormigas [114].

Por lo tanto, es muy importante que en la clasificación de las interacciones, se haga una adecuada diferenciación o integración de los mecanismos y de los efectos de la interacción, cuidando no igualarlos en signo con base en una definición que atienda únicamente a uno de los dos aspectos.

#### 2.1.5.2. Dependencia de contexto

El resultado de las interacciones a veces puede cambiar de signo dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encuentran los organismos [16], como el caso de la interacción planta-hormiga de protección entre la hormiga *A. octoarticulatus* y la planta mirmecófita *C. nodosa* en ausencia de depredadores, mencionado anteriormente [35]; pero también dependiendo de la densidad de los organismos interactuantes, por ejemplo, Boucher *et al.* (1982) desarrollaron un modelo gráfico para predecir las densidades de animales dispersores (y también consumidores) de semillas, a las cuales la interacción

mutualista de transporte se convierte en depredación [12].

Otra interacción en la que existe dependencia de contexto es en la simbiosis entre plantas y hongos, llamada micorriza. Algunas de estas asociaciones se utilizan en sistemas agrícolas para mejorar la productividad de las plantas. Sin embargo, aunque las micorrizas suelen ser benéficas para los hongos, en algunos casos no lo son para las plantas, debido a factores en el desarrollo, ambientales o genotípicos. Por ello se ha propuesto que los efectos de esta interacción podrían variar continuamente entre parasitismo, comensalismo y mutualismo [71].

En el ámbito de las interacciones con hormigas, Larsen *et al.* (2001) investigaron el mutualismo hemíptero-hormiga en un estudio en el que se compararon sistemas planta-cicadélido-hormiga donde los cicadélidos (hemípteros) se alimentan de la savia de las plantas y producen ambrosía (o «gotas de miel») que se comen las hormigas. Sin la población de hormigas, los cicadélidos aumentaron su población hasta matar a la planta, terminando con sus propios recursos. En cambio, en presencia de hormigas, estas regularon el crecimiento de la población de hemípteros permitiendo la coexistencia de las tres especies. Esto significa que aunque las hormigas inhibieron a los cicadélidos, lo cual podría ser clasificado como un efecto inmediato negativo, estabilizaron sus poblaciones y los ayudaron a sobrevivir en el contexto de recursos limitados, por lo que el efecto neto fue positivo [77].

Se ha analizado que, en el caso de la planta *Senna mexicana* var. *chapmanii*, el néctar extrafloral que se produce disminuye cuando se limita la luz que reciben las plantas [72].

En un estudio en hábitats rocosos de pinares en el que se excluyó a las hormigas de algunas plantas *S. chapmanii* y se varió la cantidad de luz que le llegaba al sistema, al comparar contra plantas con hormigas en las mismas condiciones, se encontró que las hormigas redujeron la herbivoría total en todos los casos. Sin embargo, la tasa de crecimiento de las plantas no se vio afectada por la luz solar ni por la protección de las hormigas. En hábitats soleados, las plantas con hormigas produjeron más semillas que las que no tenían hormigas en las mismas condiciones; mientras que a la sombra no hubo diferencias en la producción de semillas entre plantas con hormigas y plantas sin hormigas; por lo que el efecto de esta interacción es dependiente del contexto en el que se encuentren los organismos, variando entre comensalismo y mutualismo [73].

En un meta-análisis de publicaciones sobre interacciones planta-hormiga [21], se encontró que la dependencia de contexto no es tan común como se pensaba en interacciones de protección, las cuales suelen tener un efecto positivo en las plantas. Sin embargo, esto puede deberse a los métodos comúnmente utilizados al estudiar estas interacciones y a que se requieren más estudios sobre este tema.

Para modelar interacciones mutualistas es recomendable un marco conceptual que permita la adecuada interpretación de los mecanismos de interacción y de sus efectos y además, si es posible, que considere los cambios de signo de los efectos debidos a la dependencia de contexto [58].

### 2.1.6. Interacciones consumidor-recurso

La conceptualización de las interacciones presa-depredador (interacciones en las que una especie es depredada por otra) como interacciones entre consumidores y recursos, facilita la representación de los mecanismos por medio de los cuales las especies mutualistas interactúan.

El término interacciones consumidor-recurso (C-R) fue introducido primeramente para estudiar la dinámica entre especies competidoras [85]. Sin embargo, casi todos los mutualismos involucran la transferencia de energía y nutrientes entre las especies interactuantes, independientemente de si se trata de un mutualismo de nutrición, de protección o de transporte [60]. Por ejemplo, el consumo de néctar por parte de organismos polinizadores es común; al igual que las hormigas que protegen plantas se alimentan del néctar extrafloral o de los cuerpos nutritivos de las hojas; y los organismos frugívoros comen la pulpa de las semillas, facilitando su germinación [32].

Se consideran como **recursos** a individuos enteros, a porciones de estos o al alimento producido por ellos que es depredado por otro organismo. Sin embargo, la categoría también puede aplicarse a nutrientes, a organismos en descomposición o a factores abióticos como la luz y el espacio [58, 60]. El **consumidor** es aquel organismo que incorpora o aprovecha dichos recursos.

Es importante notar que un organismo puede ser a la vez consumidor y recurso al interactuar con uno o más organismos de otras poblaciones. Además, ya que la interacción entre dos poblaciones puede tener efectos positivos y negativos, este planteamiento permite que el resultado de las interacciones no necesariamente sea positivo o negativo, sino que el efecto neto pueda ser cero.

Si se consideran tasas de consumo que aumenten o disminuyan en función de la densidad de los recursos de la población, se puede generar un acercamiento a la modelación de interacciones cuyo efecto dependa del contexto [59]. De esta manera, se pueden estudiar, mediante modelos presa-depredador, interacciones que bajo ciertas condiciones puedan cambiar de depredación o mutualismo a ser amensalistas  $(-, 0)$  o comensalistas  $(+, 0)$ .

Todos los mutualismos involucran costos además de beneficios y aunque se han hecho esfuerzos para medir dichos costos, existen dificultades metodológicas que pueden complicar su estimación [17] como, por ejemplo, el requisito de que las estimaciones de los costos ecológicos se hagan en campo [47].

En el caso de las interacciones planta-hormiga, se ha estudiado que la asignación de recursos a la protección indirecta implican un costo para las plantas [28, 35, 104, 124] y que la interacción de la hormiga implica un costo al perder la actividad de la enzima invertasa [49], sin embargo, el autor de este trabajo encontró únicamente un caso en el que se evaluó si las hormigas sufren un costo *significativo*<sup>1</sup> por la acción de ahuyentar a los depredadores las plantas, en el cual se concluyó que no hubo un costo significativo por esta acción [35].

---

<sup>1</sup>Entendiéndose por costo *significativo* aquel que tuviese un efecto medible sobre alguna variable poblacional de la especie en cuestión, como su tamaño poblacional, tasa reproductiva, mortalidad, etcétera.

En el contexto de la modelación, el acercamiento consumidor-recurso permite considerar la depredación de recursos y su utilización durante la interacción mutualista, dentro de modelos presa-depredador [58].

A continuación se presenta la clasificación del mutualismo de acuerdo con la aproximación consumidor-recurso, la cual complementará la clasificación hecha previamente y permitirá el planteamiento de modelos presa-depredador para interacciones mutualistas.

### 2.1.6.1. Mutualismo como interacción consumidor-recurso

Mediante la clasificación de mutualismos por el tipo de beneficio que se obtiene (nutrición, transporte o protección), se pueden definir dos categorías más de interacción: transferencias de masa (nutrición); o la provisión de servicios, ya sean directos (como el transporte) o indirectos (como la protección u otros fenómenos donde los beneficios se obtienen a través de una tercera especie).

Utilizando esta distinción, se han identificado tres tipos de mutualismos consumidor-recurso [60]:

**Mutualismos consumidor-recurso bidireccionales:** cada especie consume el recurso que la otra produce. La interacción es mutualista solo si los beneficios son mayores que los costos de producir el recurso. En este tipo de mutualismo se encuentra la nutrición por parte de una planta como consecuencia de las actividades que realiza una colonia de hormigas asociada a ella. Además, en esta categoría se encuentran los líquenes, corales, bacterias fijadoras de nitrógeno, asociaciones áfido-bacteria, termita-protozoario u hongo-hormiga (ver tabla 2.4 y figura 2.1a) [15, 26, 30, 98].

**Mutualismos consumidor-recurso unidireccionales:** una especie consume el recurso que la otra provee y la especie consumidora ofrece un servicio a la especie proveedora. La interacción es mutualista si los beneficios del servicio superan a los costos de la producción del recurso y si el beneficio por consumir el recurso supera los costos de ofrecer el servicio. En esta categoría se encuentran las interacciones planta-animal de polinización y las interacciones planta-hormiga de protección (ver tabla 2.4 y figura 2.1b y 2.1c).

**Mutualismos consumidor-recurso indirectos:** las especies involucradas obtienen u ofrecen un servicio a través de una tercera especie involucrada.

El mimetismo mülleriano es un mutualismo indirecto: un caso de esta interacción es aquel en el que un depredador consume dos especies. Siendo tóxica una de ellas –la especie modelo–, el depredador no la consume tanto; al mimetizar a la especie modelo, la segunda especie –la especie copia– es depredada en menor cantidad y mediante esta interacción indirecta, ambas resultan beneficiadas (ver tabla 2.4 y figura 2.1d) [126].

Otro ejemplo de mutualismo indirecto es el que llevan a cabo los pájaros *indicadores* o «guías de miel» [117]. Estos pájaros utilizan sonidos especiales para guiar a tejones o humanos hacia colmenas, de forma que estos irrumpen, desalojando a las abejas, y obtengan la miel, de la cual se alimentan tanto tejones o humanos y los pájaros indicadores (ver tabla 2.4 y figura 2.1e) [60].



**Tabla 2.4:** Ejemplos de mutualismos consumidor-recurso.

Mutualismo	Consumidor	Recurso	Figura 2.1
<b>Mutualismo consumidor-recurso bidireccional</b>			
Nutrición	planta ( $M_1$ ), hormiga ( $M_2$ )	nitrógeno en restos y excreta, néctar y cuerpos nutritivos.	(a)
<b>Mutualismos consumidor-recurso unidireccionales</b>			
Transporte	animal ( $M_2$ )	néctar de la planta ( $M_1$ )	(b)
Protección	hormiga ( $M_2$ )	néctar o cuerpos nutritivos de la planta ( $M_1$ )	(c)
<b>Mutualismos consumidor-recurso indirectos</b>			
Mimetismo mülleriano	depredador ( $P$ )	especies modelo e imitadora ( $M_1, M_2$ )	(d)
Guías de miel	pájaro indicador ( $M_1$ ), tejón ( $M_2$ )	larvas de abeja y miel ( $R$ )	(e)
Peces limpiadores	peces limpiadores ( $M_2$ )	ectoparásitos ( $P$ ) de peces clientes ( $M_1$ )	(f)

*Fuente:* modificado de [59, 60].

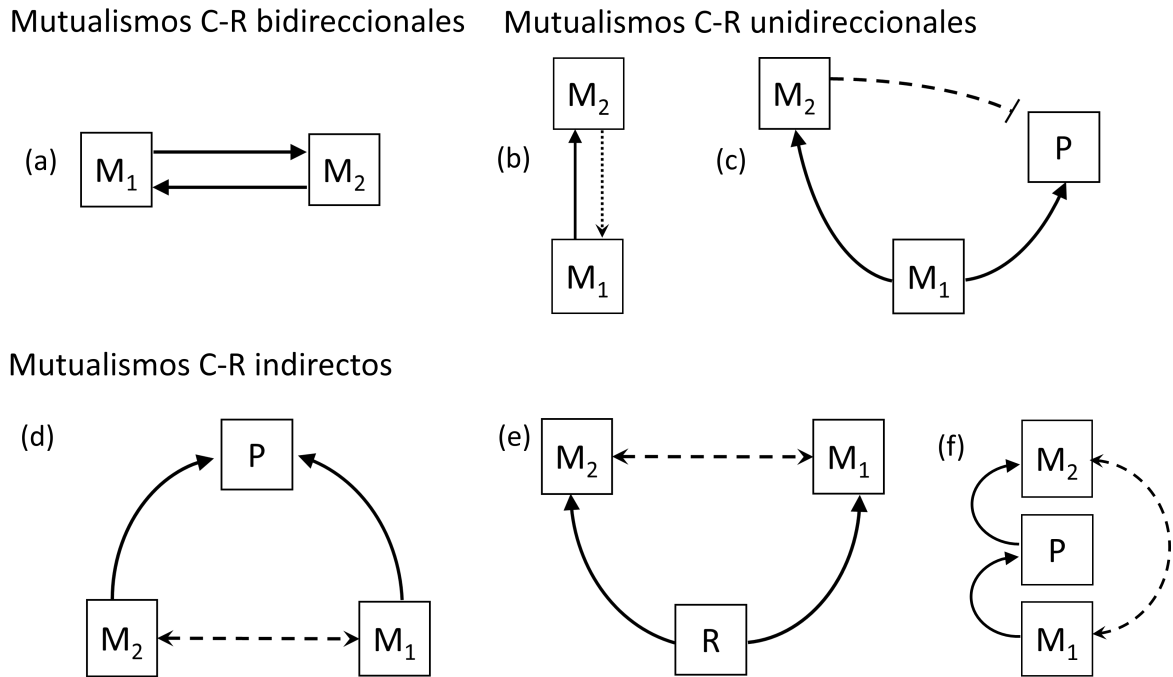
Los peces limpiadores son peces que retiran ectoparásitos de otros peces a los que se denomina peces «clientes» [103]. Ya que el beneficio se obtiene a través de una tercera especie, pues únicamente hay beneficio si los peces limpiadores se alimentan de ectoparásitos, este mutualismo se considera indirecto (ver tabla 2.4 y figura 2.1f).

El modelo conceptual de las interacciones consumidor recurso se enfoca principalmente en los mecanismos de interacción, lo cual puede ser una ventaja al trasladar el modelo conceptual a un modelo matemático. Sin embargo también permite considerar efectos netos por medio de la representación de servicios o inhibiciones.

Por ejemplo, en el sistema *Vachellia-Pseudomyrmex*, la planta transfiere masa a las hormigas, por lo que el efecto inmediato de la interacción es negativo para la planta y positivo para las hormigas. Sin embargo, el beneficio se obtiene por medio de la inhibición de los depredadores de las hojas, por lo que los efectos resultantes deben ser un efecto neto positivo para las plantas y un efecto inmediato negativo para los depredadores de las hojas.

Los efectos inmediatos suelen ser simples de representar porque son acordes al mecanismo de interacción. Los efectos netos, en cambio, son más difíciles de representar pues pueden suceder en escalas temporales distintas al mecanismo o resultar de la interacción con una tercera especie, en el caso de los mutualismos indirectos.

Una forma en la cual se puede enfrentar esta dificultad, atendiendo a los mecanismos de interacción, es considerar que los organismos ingieren o consiguen sus recursos (efecto



**Figura 2.1:** Representación gráfica de mutualismos consumidor-recurso (a) bidireccionales, (b, c) unidireccionales e (d-f) indirectos.  $M_1$  y  $M_2$  son dos poblaciones mutualistas,  $P$  es una especie depredadora y  $R$  es un recurso de  $M_1$  y  $M_2$ . Como en las redes tróficas, la especie que se encuentra arriba está en un nivel trófico superior a la de abajo. Las flechas continuas indican el flujo de energía o nutrientes y su dirección. La flecha punteada indica un servicio de transporte y la dirección indica la especie que se beneficia de este servicio. Las líneas discontinuas indican un servicio indirecto. La línea discontinua con barra significa un servicio de protección y la barra está cerca de la población inhibida. Modificado de [59].

positivo) y que además los utilizan y desechan (efecto negativo). De esta manera, el efecto neto debe resultar de la suma de ambos procesos [59].

Habiendo hecho una revisión de la fenomenología de las interacciones planta-hormiga y de los modelos conceptuales utilizados para clasificar y estudiar las interacciones entre especies, a continuación se presenta una breve introducción a la modelación matemática de dinámica de poblaciones, iniciando con el modelo presa-depredador Lotka-Volterra.

## 2.2. Modelos presa-depredador basados en el modelo Lotka-Volterra

Los modelos matemáticos presa-depredador son la base del análisis de dinámica poblacional de las interacciones interespecíficas. El primer modelo de interacciones presa-depredador fue desarrollado simultáneamente por Alfred J. Lotka (1880–1949) y Vito Volterra (1860–1940), estudiando sistemas biológicos con diferentes enfoques [65].

Lotka propuso que el modelo podría servir para describir interacciones planta-herbívoro (1920) y parasitismos (1925). Sin embargo, lo estudió primeramente en reacciones químicas autocatalíticas basándose en la Ley de Acción de Masas (1909, 1920). Volterra (1926) lo desarrolló estudiando datos de la variación de peces en el mar Adriático y propuso extenderlo para relaciones tróficas de tres especies.

El modelo se ha ajustado a datos generados experimentalmente en laboratorio y, en algunos casos, datos en campo han mostrado comportamientos similares, como el famoso caso de la variación poblacional inferida de liebres y lince en Canadá [131].

El modelo Lotka-Volterra ha sido modificado de diversas maneras pero sigue siendo la base de los modelos de dinámicas poblacionales, tanto si se parecen al planteamiento de Lotka, como si se apegan más al de Volterra. A continuación se hace una breve introducción a este modelo.

### 2.2.1. Modelo Lotka-Volterra clásico

El modelo original supone que las poblaciones pueden describirse mediante sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias, por lo que se hacen las suposiciones de que las poblaciones no tienen una estructura de edad o tamaño, es decir que son homogéneas, y que los nacimientos y las muertes se llevan a cabo de forma continua y proporcional a la densidad de la población respectiva.

Las poblaciones interactuantes ( $X_i(t)$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ ), que en el planteamiento de Lotka pueden ser organismos o nutrientes, dependen tanto de las otras especies como de parámetros correspondientes al «carácter»<sup>2</sup> de cada organismo en el tiempo,  $Q_i(t)$ , así como de la variación de factores abióticos del ambiente en el que se encuentran,  $E(t)$ .

$$\frac{dX_i}{dt} = F_i(X_1, X_2, \dots, X_n, Q_i, E), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (2.1)$$

Por facilidad se supone que tanto  $Q_i$  como  $E$  son constantes, que el ambiente es homogéneo, y que el sistema está compuesto únicamente por dos especies: una presa ( $N$ ) y un depredador ( $P$ ).

---

<sup>2</sup>Lotka, utiliza «carácter» para conjuntar características fenotípicas de los organismos que pueden variar en el tiempo desde un punto de vista evolutivo [82].

Se supone que la presa se encuentra en un espacio con una gran cantidad de recursos de forma que la densidad de los recursos ( $R$ ) puede considerarse constante durante el periodo de interacción. Además, se supone que la presa es el único alimento del depredador. El crecimiento de ambas especies, por lo tanto, depende de la cantidad de encuentros con su recurso respectivo.

Considerando el caso en el que la presa,  $N(t)$ , se encuentra en ausencia del depredador,  $P(t)$ , su variación poblacional puede ser descrita por la siguiente ecuación:

$$\frac{dN}{dt} = \beta RN - \gamma N \quad (2.2)$$

$$r = (\beta R - \gamma) \quad (2.3)$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (2.4)$$

Donde  $\beta$  es la tasa a la cual la población de la presa obtiene masa de sus recursos,  $\gamma$  es la tasa a la cual pierde masa debido a excreta o a la muerte de sus organismos y  $r$  es la tasa de crecimiento de la población.

Resolviendo la ecuación (2.4), se obtiene

$$N(t) = N_0 e^{rt} \quad (2.5)$$

Siendo  $N_0 = N(0)$ . Cuando  $N = 0$  la ecuación diferencial (2.5) tiene un punto de equilibrio, es decir, un punto en el que su población no cambia y por lo tanto:

$$\frac{dN}{dt} = 0 \quad (2.6)$$

En este caso, la población permanecerá en el punto  $N(t) = 0$  en cualquier momento. Si  $N(0) > 0$ , la población crecerá infinitamente cuando  $t \rightarrow \infty$ , por lo cual se dice que es un punto de equilibrio *inestable* (ver figura 2.2a y apéndice A.1).

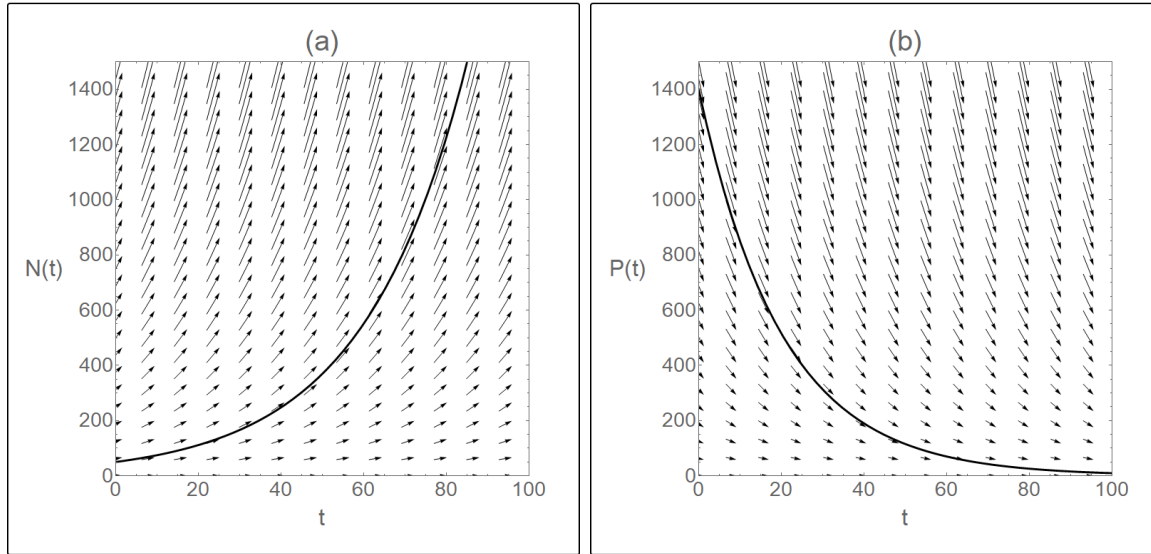
A su vez, se supone que los depredadores en ausencia de presas pierden masa a una tasa  $\mu$  por las mismas razones que las presas, y por lo tanto su cambio poblacional es:

$$\frac{dP}{dt} = -\mu P \quad (2.7)$$

Resolviendo la ecuación (2.7), se obtiene la solución:

$$P(t) = P_0 e^{-\mu t} \quad (2.8)$$

Donde  $P_0 = P(0)$ . Al igual que en el caso de la presa, la ecuación (2.7) tiene un punto de equilibrio en  $P(t) = 0$  pero en este caso es *asintóticamente estable* ya que para



**Figura 2.2:** (a) Población de las presas,  $N(t)$ , en función del tiempo, en ausencia de depredadores ( $N_0 = 50$  y  $r = 0.04$ ) con la representación de su campo vectorial. (b) Población de los depredadores,  $P(t)$ , en función del tiempo, en ausencia de las presas ( $P(0) = 1400$  y  $\mu = 0.05$ ) con la representación de su campo vectorial.

cualquier población inicial  $P(0) > 0$ , la solución se aproxima asintóticamente al valor de equilibrio  $P(t) = 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$  (ver figura 2.2b).

Es importante notar que si  $N_0 = P_0$  y  $r = \mu$  la única diferencia entre las ecuaciones (2.5) y (2.8) es el signo del exponente, lo cual determina la estabilidad de sus soluciones.

Cuando tanto presas como depredadores se encuentran presentes, se supone que los encuentros entre ambas especies disminuirán la densidad poblacional de las presas y aumentarán la de los depredadores a una tasa  $\eta$  ( $\eta > 0$ ). Por lo que la interacción de ambas poblaciones, considerando la dinámica tanto en ausencia de presas o depredadores, así como en presencia de ambos, se puede representar mediante el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias acomodadas:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN - \eta N P \\ \frac{dP}{dt} &= -\mu P + \eta N P \end{aligned} \tag{2.9}$$

Este es el modelo Lotka-Volterra clásico, que es la base de los modelos presa-depredador, y al cual se le han hecho modificaciones subsecuentes, añadiendo suposiciones o modificando términos para considerar factores que afectan la interacción de las poblaciones. Por ejemplo, es común que se considere que  $\gamma$  y  $\mu$  son tasas de mortalidad, de las presas y los depredadores, respectivamente, y que la pérdida de masa no asociada a la muerte quede considerada añadiendo un término de eficiencia de conversión de recursos en presas,  $\varepsilon$  ( $1 > \varepsilon > 0$ ), y uno de presas en depredadores,  $\epsilon$  ( $1 > \epsilon > 0$ ), por lo que  $r = \varepsilon\beta R - \gamma$ , y el

sistema de ecuaciones queda de la siguiente forma:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN - \eta NP \\ \frac{dP}{dt} &= -\mu P + \epsilon \eta NP\end{aligned}\tag{2.10}$$

Es importante aclarar que los parámetros de interacción podrían estar relacionados a variables ambientales, ya que los organismos se desempeñan de formas distintas dependiendo de factores abióticos [54]. Al considerar constantes las variables ambientales también se considera que los parámetros del sistema son constantes, o bien, que son el valor promedio de estos en un lapso característico.

A la cantidad de presas que mueren debido a la acción del depredador se le llama *respuesta funcional* a la densidad de presas  $f(N)$ , y a la tasa de cambio del depredador en función de su población y la de la presa, se le llama *respuesta numérica*  $g(N, P)$  [63, 119, 125]. Por lo que el sistema (2.10) se reescribe como:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN - f(N)P \\ \frac{dP}{dt} &= -\mu P + \epsilon f(N)P = g(N, P)\end{aligned}\tag{2.11}$$

Estas respuestas fueron definidas por Holling (1961) basándose en el trabajo de Solomon (1949). Debido a su propuesta de estas definiciones y a la obtención de una de las respuestas funcionales [62] más utilizadas en modelación de poblaciones, a los cuatro tipos de respuestas funcionales a la densidad de las presas se les llaman funciones de respuesta de Holling tipo I-IV [20, 125].

Se pueden analizar algunas de las propiedades del sistema (2.9) a partir de los puntos donde las poblaciones no cambian, también llamados puntos de equilibrio o *puntos críticos*. Para simplificar el análisis es conveniente reescalar el sistema de la siguiente manera:

$$x(\tau) = \frac{\eta N(t)}{\mu}, \quad y(\tau) = \frac{\eta P(t)}{r}, \quad \tau = rt \quad y \quad \alpha = \frac{\mu}{r}$$

Por lo que se obtiene:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d\tau} &= x(1 - y) \equiv g_1(x, y) \\ \frac{dy}{d\tau} &= \alpha y(x - 1) \equiv g_2(x, y)\end{aligned}\tag{2.12}$$

Los puntos de equilibrio son, por lo tanto,

$$p_0 = (x_0^*, y_0^*) = (0, 0) \quad y \quad p_1 = (x_1^*, y_1^*) = (1, 1).$$

Si estos puntos de equilibrio son hiperbólicos (ver apéndice A.2), de acuerdo con el teorema Hartman-Grobman (ver apéndice A.2.1), se puede analizar su estabilidad mediante la aproximación lineal (ver apéndice A.2.2)

$$\frac{d\mathbf{z}}{d\tau} = \mathbf{J}\mathbf{z} \quad (2.13)$$

en cada punto de equilibrio, donde  $\mathbf{z} = (x, y)^T$  y  $\mathbf{J}$  es la *matriz Jacobiana* del campo vectorial que define al sistema (2.12), evaluada en cada punto de equilibrio, es decir

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial g_1}{\partial x} & \frac{\partial g_1}{\partial y} \\ \frac{\partial g_2}{\partial x} & \frac{\partial g_2}{\partial y} \end{pmatrix} \Big|_{x=x_k^*, y=y_k^*} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \mathbf{J} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad k = 0, 1.$$

Si se toma la aproximación lineal en el punto de equilibrio  $p_0$ , se obtiene el sistema

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \mathbf{J} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}. \quad (2.14)$$

Los valores propios (también llamados *eigenvalores*) de la matriz  $\mathbf{J}$  son las raíces del polinomio característico:

$$P(\lambda) = \det(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{I}) = \begin{vmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & -\alpha - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

En este caso, son  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = -\alpha$ , por lo que este punto de equilibrio es hiperbólico, ya que  $\text{Re}(\lambda_{1,2}) \neq 0$ , y por lo tanto la aproximación lineal (2.14) tiene la misma estructura cualitativa que el sistema (2.12). Los vectores propios de  $\mathbf{J}$  son

$$\boldsymbol{\xi}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}; \quad \boldsymbol{\xi}_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix},$$

por lo que su solución general es:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = k_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} e^t + k_2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} e^{-\alpha t}$$

De acuerdo con el criterio Routh-Hurwitz (ver apéndice A.2.3), se concluye que el punto de equilibrio es inestable ya que, en el polinomio característico

$$\begin{aligned} P(\lambda) &= \lambda^2 + a_1\lambda + a_2 \\ &= \lambda^2 + (\alpha - 1)\lambda + (-\alpha) = 0 \end{aligned}$$

$a_1 > 0$  pero  $a_1 a_2 < 0$  ya que  $a_2 < 0$  dado que por definición  $\alpha > 0$ . Mediante la clasificación de puntos de equilibrio de sistemas en dos dimensiones, conforme a los eigenvalores del polinomio característico (ver apéndice B.1), se concluye que el punto de equilibrio  $p_0$  es un punto silla.

Haciendo la aproximación lineal del sistema (2.12) en el punto de equilibrio  $p_1$  se obtiene:

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{d\tau} \\ \frac{dy}{d\tau} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

El polinomio característico asociado a la matriz  $\mathbf{J}$  es

$$\begin{aligned} P(\lambda) &= \det(\mathbf{J} - \lambda \mathbf{I}) = \begin{vmatrix} -\lambda & -1 \\ \alpha & -\lambda \end{vmatrix} = 0 \\ &= \lambda^2 + \alpha = 0 \end{aligned}$$

y sus valores propios son  $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha}$ . Este punto de equilibrio es no hiperbólico, ya que  $\text{Re}(\lambda_{1,2}) = 0$ , por lo que la dinámica local del sistema no lineal no está dada por la aproximación lineal, ya que una de las condiciones del Teorema Hartman-Grobman es que los puntos de equilibrio sean hiperbólicos (ver apéndices A.2.1 y A.2.2).

De acuerdo con la clasificación de puntos de equilibrio de sistemas en dos dimensiones, conforme a los eigenvalores del polinomio característico (ver apéndice B.1), se sabe que el punto de equilibrio  $p_1$  puede ser un centro o un foco. Sin embargo, después de hacer el análisis de estabilidad global del punto de equilibrio  $p_1$  (ver apéndice A.4) se concluye que el punto de equilibrio es un centro.

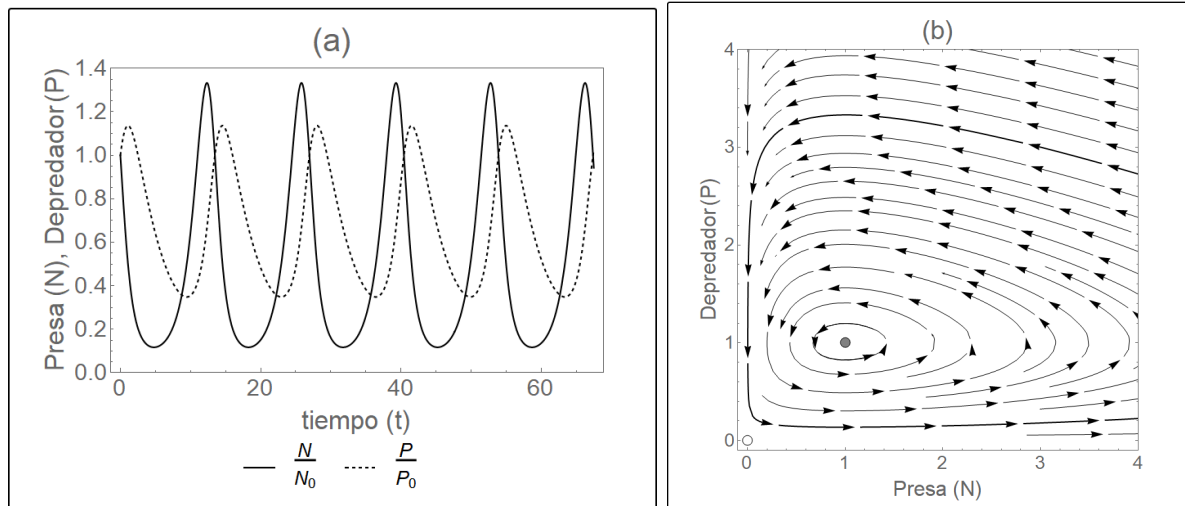
Al aproximar numéricamente el modelo Lotka-Volterra, se puede observar que las poblaciones oscilan con respecto del tiempo (ver figura 2.3a) y forman una trayectoria casi elíptica en el espacio fase (ver figura 2.3b), alrededor del punto  $(1, 1)$ , el cual corresponde al punto  $\left(\frac{\mu}{\eta}, \frac{r}{\eta}\right)$  en el sistema con dimensiones; si ambas poblaciones iniciaran en ese punto permanecerían en equilibrio.

El modelo Lotka-Volterra clásico suele asociarse a estimaciones de la variación poblacional de lince que se alimentan de las liebres, inferidas mediante datos de ventas de pieles por la Hudson Bay Company en Canadá de 1845-1935. En la figura 2.4 se presenta una reproducción de la gráfica elaborada por MacLulich en 1937.

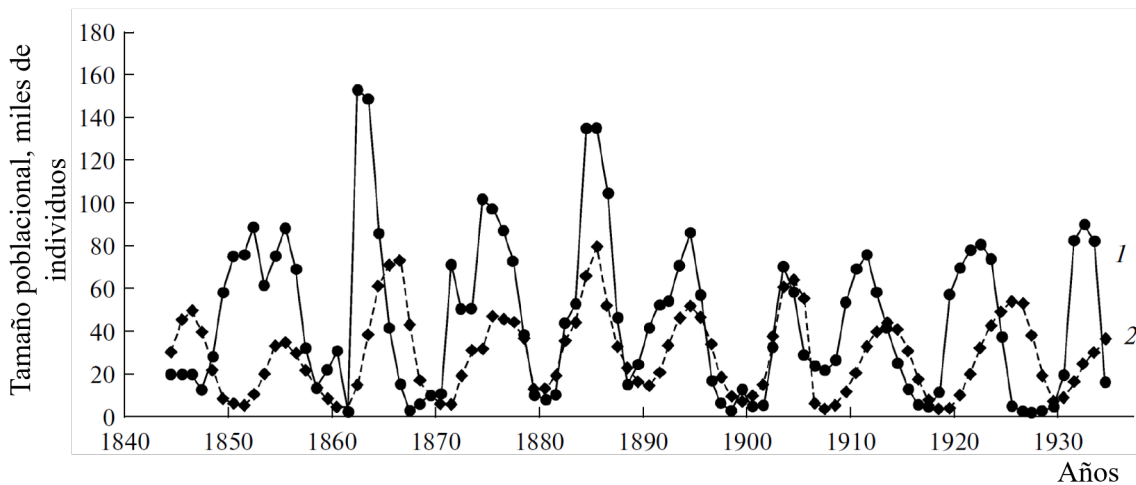
Mediciones posteriores comprobaron que tanto las liebres como lince (y zorros), presentan ciclos de 10 años aproximadamente [2, 31]. Un análisis posterior concluyó que el modelo Lotka-Volterra clásico coincide con suficientes puntos de los datos de la Hudson Bay Company como para considerarlo como una buena aproximación [92].



## 2. MODELOS PRESA-DEPREDADOR CON INTERACCIONES CONSUMIDOR-RECURSO



**Figura 2.3:** (a) Solución numérica del modelo Lotka-Volterra y (b) campo vectorial de su plano fase; El punto  $p_0$  es inestable y se representa mediante un punto blanco; las soluciones oscilan alrededor del punto  $p_1$ , representado mediante un punto gris.



**Figura 2.4:** Fluctuaciones en las poblaciones de linces y liebres en Canadá de 1845 a 1935: (1) curva de las variaciones en el número de liebres (2) curva de variaciones en el número de linces. Imagen reimpressa y traducida con el permiso de **Springer Nature: Springer BIOPHYSICS** [92] («The dynamics of the lynx–hare system: an application of the Lotka–Volterra model», Nedorezov), Copyright © 2016, Pleiades Publishing, Inc. (2016).

### 2.2.1.1. Críticas al modelo Lotka-Volterra clásico

Las principales críticas hechas al modelo Lotka-Volterra se deben en su mayoría a las simplificaciones iniciales planteadas por Lotka y por Volterra [81, 130].

Se critica que las presas crecen sin límite en ausencia del depredador, lo cual se debe a la suposición de que los recursos son muy grandes y se pueden considerar constantes.

Una de las formas en las que se ha considerado la limitación de las presas es mediante la inclusión de términos de competencia intraespecífica en la respectiva ecuación de dinámica poblacional, sin embargo, mediante esta modificación, se generan puntos de equilibrio asintóticamente estables (este resultado se presentará en la siguiente sección), por lo que las oscilaciones tienden a desaparecer. Este cambio cualitativo en la dinámica al modificar el parámetro de interacción hace al modelo Lotka-Volterra clásico *estructuralmente inestable* (ver apéndice A.5), lo cual, a su vez es fuente de críticas.

Otra crítica que se hace es que los depredadores consumen presas permanentemente, es decir que no se considera que pueden llegar a un estado de saciedad momentáneo en el que no depreden. En el fondo de esta observación está el hecho de que no se considera que las especies almacenan recursos.

Al considerar los factores ambientales que pueden afectar el comportamiento de los organismos como constantes, puede resultar difícil comparar contra datos experimentales pues, para algunas especies, procesos como la reproducción podrían ocurrir en ritmos dependientes de factores abióticos. Sin embargo, considerar variaciones temporales puede hacer al sistema depender explícitamente del tiempo –convirtiéndolo en un sistema *no autónomo*– lo cual dificulta su análisis.

### 2.2.2. Modelo Lotka-Volterra generalizado

El modelo Lotka-Volterra generalizado consiste en el sistema clásico más la modificación de considerar términos de competencia intraespecífica.

#### 2.2.2.1. Competencia intraespecífica

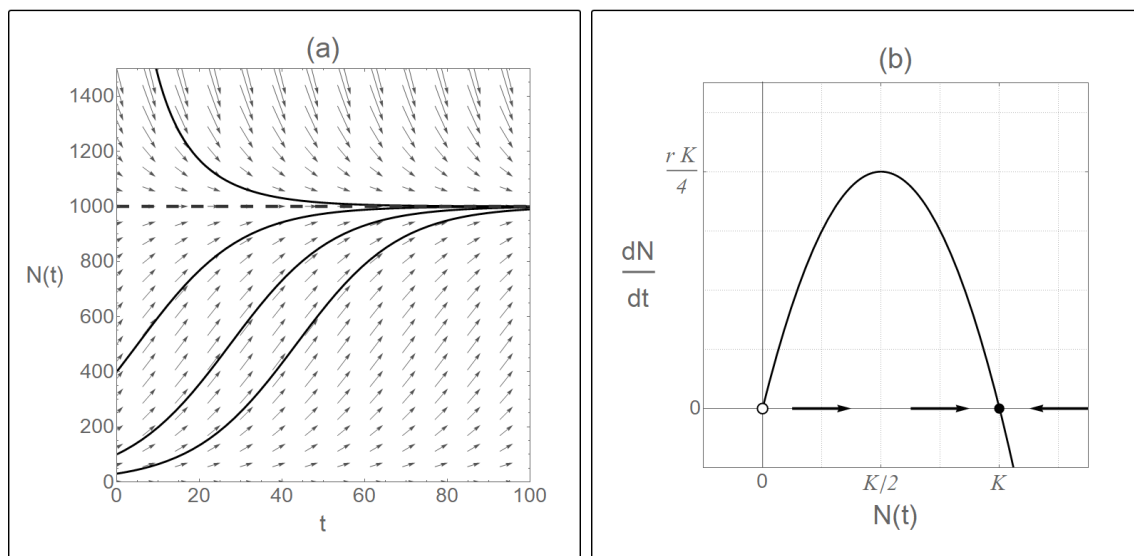
Para considerar el efecto de la competencia intraespecífica en la dinámica de las poblaciones en un ambiente con recursos limitados se ha utilizado la *ecuación logística* desarrollada por el matemático belga Pierre-François Verhulst (1804-1849) para estudiar poblaciones humanas [6]:

$$\frac{dN}{dt} = r \left( \frac{K - N}{K} \right) N \quad (2.15)$$

Donde  $r$  es la tasa de crecimiento de la población  $N(t)$ ,  $K$  es su capacidad de carga y su solución es:

$$N = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-rt}} \quad (2.16)$$

En la figura 2.5 se puede observar que si la población inicial  $N(0) > 0$  la solución se aproxima asintóticamente a la solución de equilibrio  $N(t) = K$  cuando  $t \rightarrow \infty$ , por lo que  $N(t) = K$  es llamado un punto de equilibrio *asintóticamente estable*. El punto de equilibrio  $N(t) = 0$  es, por el contrario, *inestable* porque la única forma de garantizar que se mantenga cerca del cero es si  $N(0) = 0$ , ya que cualquier solución que inicie cerca del cero se alejará de este valor y terminará en  $N(t) = K$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .



**Figura 2.5:** (a) Soluciones del modelo logístico con diferentes valores de  $N_0$  junto con el campo vectorial de (2.15), esta dinámica se puede representar de la siguiente manera: (b) comportamiento de (2.15) con respecto de  $N(t)$ : en el eje de las abscisas se representa la *línea fase* en donde las flechas representan la dirección a la cual tenderán las soluciones dada una población inicial  $N_0$ ; el punto de equilibrio blanco representa un punto inestable y el negro uno estable.

De esta manera se pueden considerar poblaciones constreñidas por algún tipo de recurso. Gause (1934) experimentó con poblaciones de microorganismos viviendo aislados y encontró que la ecuación logística se ajustaba a los datos experimentales [36]. Además experimentó con especies que competían y planteó un modelo para especies que compiten por un mismo recurso, basándose en el modelo Lotka-Volterra y en una modificación hecha anteriormente por Volterra (1928) [130].

Cabe mencionar que la capacidad de carga puede no ser constante y depende de la dinámica del sistema, como en el caso de organismos polinizadores donde un incremento en la diversidad de organismos polinizados podría llevar a una mayor capacidad de carga con el tiempo [127]; o de la variabilidad del ambiente [89].

### 2.2.2.2. Bifurcación transcítica

Hasta el momento se han mostrado ejemplos en los que se pueden analizar los dos modelos mostrados mediante la caracterización de sus puntos de equilibrio, suponiendo

ciertos valores constantes de los parámetros involucrados, como las tasas de depredación o la capacidad de carga; sin embargo, los puntos de equilibrio pueden cambiar en número o en carácter de estabilidad –cambiando cualitativamente a la solución– al variar los parámetros de las ecuaciones.

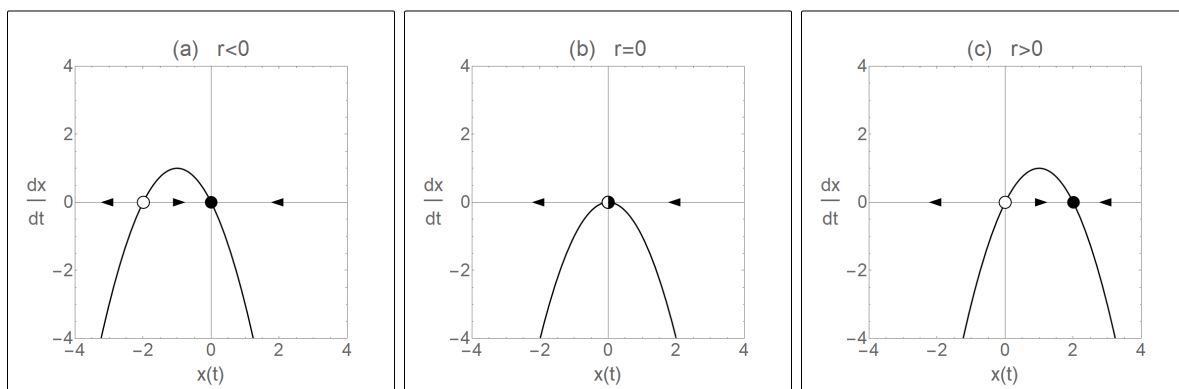
A estos cambios cualitativos en la dinámica se les conoce como *bifurcaciones*. Al parámetro que es variado se le suele denominar *parámetro de control* y a los puntos donde el cambio cualitativo ocurre se le llaman *puntos de bifurcación* [120].

Una ecuación, similar a la logística es de utilidad para ilustrar este concepto:

$$\dot{x}(t) = rx(t) - x^2(t) \tag{2.17}$$

Donde  $\dot{x}(t) = \frac{dx}{dt}(t)$ . Suponiendo que ni  $x$ , ni  $r$  están constreñidos únicamente a valores positivos, por lo que  $(r, x(t)) \in E = \{(r, x(t)) \mid -\infty < r < \infty, -\infty < x(t) < \infty, t \geq 0\}$ , la ecuación (2.17) presenta el siguiente comportamiento cualitativo:

- Para valores  $r < 0$ , hay un punto de equilibrio inestable en  $x_1^* = r$  y uno estable en  $x_2^* = 0$  (ver figura 2.6a).
- Para  $r = 0$ , hay un punto de bifurcación en  $x_1^* = 0$  (ver figura 2.6b).
- Para valores  $r > 0$ , hay un punto de equilibrio inestable en  $x_1^* = 0$  y uno estable en  $x_2^* = r$  (ver figura 2.6c).

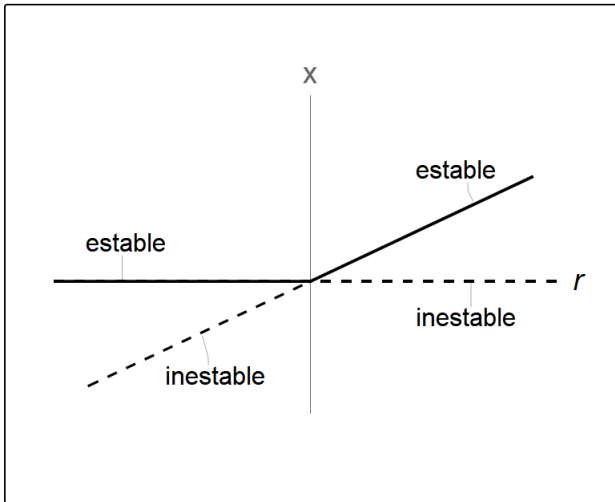


**Figura 2.6:** (a) La ecuación tiene dos puntos de equilibrio, uno inestable para  $x(t) < 0$  (punto blanco) y otro estable para  $x(t) > 0$  (punto negro); (b) cuando  $r = 0$  hay un punto de bifurcación y al aumentar el valor de  $r$  (c) el punto  $x(t) = 0$  se vuelve inestable y se crea un punto estable en  $x(t) = r$ .

A este tipo de bifurcación se le llama *transcrítica* y el comportamiento descrito anteriormente se puede representar en el plano  $rx$  como se muestra en la figura 2.7.

En el contexto de dinámica de poblaciones, este tipo de análisis es de utilidad en sistemas cuyo resultado de interacción depende del contexto –como en los sistemas planta-hormiga de protección–, es decir, a la variación de las tasas de interacción y los parámetros

reproductivos y de mortalidad, debida a cambios ambientales, a la respuesta a la densidad de recursos o de individuos de la misma especie o por otro tipo de efectos. Estos parámetros pueden ser parámetros de control para los cuales existen puntos de bifurcación en la dinámica de dichos sistemas, llevando a las poblaciones a fomentar su crecimiento, a controlarlo o a extinguirse (un ejemplo es el modelo de los brotes de larvas de polilla que depredan a las píceas [120]).



**Figura 2.7:** El comportamiento mostrado en la figura 2.6 representado en el plano  $rx$ : para  $r < 0$ ,  $x(t) = 0$  es estable y  $x(t) = r$  es inestable; para  $r > 0$ ,  $x(t) = 0$  es inestable y  $x(t) = r$  es estable; y el punto de bifurcación se presenta cuando  $r = 0$  y  $x(t) = 0$ .

### 2.2.2.3. Modelo de competencia

El modelo propuesto por Volterra (1928), modificado por Gause (1934), para dos poblaciones que compiten por el mismo recurso, puede ser escrito de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (2.18)$$

Donde  $r_i$  son las respectivas tasas de crecimiento de las especies,  $K_i$  sus capacidades de carga,  $i = 1, 2$ ,  $\alpha$  es la tasa a la cual se inhibe  $N_1$  a causa de su interacción con  $N_2$  y  $\beta$  es la tasa a la cual se inhibe  $N_2$  a causa de su interacción con  $N_1$ .

Al analizar la estabilidad de este sistema<sup>3</sup> se obtienen cuatro casos:

1. Caso en el que  $N_2$  tiene ventaja competitiva  $N_1$  se extingue. En la figura 2.8a se grafica el espacio fase del sistema, incluyendo el campo vectorial asociado, las ceroclinas no triviales<sup>4</sup> de las ecuaciones y los puntos de equilibrio (siendo el blanco inestable y el negro estable).

<sup>3</sup>Los detalles del análisis pueden consultarse en [14].

<sup>4</sup>Las ceroclinas son las curvas en el espacio fase para las que se cumple  $f(x, y) = \frac{dx}{dt} = 0$ , siendo  $x$  y  $y$  dos poblaciones. A las ceroclinas que se encuentran sobre los ejes se les llama *triviales*, de lo contrario se les consideran *no triviales*.

2. Caso en el que  $N_1$  tiene ventaja competitiva  $N_2$  se extingue (ver figura 2.8b).
3. Caso biestable: únicamente sobrevive una de las poblaciones o sobreviven ambas pero esto se determina por las poblaciones iniciales. En este trabajo se le llama *biestable* a este caso porque existen dos puntos de estabilidad que están separados por un punto inestable (ver figuras 2.8c.1 y 2.8c.2).
4. Caso de coexistencia estable: ambas poblaciones sobreviven tendiendo a densidades poblacionales de equilibrio (ver figura 2.8d).

Que el sistema se comporte como en el caso biestable o como en el de coexistencia estable se debe a los valores de los parámetros de competencia interespecífica ( $\alpha$  y  $\beta$ ) y a los de competencia intraespecífica ( $\kappa_1 = \frac{r_1}{K_1}$  y  $\kappa_2 = \frac{r_2}{K_2}$ ). Las especies coexisten si  $\kappa_1\kappa_2 > \alpha\beta$ , lo cual se puede interpretar como una interacción de competencia interespecífica “débil”. En cambio, las especies se comportan como en el caso biestable si  $\kappa_1\kappa_2 < \alpha\beta$ , es decir, si la competencia interespecífica es “fuerte”.

Uno de los resultados más importantes de este modelo es que motivó el llamado **principio de exclusión competitiva** o **principio de Gause**.

Este principio, aunque no fue postulado por Gause, sino interpretado del análisis experimental y matemático que este realizó, y cuyos resultados matemáticos ya habían sido obtenidos por Volterra y por Lotka [36], fue enunciado anteriormente (1904) por Joseph Grinnell [45, 79] y de una forma sencilla puede expresarse de estas maneras:

- «Bajo condiciones constantes, dos especies que utilizan y que son limitadas por un recurso limitante común, no pueden coexistir en un sistema limitado.» [64]
- «Dos o más especies no pueden coexistir viviendo de formas idénticas.» [87]
- «La diferenciación ecológica es la condición necesaria para la coexistencia.» [45]

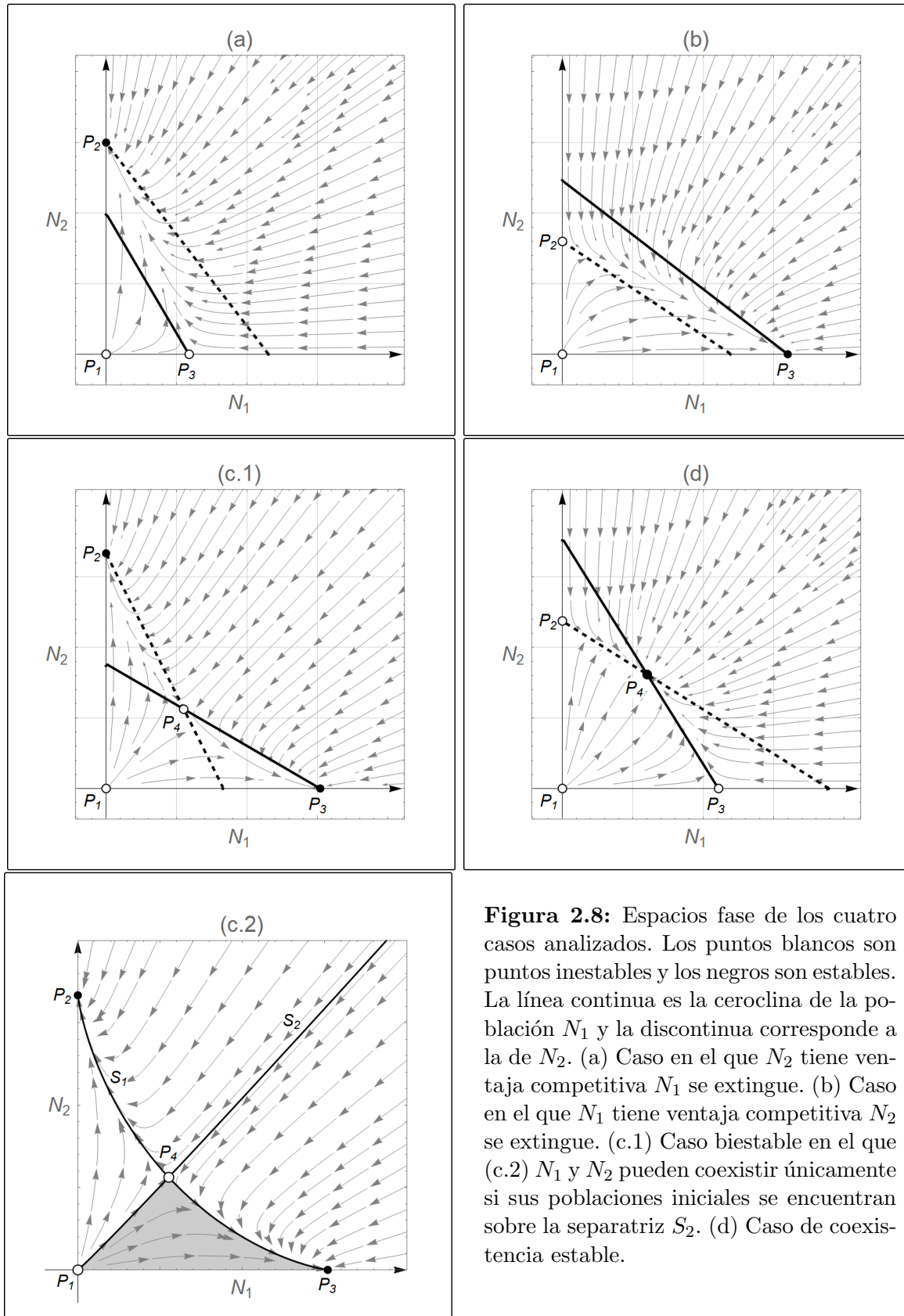
Para abordar las diferencias o similitudes ecológicas entre especies es útil la idea de *nicho ecológico*. En la conceptualización de Hutchinson [64] puede ser definido como «las formas en las que las tolerancias y los requerimientos interaccionan para definir las condiciones y los recursos necesitados por un individuo o especie para desarrollar su forma de vida» [10] y puede distinguirse entre el *nicho fundamental* y el *nicho realizado*.

El nicho fundamental es la combinación de todas las condiciones y recursos que permiten a una especie mantener una población viable indefinidamente. El nicho realizado es el nicho fundamental disminuido por la competencia con una o más poblaciones distintas [10, 64].

Por lo tanto, el **principio de exclusión competitiva** puede ser enunciado de la siguiente forma [10]:

«Si dos especies competidoras coexisten en un ambiente estable, lo hacen como resultado de una diferenciación en su nicho, es decir, una diferenciación en su nicho realizado. Sin embargo, si no existe tal diferenciación, o si es el hábitat la impide, entonces una especie competidora eliminará o excluirá a la otra.»

2. MODELOS PRESA-DEPREDADOR CON INTERACCIONES  
CONSUMIDOR-RECURSO



**Figura 2.8:** Espacios fase de los cuatro casos analizados. Los puntos blancos son puntos inestables y los negros son estables. La línea continua es la ceroclina de la población  $N_1$  y la discontinua corresponde a la de  $N_2$ . (a) Caso en el que  $N_2$  tiene ventaja competitiva  $N_1$  se extingue. (b) Caso en el que  $N_1$  tiene ventaja competitiva  $N_2$  se extingue. (c.1) Caso biestable en el que (c.2)  $N_1$  y  $N_2$  pueden coexistir únicamente si sus poblaciones iniciales se encuentran sobre la separatriz  $S_2$ . (d) Caso de coexistencia estable.

En las interacciones planta-hormiga de protección, puede considerarse que tanto las hormigas como los depredadores folípagos compiten por un mismo recurso: la planta. Sin embargo, el comportamiento mutualista, y que las hormigas sean simbióticas, podrían generar la suficiente diferenciación en el nicho realizado como para que las hormigas no desplacen a los folípagos, ya sea debido a la proximidad al árbol, a que las hormigas sufran poca depredación en este o a que los alimentos que consumen ambas especies, néctar y hojas, están diferenciados.

Además de la formulación del principio de exclusión competitiva, el modelo de dos especies competidoras basado en el modelo Lotka-Volterra proveyó la forma para el primer modelo de mutualismo.

#### 2.2.2.4. Modelo mutualista

Gause (1934) utilizó la forma del modelo de competencia interespecífica para plantear un modelo de *ayuda mutua* entre especies simbióticas [36] y más tarde, el modelo fue propuesto nuevamente por Vandermeer y Boucher (1978) para poblaciones mutualistas [128]. Ambos modelos pueden escribirse de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \kappa_1 N_1^2 + \alpha N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - \kappa_2 N_2^2 + \beta N_1 N_2\end{aligned}\tag{2.19}$$

Siendo:  $\kappa_i$ , con  $i = 1, 2$ , términos de competencia intraespecífica de cada especie en el modelo de Vandermeer y Boucher y  $\kappa_i = \frac{r_i}{K_i}$  en el modelo de Gause –ver sistema (2.20)–;  $\alpha$  y  $\beta$  las tasas a las cuales las especies obtienen beneficios de su interacción con la otra población mutualista.

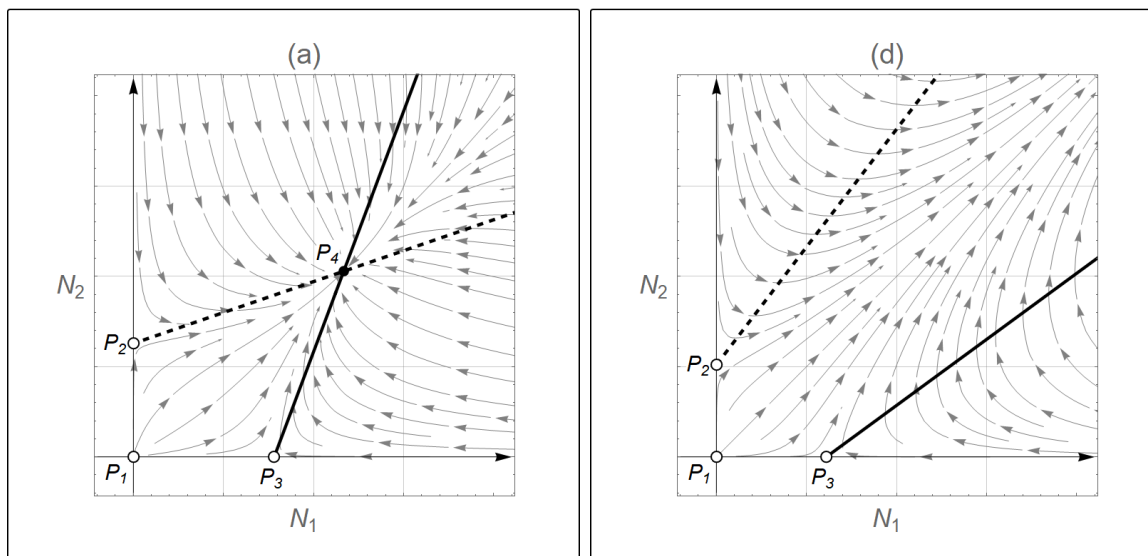
$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 + \alpha N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 + \beta N_1}{K_2} \right)\end{aligned}\tag{2.20}$$

Del análisis de estabilidad del sistema (2.19) se obtienen dos casos:

1. Coexistencia estable: ambas poblaciones sobreviven tendiendo a densidades poblacionales de equilibrio (ver figura 2.9a).
2. Coexistencia inestable: ambas poblaciones sobreviven creciendo infinitamente (ver figura 2.9b). Este caso ha sido llamado la «orgía de beneficios mutuos» por Robert May [57].

Al igual que en el modelo de competencia, estos casos dependen de los parámetros de competencia intraespecífica y de los parámetros de interacción interespecífica. Las especies





**Figura 2.9:** Espacios fase de los dos casos analizados. Los puntos blancos son puntos inestables y los negros son estables. La línea continua es la ceroclina de la población  $N_1$  y la discontinua corresponde a la de  $N_2$ . (a) Coexistencia estable. (b) Coexistencia inestable.

coexisten en poblaciones estables si  $\kappa_1\kappa_2 > \alpha\beta$ , una interacción mutualista “débil”, y crecen infinitamente si  $\kappa_1\kappa_2 < \alpha\beta$ , una interacción mutualista “fuerte”.

Este modelo ha sido criticado por el caso inestable, ya que dos poblaciones no pueden crecer indefinidamente si ambas tienen una capacidad de carga establecida.

En el modelo de Vandermeer y Boucher, no se consideran capacidades de carga, y el crecimiento ilimitado se atribuye a la suposición del modelo Lotka-Volterra de que las especies crecen en un ambiente en que los recursos son tan abundantes que se pueden considerar constantes.

En su análisis, tanto Gause (1934) como Vandermeer y Boucher (1978) reconocieron la necesidad de considerar que los beneficios disminuyen con la densidad de las poblaciones mutualistas, lo cual puede estabilizarlas.

### 2.2.2.5. Modelo generalizado

Para  $n$  poblaciones, el modelo tipo Lotka-Volterra se escribe como [121]:

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \right) = g_i(x_1, x_2, \dots, x_n), \quad i, j = 1, 2, \dots, n. \quad (2.21)$$

o bien

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( b_i + a_{ii}x_i + \sum_{j \neq i}^n p_{ij}(x_j) \right), \quad i, j = 1, 2, \dots, n. \quad (2.22)$$

donde

$$p_{ij}(x_j) = a_{ij}x_j, \quad i, j = 1, 2, \dots, n \quad \text{y} \quad j \neq i \quad (2.23)$$

es la función de interacción entre las poblaciones  $x_i$  y  $x_j$ , o bien, el efecto que tiene la segunda población sobre la primera. Por lo que

$$\frac{\partial g_i}{\partial x_j} = p_{ij} \quad (2.24)$$

De esta forma, el signo de  $p_{ij}$  determina el tipo de interacción que existe entre  $x_i$  y  $x_j$ . Para visualizar de mejor manera este concepto se utilizará una modificación de la llamada «brújula» de interacciones.

La clasificación de interacciones mediante signos (tabla 2.1) suele representarse gráficamente en la brújula de interacciones de Edward Haskell [15]. En la figura 2.10a se presenta una versión modificada de esta, en la cual, las interacciones se clasifican de acuerdo con los signos de las funciones de interacción.

Desde el punto de vista de las interacciones consumidor-recurso el signo de la función de interacción es

- – para representar la pérdida de masa o energía, o para representar la inhibición de la especie, por mortalidad o ahuyentamiento;
- + para representar una adquisición de masa o energía, así como para representar el beneficio resultante de un servicio;
- 0 en ausencia de un mecanismo de interacción o si el efecto del mecanismo existente no tiene repercusión en el cambio poblacional de la especie.

Con esta clasificación de signos (figura 2.10b) se puede diferenciar entre mecanismos y efectos netos de interacción. Estos últimos se obtienen al sumar todos los mecanismos de interacción relevantes.

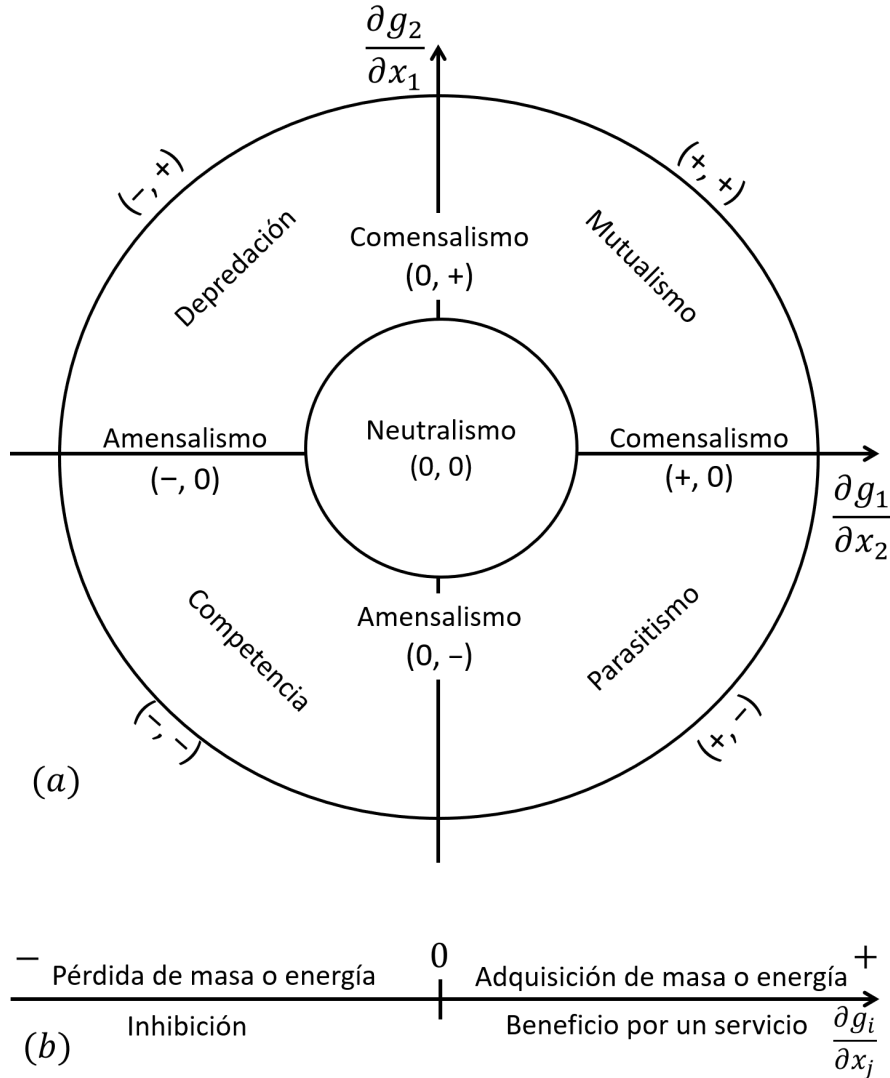
### 2.2.3. Modelos de mutualismo de tres especies

A continuación se presentan algunos modelos de mutualismo de tres especies para visualizar su estructura<sup>5</sup>.

Rai *et al.* (1983) propusieron un modelo de mutualismo [105] para un sistema presa-depredador en el que la presa es mutualista con otra especie

---

<sup>5</sup>El análisis de estabilidad se puede encontrar en las referencias correspondientes o en [29]. No se incluyen ejemplos de sistemas herbívoro-planta-polinizador, pero este podría ser otro ejemplo de un sistema mutualista de tres especies.



**Figura 2.10:** (a) Clasificación de la interacción entre dos poblaciones  $x_1$  y  $x_2$ . En los ejes se representa la función de interacción  $p_{ij}$  como la derivada parcial de la respuesta numérica de cada población con respecto a la otra población. Los signos representan los efectos de los términos de interacción, ver ecuación (2.24). El parasitismo es una depredación y únicamente se incluye para visibilizar este tipo de interacción. La competencia también podría ser depredación mutua. Modificado de [15, 96]. (b) Significado de los signos de acuerdo con la concepción consumidor-recurso.

$$\begin{aligned}
 \dot{u} &= p_u(u, x)u \\
 \dot{x} &= \alpha p_x(u, x)x - f(u, x)y \\
 \dot{y} &= y[-s + cf(u, x)]
 \end{aligned}
 \tag{2.25}$$

siendo  $\alpha$ ,  $s$  y  $c$  parámetros constantes. En el sistema se supone una interacción neutralista entre el mutualista  $u$  y la especie no mutualista  $y$ .

Heithaus *et al.* (1980) propusieron el siguiente modelo [52] para un sistema con mimocoria (siendo  $x_1$  la densidad de colonias de hormigas y  $x_2$  la densidad de semillas) y un depredador de las semillas  $x_3$

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 (a_1 - a_{11}x_1 + a_{12}x_2) \\ \dot{x}_2 &= x_2 (a_2 + a_{21}x_1 - a_{22}x_2 - a_{23}x_3) \\ \dot{x}_3 &= x_3 (a_3 + a_{32}x_2 - a_{33}x_3) \end{aligned} \tag{2.26}$$

Al igual que en el caso anterior se supone una interacción neutralista entre uno de los mutualistas y la población no mutualista. Además se supone que el beneficio mutualista proviene que la función de interacción entre ambos mutualistas y siempre es positiva.

En los sistemas planta-hormiga de protección, en cambio, el beneficio para la planta proviene de la interacción de la hormiga con el depredador. Además, el efecto neto de la interacción entre las plantas y las hormigas no siempre es benéfico.

Este problema resulta de modelar interacciones mutualistas cuyos beneficios están asociados a una interacción indirecta. En estos casos la brújula de interacciones podría no tener validez. Por ello se requiere elegir si se modelan efectos o mecanismos, o en su defecto, una combinación de ambos.

A diferencia del caso en el que se modelan los efectos netos, si se elige la representación del mecanismo, el efecto neto provocado puede no tener el mismo signo que los efectos inmediatos, por lo que el efecto neto de la interacción se debe interpretar de los resultados del modelo.

### 2.3. ¿Mutualismo o competencia? ¿Exclusión competitiva o coexistencia?

En las interacciones planta-hormiga de protección, tanto los depredadores folíagos como las hormigas, se alimentan de un mismo recurso, la planta, por lo que su interacción podría tender a desplazar a una de las especies, de acuerdo con el principio de exclusión competitiva. Sin embargo, el nicho de las hormigas puede estar diferenciado del de los folíagos al ser simbióticas, alimentarse de partes diferentes de la planta y tener un comportamiento agresivo. De esta manera, la interacción planta-hormiga podría permitir la coexistencia entre las tres especies, además de beneficiar a la planta y a las hormigas.

También podrían no existir beneficios netos para la planta resultantes de la interacción con las otras dos poblaciones por lo que el sistema podría ser de competencia entre dos depredadores del árbol (un depredador verdadero o que paca y uno parásito) en lugar de una interacción mutualista.

## 2.4. Objetivos

Con base en lo expuesto anteriormente, a continuación se presentan el objetivo general de este trabajo y tres objetivos particulares.

### 2.4.1. Objetivo general

Analizar la estabilidad asintótica local de sistemas de ecuaciones presa-depredador, basados en el modelo Lotka-Volterra con interacciones mutualistas consumidor-recurso y en la interacción planta-hormiga de protección *Vachellia-Pseudomyrmex*, para estudiar las dinámicas que permiten la coexistencia y el mutualismo de sus poblaciones.

Las tasas de consumo de recursos por parte de las hormigas, y de depredación de hojas por parte de los folípagos, así como la frecuencia a la cual las hormigas ahuyentan a los depredadores, podrían determinar que dos o tres de las especies interactuantes puedan coexistir. Ya que en este trabajo no se cuenta con datos experimentales para asignar valores a estos parámetros, puede resultar de utilidad representar la estabilidad asintótica local del sistema en un espacio de parámetros de forma que puedan variar en el intervalo abierto  $(0, \infty)$  y donde se puedan visualizar las bifurcaciones del sistema.

### 2.4.2. Objetivos particulares

1. Plantear un modelo presa-depredador de mutualismo consumidor-recurso unidireccional de protección basado en el modelo Lotka-Volterra con recursos limitados, para el sistema planta-hormiga-depredadores folípagos.
2. Realizar un análisis de estabilidad asintótica local para determinar si pueden existir soluciones de equilibrio estables donde coexistan las poblaciones mutualistas o las tres especies interactuantes.
3. Obtener el espacio de parámetros formado por la tasa de consumo de las hormigas y la tasa de herbivoría de los depredadores folípagos, indicando las regiones de estabilidad asintótica local de cada solución.

En el siguiente capítulo se realiza el análisis basado en estos tres objetivos particulares.

# Estabilidad del modelo mutualista unidireccional de protección

---

El modelo se planteó identificando los componentes de importancia para la interacción y haciendo reducciones para generar un planteamiento semejante al del mutualismo consumidor-recurso unidireccional de protección, representado mediante un diagrama de interacción. Con base en este diagrama, se plantearon las ecuaciones de un modelo presa-depredador basado en el modelo Lotka-Volterra y se obtuvieron los criterios de estabilidad asintótica local<sup>1</sup> y el espacio de parámetros para los casos que se juzgaron de interés para analizar la interacción.

## 3.1. Reducciones iniciales

Se realizaron las siguientes reducciones del sistema *Vachellia-Pseudomyrmex* para poder analizarlo mediante un modelo presa-depredador:

### 3.1.1. Ambiente

Las variables ambientales en el modelo presa-depredador se suponen constantes, sin embargo se mencionan para reconocer la aproximación que se está haciendo al plantear el modelo. En el ambiente se identificaron cuatro factores clave:

#### 3.1.1.1. Factores abióticos constantes

La radiación solar, la temperatura, la disponibilidad de agua y de nutrientes de la planta se supondrán constantes y en cantidad suficiente para favorecer su crecimiento.

---

<sup>1</sup>En este capítulo y en el siguiente, las referencias a la estabilidad deben entenderse como a estabilidad asintótica local –a menos de que se indique lo contrario–, ya que fue el único tipo de estabilidad que se analizó.

#### 3.1.1.2. Dinámica día-noche

La producción de néctar en los nectarios extraflorales tiene una relación directa con la radiación solar que el árbol recibe por lo que tiene su máximo alrededor de las 10:00 de la mañana y disminuye drásticamente el resto del día [41]. La depredación del árbol aumenta durante la noche aunque las hormigas continúan patrullando el árbol. Por facilidad, esta dinámica no se tomará en cuenta [66].

#### 3.1.1.3. Lluvias e incendios

Durante la temporada de lluvias se ha registrado aproximadamente tres veces menos producción de néctar extrafloral [41]. Las lluvias y los incendios pueden ser un factor que aumente la mortalidad de las hormigas y que mermen la cantidad de hojas del árbol, por lo cual pueden ser importantes reguladores de sus poblaciones [67], sin embargo, estos factores no serán considerados.

#### 3.1.1.4. Competencia con otras plantas

Es importante notar que las observaciones de Janzen [68] indican que en ausencia de hormigas del género *Pseudomyrmex*, las plantas *V. cornigera* no logran desarrollarse o mueren debido a la competencia con otras plantas, por lo que el mutualismo se clasifica como *obligado*. Sin embargo, no se considerarán otras especies de plantas para no complicar el modelo, por lo que se supondrá que la planta sí puede sobrevivir en ausencia de las hormigas.

### 3.1.2. Árbol

El árbol posee una variedad de componentes con diferentes dinámicas que están involucradas con su crecimiento y reproducción. Sin embargo, se hicieron reducciones para poder abordar el problema:

#### 3.1.2.1. Crecimiento y reproducción

Se supuso que los recursos del árbol son ilimitados pero que este tiene un límite de crecimiento intrínseco. Además, ya que la reproducción se lleva a cabo por medio de organismos polinizadores, lo cual complicaría el modelo, únicamente se considerará el crecimiento –el aumento de biomasa– de un solo organismo. Esto implica que no se considerarán efectos sobre la reproducción para evaluar el mutualismo.

#### 3.1.2.2. Las hojas como población

En lugar de considerar una población de árboles, se utilizó la idea de que un árbol contiene una población de hojas [46]. Ya que las hojas compiten por la luz y están sujetas a limitaciones espaciales, se consideró que el árbol tiene una *capacidad de carga* de hojas. Ya que se asume que no se consideran interacciones reproductivas para el árbol, se puede considerar que la capacidad de carga es constante y que corresponde a la población máxima

de hojas que el árbol pueda producir.

Los otros rasgos del árbol con los que interactúan las hormigas para su alimentación o reproducción están ligados a las hojas morfológicamente: los cuerpos de Belt crecen en los ápices de los foliolulos; el néctar se produce en nectarios extraflorales en la base de cada hoja; y los domacios en los que anidan las hormigas son estípulas de la hoja en forma de espinas.

Se supuso que las espinas están siempre en suficiencia para que las hormigas las ocupen, por lo que los rasgos que afectan el crecimiento de las hormigas son los que representan una transferencia de masa. Esta masa resulta de la asignación de nutrientes de la planta a néctar y cuerpos de Belt, que de otra forma pudieron servir para el crecimiento o mantenimiento de las hojas. Es decir que se puede pensar que las hormigas depredan a las hojas al consumir sus recursos internos. Esta aproximación subyace en la clasificación de esta interacción desde el punto de vista consumidor-recurso (ver figura 3.1).

### 3.1.3. Depredadores folípagos

Se consideró al gremio de los depredadores folípagos como una población, por lo que se supuso que en conjunto, los hábitos de consumo, la asignación de recursos a la reproducción, la mortalidad y la competencia con el gremio mismo, equivalían a los valores promedio. Aunque no se especifica un mecanismo de competencia intraespecífica, se hizo la suposición de que este puede presentarse por explotación, interferencia u otro mecanismo.

### 3.1.4. Hormigas

Las hormigas se alimentan casi exclusivamente de los recursos producidos por las hojas, lo cual facilita la modelación del sistema, sin embargo se requiere hacer suposiciones sobre su reproducción, el costo que la interacción les conlleva y su posición trófica:

#### 3.1.4.1. Reproducción

La hormiga reina es la única que se reproduce en una colonia de hormigas, sin embargo las obreras se encargan de la alimentación de las larvas. Debido al supuesto de que la colonia crece debido a la alimentación, se puede considerar que toda la colonia participa en la reproducción, la cual está regulada por la fecundidad de la hormiga reina.

#### 3.1.4.2. Costo de la interacción

No se encontraron estudios sobre los costos de la interacción planta-hormiga de defensa para las hormigas en el sistema *Vachellia-Pseudomyrmex* por lo que se supuso que las hormigas no sufren un decremento poblacional significativo por el costo de defender el árbol, con base en las observaciones de Frederickson *et al.* [35] (sobre otro sistema planta-hormiga de protección) mencionadas en el capítulo anterior.

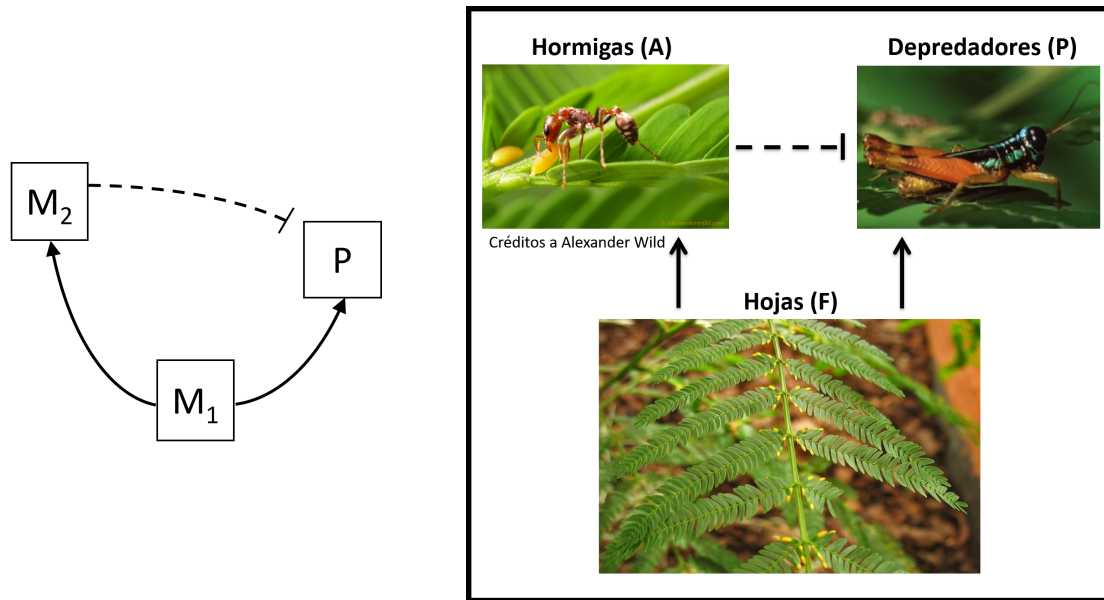


### 3.1.4.3. Sin depredadores

Las hormigas son mayormente depredadas cuando bajan de los árboles para ir hacia otro árbol por más recursos. Como en este trabajo únicamente se considera un árbol, se supuso que las hormigas no tienen depredadores.

## 3.2. Planteamiento de las ecuaciones.

Con base en estas consideraciones y en el diagrama de mutualismo consumidor-recurso unidireccional de protección, se planteó el diagrama de interacción que se presenta en la figura 3.1.



**Figura 3.1:** (Izquierda) Diagrama de mutualismo consumidor-recurso unidireccional de protección:  $M_1$  y  $M_2$  son poblaciones mutualistas;  $P$  es el depredador de  $M_1$ ; las flechas continuas indican transferencia de masa y la línea discontinua con barra representa la inhibición de los depredadores por parte de  $M_2$ . (Derecha) Diagrama de interacción mutualista consumidor-recurso unidireccional de protección propuesto para el sistema analizado. Créditos de la fotografía superior izquierda a Alexander Wild ([www.alexanderwild.com](http://www.alexanderwild.com)): la hormiga es de la especie *Pseudomyrmex spinicola*.

Para representar el cambio instantáneo con respecto del tiempo en la biomasa contenida en las hojas ( $F$ ), en ausencia de depredadores ( $P$ ) y hormigas ( $A$ ), se utilizó la ecuación logística. Se supuso que tanto los depredadores como las hormigas mueren en ausencia de hojas, de igual forma que los depredadores en el modelo Lotka-Volterra, y que las hormigas inhiben a los depredadores ahuyentándolos del sistema proporcionalmente a la tasa de encuentro y a la densidad poblacional de ambas poblaciones. Se incluyeron términos de competencia intraespecífica para los depredadores y para las hormigas con el

fin de analizar la repercusión de estas interacciones en el sistema.

El sistema de ecuaciones acopladas de este modelo presa-depredador se representó de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}\frac{dF}{dt} &= rF \left(1 - \frac{F}{K}\right) - \alpha_p FP - \alpha_a FA \\ \frac{dP}{dt} &= -m_p P + \epsilon_p \alpha_p FP - \chi_p P^2 - \delta_a PA \\ \frac{dA}{dt} &= -m_a A + \epsilon_a \alpha_a FA - \chi_a A^2 - \phi_p PA\end{aligned}\quad (3.1)$$

Donde  $r$  es la tasa de crecimiento intrínseca de las hojas y  $K$  es su capacidad de carga;  $\alpha_i$  son las tasas a la cuales los depredadores y las hormigas consumen a las hojas;  $m_i$  son las tasas a las cuales las poblaciones de depredadores y de hormigas pierden masa;  $\epsilon_i$  son factores de transformación de recursos consumidos a nuevos organismos de depredadores y hormigas;  $\chi_i$  es la tasa a la cual la población de depredadores y de hormigas se inhiben a sí mismas, es decir, son tasas de competencia intraespecífica;  $\delta_a$  es la tasa de inhibición de los depredadores por parte de las hormigas; y  $\phi_p$  es el costo que representa la inhibición de los depredadores para las hormigas. En los casos anteriores  $i = p, a$ . Todos los parámetros descritos anteriormente no pueden ser negativos, por definición.

Es importante notar que, ya que ambas especies se alimentan de la planta, hay dos tipos de parámetros que la benefician indirectamente: la limitación propia de cada población que se alimenta de las hojas, y los parámetros de interacción entre los depredadores folívoros y las hormigas. Ambos tipos de parámetros pueden tener repercusión sobre los resultados mutualistas, así como en la coexistencia de las especies.

El sistema (3.1) fue reescrito de la siguiente forma, para facilitar su análisis:

$$f(\tau) = \frac{F(t)}{K}, \quad p(\tau) = \frac{P(t)}{\epsilon_p K}, \quad a(\tau) = \frac{A(t)}{\epsilon_a K}, \quad \eta = \frac{\alpha_p \epsilon_p K}{r}, \quad \alpha = \frac{\alpha_a \epsilon_a K}{r}, \quad \tau = rt,$$

$$\kappa_p = \frac{\chi_p \epsilon_p K}{r}, \quad \kappa_a = \frac{\chi_a \epsilon_a K}{r}, \quad \delta = \frac{\delta_a \epsilon_a K}{r}, \quad \phi = \frac{\phi_p \epsilon_p K}{r}, \quad \mu_p = \frac{m_p}{r} \quad \text{y} \quad \mu_a = \frac{m_a}{r}$$

Por lo tanto:

$$\frac{df}{d\tau} = f(1 - f - \eta p - \alpha a) \quad (3.2)$$

$$\frac{dp}{d\tau} = p(-\mu_p + \eta f - \kappa_p p - \delta a) \quad (3.3)$$

$$\frac{da}{d\tau} = a(-\mu_a + \alpha f - \phi p - \kappa_a a) \quad (3.4)$$

### 3.3. Casos analizados

El análisis de estabilidad local asintótica se llevó a cabo mediante el criterio Routh-Hurwitz (ver apéndice A.2.3), únicamente para soluciones no negativas, analizando el polinomio característico del sistema  $3 \times 3^2$  (ver apéndice A.2.3.1) y utilizando el software Wolfram Mathematica 11.2, provisto por la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Las soluciones numéricas se obtuvieron mediante la función `NDSolve[]`, la cual utiliza diversos métodos de aproximación, como los incluidos en el algoritmo LSODA [138].

La selección de casos se hizo teniendo en cuenta una sucesión imaginada de lo que podría suceder durante la colonización de un árbol. Sin embargo se decidió no ligar los resultados de cada caso con el siguiente y resaltar la dinámica de cada caso eligiendo los valores de los parámetros arbitrariamente.

Se analizaron los siguientes casos:

1. Sistema de una presa y dos depredadores sin competencia intraespecífica.
2. Sistema mutualista sin competencia intraespecífica.
3. Sistema mutualista con competencia intraespecífica de los depredadores.
4. Sistema mutualista con competencia intraespecífica.
5. Sistema mutualista con competencia intraespecífica y costos significativos, debidos a la interacción mutualista ( $\phi > 0$ ).

En el caso (1), los efectos de la competencia intraespecífica y de la protección de las hojas son despreciables, lo cual podría ocurrir al inicio de la colonización de un árbol. Conforme la colonia crece, aumenta su capacidad de defensa, lo cual se representa en el caso (2). En el caso (3) los depredadores sufren los efectos de la competencia intraespecífica, lo cual podría suceder con el crecimiento de su población. Lo mismo sucede con las hormigas en el caso (4) y finalmente en el caso (5) se supone que el uso de recursos al recorrer el árbol y proteger a las hojas es tan grande que la protección representa un costo para las hormigas.

Únicamente en el caso (5) se supondrá que  $\phi > 0$ , en los demás casos se supondrá  $\phi = 0$  debido a la observación de Frederickson *et al.* (2012) expuesta anteriormente.

El criterio de mutualismo utilizado se decidió atendiendo tanto al mecanismo de interacción como a su efecto.

En cuanto al mecanismo de interacción, la protección de las hojas por parte de las hormigas, mediante la acción de ahuyentar a los depredadores folívoros, y la provisión de recursos de las hojas a las hormigas, se consideraron como los únicos mecanismos mutualistas del sistema.

El efecto de la interacción se calificó como mutualista utilizando tres criterios, aplicados a las poblaciones de las soluciones de equilibrio  $E_{fpa}$ , donde las especies que sobreviven

---

<sup>2</sup>El lector interesado en el fundamento matemático del análisis hecho lo puede consultar en [121].

se representaron con un «+» y las que no sobreviven con un «0» en la posición de la letra que corresponde a cada población, siendo  $f$ ,  $p$  y  $a$ , la densidad poblacional de hojas, depredadores y hormigas, respectivamente. Las poblaciones de hojas correspondientes a los puntos de equilibrio  $E_{fpa}$  se representaron con la notación  $f_{fpa}$ , donde los signos que sustituyen a las letras del subíndice corresponden con los del equilibrio al que la población pertenece.

Las soluciones mutualistas cumplieron las siguientes condiciones:

1. Las hormigas sobreviven, y por tanto  $\frac{a}{a_0} > 0$ .
2. La población de equilibrio de las hojas es mayor que su población inicial:  $\frac{f}{f_0} > 1$ .
3. La población de equilibrio de las hojas fue mayor cuando sobrevivieron las hormigas (sin importar si los depredadores sobreviven) que cuando las hormigas se extinguieron, es decir  $f_{+p+} > f_{++0}$ .

La clasificación de puntos de equilibrio se llevó a cabo de acuerdo con la presentada en el apéndice B.2.

### 3.3.1. Sistema de una presa y dos depredadores sin competencia intraespecífica

En este caso se hace la suposición de que las hormigas no protegen al árbol ( $\delta = 0$  y  $\phi = 0$ ) y no hay efectos de competencia intraespecífica en depredadores ( $\kappa_p = 0$ ) ni en hormigas ( $\kappa_a = 0$ ), por lo que el sistema es:

$$\begin{aligned}\frac{df}{d\tau} &= f(1 - f - \eta p - \alpha a) \\ \frac{dp}{d\tau} &= p(-\mu_p + \eta f) \\ \frac{da}{d\tau} &= a(-\mu_a + \alpha f)\end{aligned}\tag{3.5}$$

Se obtuvieron cuatro puntos de equilibrio ( $E_{fpa}$ ) no negativos:

$$E_{+0+} = \left( \frac{\mu_a}{\alpha}, 0, \frac{\alpha - \mu_a}{\alpha^2} \right)\tag{3.6}$$

$$E_{++0} = \left( \frac{\mu_p}{\eta}, \frac{\eta - \mu_p}{\eta^2}, 0 \right)\tag{3.7}$$

Al igual que en los casos siguientes  $E_{+00} = (1, 0, 0)$  y  $E_{000} = (0, 0, 0)$ .

Analizando el punto de equilibrio  $E_{+0+}$  se observa que para que las poblaciones sean mayores que cero, se debe cumplir que  $\alpha > \mu_a$  por lo que este es el criterio de existencia de este punto de equilibrio.

Haciendo una aproximación lineal

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

$$\frac{d\mathbf{z}}{d\tau} = \mathbf{J}\mathbf{z}, \quad (3.8)$$

con  $\mathbf{z} = (f, p, a)^T$ , en una vecindad del punto  $E_{+0+}$ , se obtiene la matriz Jacobiana

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -\frac{\mu_a}{\alpha} & -\frac{\mu_a\eta}{\alpha} & -\mu_a \\ 0 & -\mu_p + \frac{\mu_a\eta}{\alpha} & 0 \\ 1 - \frac{\mu_a}{\alpha} & 0 & 0 \end{pmatrix} \quad (3.9)$$

y el polinomio característico:

$$\begin{aligned} P(\lambda) &= \det(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{I}) = 0 \\ &= a_0\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 \\ &= \lambda^3 + \left(\frac{\mu_a + \mu_p\alpha - \mu_a\eta}{\alpha}\right)\lambda^2 + \mu_a \left[\frac{\alpha(\mu_p + \alpha) - \mu_a(\alpha + \eta)}{\alpha^2}\right]\lambda \\ &\quad + \frac{\mu_a(\mu_a - \alpha)(\mu_a\eta - \mu_p\alpha)}{\alpha^2} \end{aligned} \quad (3.10)$$

De acuerdo con el criterio Routh Hurwitz, se debe cumplir:

$$a_1 > 0, \quad a_3 > 0 \quad \text{y} \quad a_1a_2 > a_3a_0 \quad (3.11)$$

para que el punto de equilibrio sea asintóticamente estable, lo cual sucede cuando

$$\frac{\eta}{\mu_p} < \frac{\alpha}{\mu_a} \quad (3.12)$$

el cual es el criterio de estabilidad del punto de equilibrio  $E_{+0+}$ .

Resolviendo la ecuación (3.10) se obtienen los eigenvalores:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -\mu_p + \frac{\mu_a\eta}{\alpha} \\ \lambda_{2,3} &= \frac{-\mu_a \pm \sqrt{\mu_a\alpha - \alpha^2}}{2\alpha} \end{aligned} \quad (3.13)$$

Si se cumple el criterio de estabilidad (3.12), entonces  $\text{Re}(\lambda_1) < 0$ , sin embargo, si  $\mu_a\eta > \mu_p\alpha$ , entonces  $\text{Re}(\lambda_1) > 0$ .

Para que  $\text{Re}(\lambda_{2,3}) > 0$ , se tendría que cumplir que  $\mu_a\alpha - \alpha^2 > 0$ , sin embargo esto incumpliría el criterio de existencia, por lo que  $\text{Re}(\lambda_{2,3}) < 0$ .

Finalmente,  $\text{Im}(\lambda_{2,3}) = 0$  si

$$\mu_a \geq \frac{4\alpha^2}{1 + 4\alpha}$$

o bien,  $\text{Im}(\lambda_{2,3}) \neq 0$  si

$$\mu_a < \frac{4\alpha^2}{1 + 4\alpha}.$$

Por lo que, de acuerdo con la clasificación de puntos de equilibrio en 3D (ver tabla B.2), si los puntos  $E_{+0+}$  son inestables, pueden ser puntos silla o focos silla, ambos con dos dimensiones hacia adentro y una hacia afuera. Si son estables pueden ser nodos estables o focos estables.

Haciendo un análisis de estabilidad local del sistema en una vecindad de cada uno de los otros puntos de equilibrio, y mediante el criterio Routh-Hurwitz, se obtuvieron los criterios que aseguran su existencia y estabilidad asintótica local (ver tabla 3.1).

**Tabla 3.1:** Criterios de existencia y estabilidad asintótica local de los puntos de equilibrio del sistema (3.5) de una presa con dos depredadores sin competencia intraespecífica.

Equilibrio	Existencia	Estabilidad
$E_{+0+}$	$\alpha > \mu_a$	$\frac{\eta}{\mu_p} < \frac{\alpha}{\mu_a}$
$E_{++0}$	$\eta > \mu_p$	$\frac{\eta}{\mu_p} > \frac{\alpha}{\mu_a}$
$E_{+00}$	Siempre	$\alpha < \mu_a, \quad \eta < \mu_p$
$E_{000}$	Siempre	Inestable

En la tabla 3.2 se presenta la clasificación de los puntos de equilibrio del sistema (3.5). (Los criterios de clasificación se pueden consultar en la tabla B.2.)

**Tabla 3.2:** Clasificación de los puntos de equilibrio posibles del sistema (3.5).

Equilibrio	Inestable	Estable
$E_{+0+}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{++0}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{+00}$	Punto silla (1 adentro, 2 afuera)	Nodo estable
$E_{000}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera)	—

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

En este sistema no existe un punto de equilibrio de coexistencia de las tres especies ( $E_{+++}$ ), es decir que dadas ciertas poblaciones iniciales y valores de los parámetros del sistema únicamente sobrevivirán las hojas y una de las otras dos poblaciones o ninguna de ellas.

Es importante notar que

$$f_{+0+} = f_{++0} \quad \text{sobre} \quad \eta = \frac{\mu_p \alpha}{\mu_a}.$$

Sin embargo, esta condición no cumple los criterios de estabilidad de los puntos de equilibrio en los que sobreviven las poblaciones de depredadores o de hormigas, por lo que estos no son estables cuando  $f_{+0+} = f_{++0}$  (ver tabla 3.1).

En la figura 3.2 se presentan: (a) el espacio de parámetros del sistema, en el cual se representan las condiciones de la tabla 3.1 en un espacio formado por los parámetros de tasas de consumo de las hormigas ( $\alpha$ ) y de los depredadores ( $\eta$ ); (b) la dinámica temporal de una solución numérica del sistema, evaluando los parámetros correspondientes al punto rojo en la figura (a); y (c) el espacio fase de la solución seleccionada en (a) y presentada en (b): cada punto de este espacio se compone por las poblaciones de las tres especies.

En el caso presentado en la figura 3.2, con los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  indicados en el espacio de parámetros por el punto rojo, únicamente sobreviven el árbol y los depredadores folíagos, sin embargo si se eligiera un punto en la región lila ( $E_{+0+}$ ) únicamente las poblaciones de hojas y de hormigas sobrevivirían llegando a una población de equilibrio estable. En la región verde ( $E_{+00}$ ) únicamente sobrevivirían las hojas con una población de equilibrio estable.

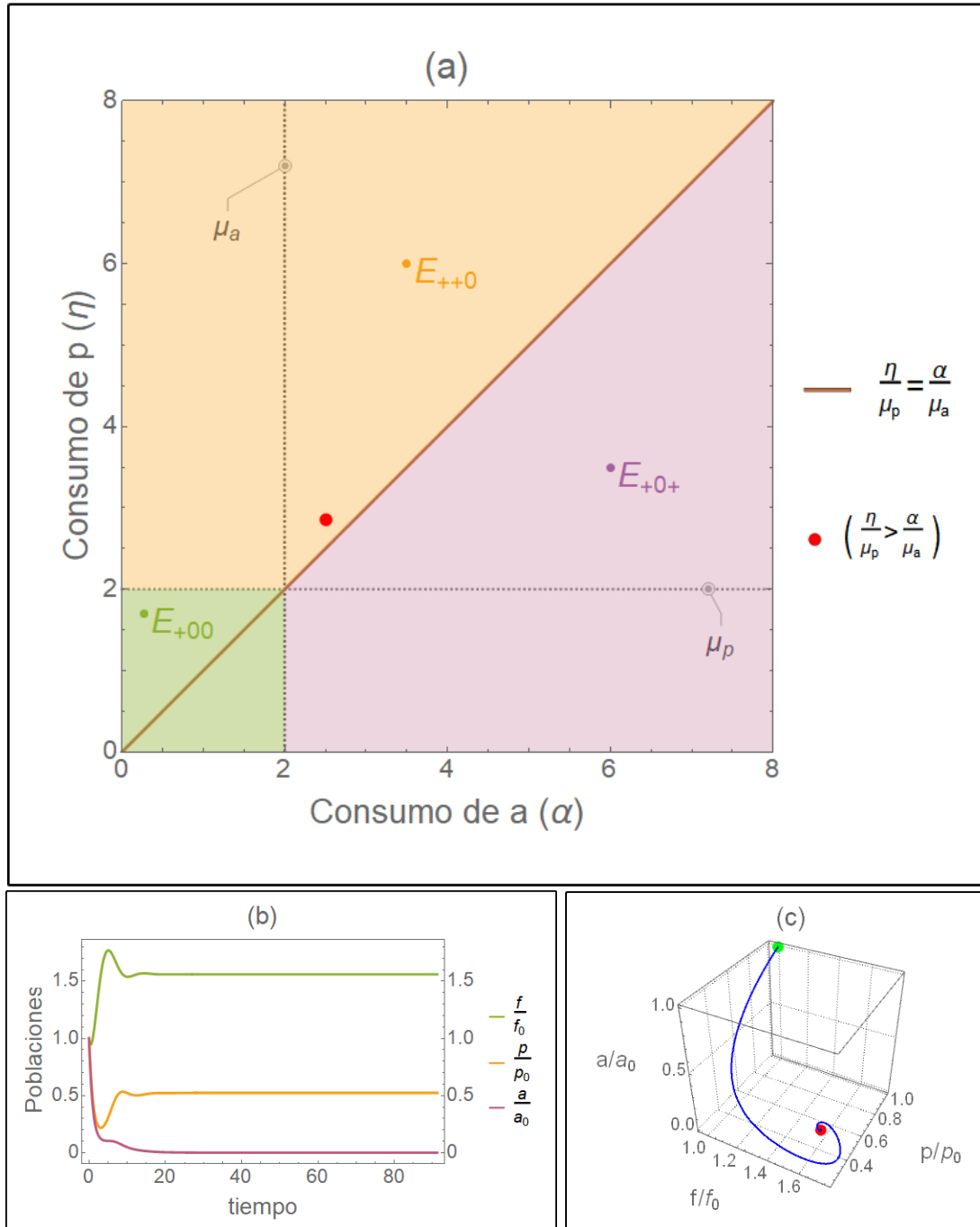
Aunque este sistema no puede ser mutualista porque se supuso que no había interacción de protección, para que  $f_{+0+} > f_{++0}$  se debe cumplir que:

$$\frac{\mu_a}{\alpha} > \frac{\mu_p}{\eta} \quad \text{o bien} \quad \frac{\eta}{\mu_p} > \frac{\alpha}{\mu_a}$$

El cual es el criterio de estabilidad del punto de equilibrio  $E_{++0}$ , por lo que  $E_{+0+}$  es inestable (ver tabla 3.1) y el criterio no puede satisfacerse. Es decir que las hojas crecen más si sobreviven únicamente los depredadores comparado con el caso en el que sobreviven solamente las hormigas.

En la figura 3.3 se muestra la población de equilibrio de las hojas, relativa a su población inicial, dependiendo de la tasa de consumo de los depredadores ( $\eta$ ) y de las hormigas ( $\alpha$ ).

Este resultado indica que, para un sistema con una presa y dos depredadores sin competencia intraespecífica, el depredador con ventaja en su forma de depredar logrará sobrevivir con una densidad poblacional que tiende asintóticamente a un valor constante.



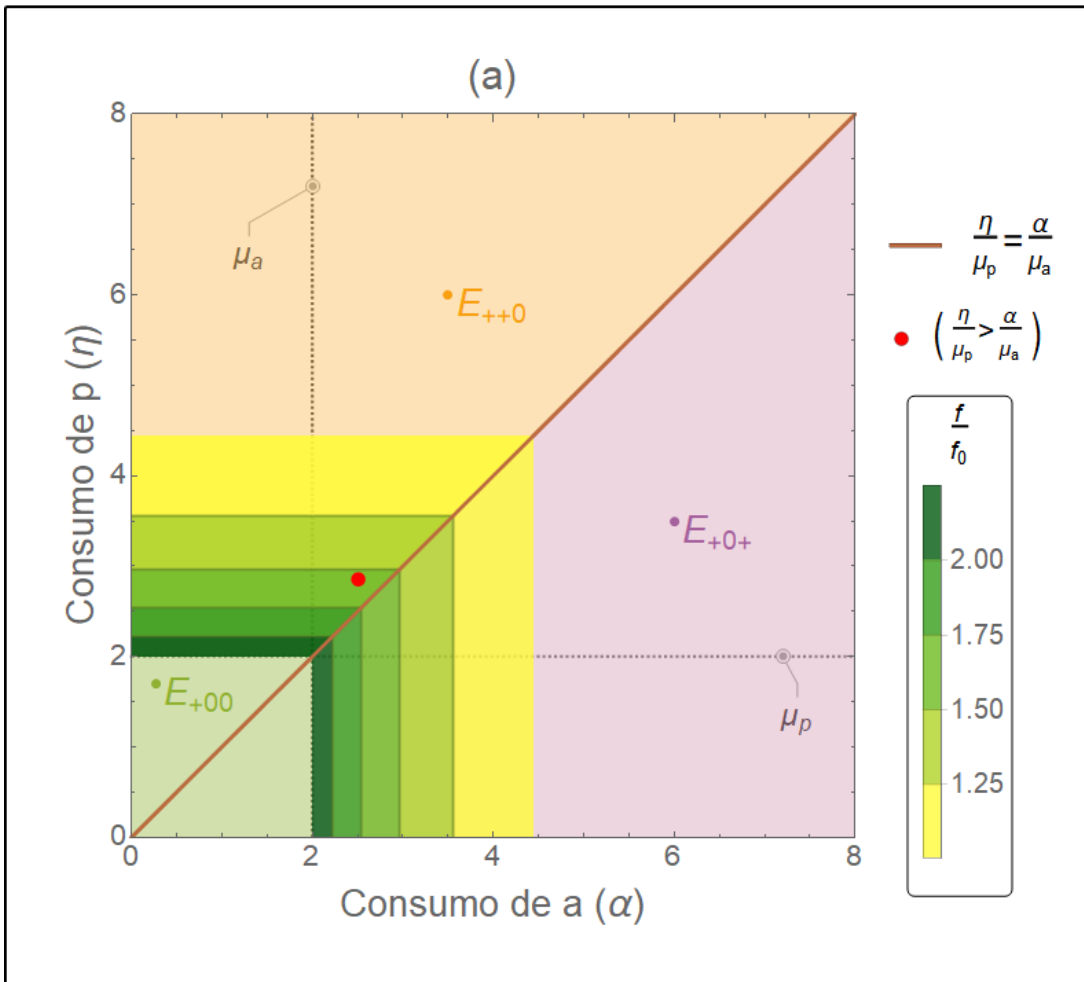
**Figura 3.2:** Análisis del sistema (3.5) de una presa con dos depredadores sin competencia intraespecífica; (a) espacio de parámetros, las regiones de estabilidad están relacionadas con los puntos de equilibrio de colores correspondientes; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  del punto rojo se utilizaron para obtener (b) la solución numérica del sistema respecto al tiempo y (c) su espacio fase, donde –en concordancia con la clasificación hecha en la tabla 3.3– se observa que el punto de equilibrio es un foco estable, por lo que la trayectoria de la solución forma una espiral; el punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.



### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

**Tabla 3.3:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.2.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
•	$0 > \lambda_1 > \lambda_{1,2}$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable



**Figura 3.3:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.2. Se muestran las poblaciones de equilibrio de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de los puntos de equilibrio  $E_{+0+}$  y  $E_{++0}$ .

#### 3.3.2. Sistema mutualista sin competencia intraespecífica

En este caso se hace la suposición de que las hormigas protegen el árbol ( $\delta > 0$ ), no hay efectos de competencia intraespecífica en depredadores ( $\kappa_p = 0$ ) ni en hormigas ( $\kappa_a = 0$ ) y no hay costos para las hormigas ( $\phi = 0$ ), por lo que el sistema es:

$$\begin{aligned}
 \frac{df}{d\tau} &= f(1 - f - \eta p - \alpha a) \\
 \frac{dp}{d\tau} &= p(-\mu_p + \eta f - \delta a) \\
 \frac{da}{d\tau} &= a(-\mu_a + \alpha f)
 \end{aligned}
 \tag{3.14}$$

Se obtuvieron cinco puntos de equilibrio ( $E_{fpa}$ ) no negativos. Para analizar este sistema se definirá una matriz formada por los coeficientes de los términos de interacción del sistema. A esta matriz se le llamará *matriz de interacción* ( $\mathbf{B}$ ). Los puntos de equilibrio fueron:

$$E_{+++} = (f^*, p^*, a^*) \tag{3.15}$$

Donde:

$$f^* = \frac{\tilde{f}}{\det(-\mathbf{B})} \quad p^* = \frac{\tilde{p}}{\det(-\mathbf{B})} \quad a^* = \frac{\tilde{a}}{\det(-\mathbf{B})}$$

$$\tilde{f} = -\delta\eta\mu_a \tag{3.16}$$

$$\tilde{p} = \delta(\mu_a - \alpha) + \alpha(\eta\mu_a - \alpha\mu_p) \tag{3.17}$$

$$\tilde{a} = -\eta(\eta\mu_a - \alpha\mu_p) \tag{3.18}$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} -1 & -\eta & -\alpha \\ \eta & 0 & -\delta \\ \alpha & 0 & 0 \end{pmatrix} \tag{3.19}$$

$$\det(-\mathbf{B}) = -\alpha\delta\eta \tag{3.20}$$

$$E_{+0+} = \left( \frac{\mu_a}{\alpha}, 0, \frac{\alpha - \mu_a}{\alpha^2} \right) \tag{3.21}$$

$$E_{++0} = \left( \frac{\mu_p}{\eta}, \frac{\eta - \mu_p}{\eta^2}, 0 \right) \tag{3.22}$$

Al igual que en el caso anterior  $E_{+00} = (1, 0, 0)$  y  $E_{000} = (0, 0, 0)$ . Haciendo un análisis de estabilidad local del sistema en una vecindad de cada uno de los puntos de equilibrio, y mediante el criterio Routh-Hurwitz, se obtuvieron los criterios que aseguran su existencia y estabilidad asintótica local (ver tabla 3.4).

En la tabla 3.5 se presenta la clasificación de los puntos de equilibrio del sistema (3.14). (Los criterios de clasificación se pueden consultar en la tabla B.2.)

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

**Tabla 3.4:** Criterios de existencia y estabilidad asintótica local de los puntos de equilibrio del sistema (3.14) mutualista sin competencia intraespecífica.

Equilibrio	Existencia	Estabilidad
$E_{+++}$	$f^* > 0, \quad p^* > 0, \quad a^* > 0$	Inestable
$E_{+0+}$	$\alpha > \mu_a$	$\tilde{p} < 0$
$E_{++0}$	$\eta > \mu_p$	$\tilde{a} < 0$
$E_{+00}$	Siempre	$\alpha < \mu_a, \quad \eta < \mu_p$
$E_{000}$	Siempre	Inestable

**Tabla 3.5:** Clasificación de los puntos de equilibrio posibles del sistema (3.14).

Equilibrio	Inestable	Estable
$E_{+++}$	*	—
$E_{+0+}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{++0}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{+00}$	Punto silla (1 adentro, 2 afuera)	Nodo estable
$E_{000}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera)	—

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

#### 3.3.2.1. La región biestable y la región mutualista

Las poblaciones de las hojas de los equilibrios  $E_{+0+}$  y  $E_{++0}$  son iguales, es decir,  $f_{+p+} = f_{++0}$ , cuando

$$\frac{\mu_a}{\alpha} = \frac{\mu_p}{\eta} \quad \text{o bien} \quad \eta\mu_a - \alpha\mu_p = 0, \quad \text{es decir} \quad \tilde{a} = 0,$$

por lo que, para que se cumpla el criterio  $f_{+p+} > f_{++0}$ , debe suceder que:

$$\eta > \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{es decir} \quad \tilde{a} < 0$$

Además, los puntos de equilibrio  $E_{+0+}$  únicamente son estables cuando  $\tilde{p} < 0$ , por lo que las soluciones de equilibrio mutualistas ocurren dentro de la región acotada por  $\tilde{a} = 0$  y  $\tilde{p} = 0$ . Ya que el  $\det(-\mathbf{B}) < 0$  siempre, las soluciones mutualistas ocurren cuando

$p^* > 0$  y  $a^* > 0$ . Por lo que en la región en la que  $\tilde{p} < 0$  y  $\tilde{a} < 0$  existen tanto los puntos de equilibrio  $E_{+++}$ ,  $E_{++0}$ , como  $E_{+0+}$ , siendo estables únicamente los dos últimos (ver tabla 3.4), por esta razón a esta región se le llama *biestable* y se representa como  $B$  en el espacio de parámetros, en la figura 3.4, donde también se presenta la dinámica temporal de una solución numérica y su espacio fase.

El análisis para determinar qué subregiones de la región biestable corresponden a  $E_{+0+}$  o a  $E_{++0}$  requiere de un desarrollo más detallado, el cual no se realizará en este trabajo. Sin embargo, es importante notar que el caso es similar al presentado en las figuras 2.8c.1 y 2.8c.2: dependiendo de las poblaciones iniciales, el sistema puede tender a un punto de equilibrio  $E_{+0+}$  o  $E_{++0}$ .

En la figura 3.4a se elige una combinación de parámetros tal que se se alcanza el punto de equilibrio estable  $E_{+0+}$  (ver figura 3.4b). Manteniendo fijos esos parámetros pero eligiendo una población inicial de las hormigas diez veces menor, el sistema tiende asintóticamente al punto de equilibrio estable  $E_{++0}$ .

Únicamente si se eligieran poblaciones iniciales, tales que coincidieran con el punto de equilibrio inestable  $E_{+++}$  o con la separatriz respectiva, las tres especies coexistirían con densidades poblacionales constantes.

Ya que en la mayoría de los casos no se hará una distinción de dónde se encuentra la separatriz, se representará la región mutualista en el espacio de parámetros acotada por  $\tilde{p} < 0$ ,  $\tilde{a} < 0$  y  $\frac{f_{+p+}}{f_0} = 1$  ( $M$  en la figura 3.6a), teniendo en cuenta que únicamente los puntos de equilibrio  $E_{+p+}$  estables son mutualistas en esta región.

En lo sucesivo, se identificará la región mutualista ( $M$ ) mediante imágenes de *Pseudomyrmex* spp. y *Vachellia* spp. presentadas anteriormente en la figura 1.2. (Las fotografías originales de Alexander Wild se pueden consultar en [www.alexanderwild.com](http://www.alexanderwild.com).)

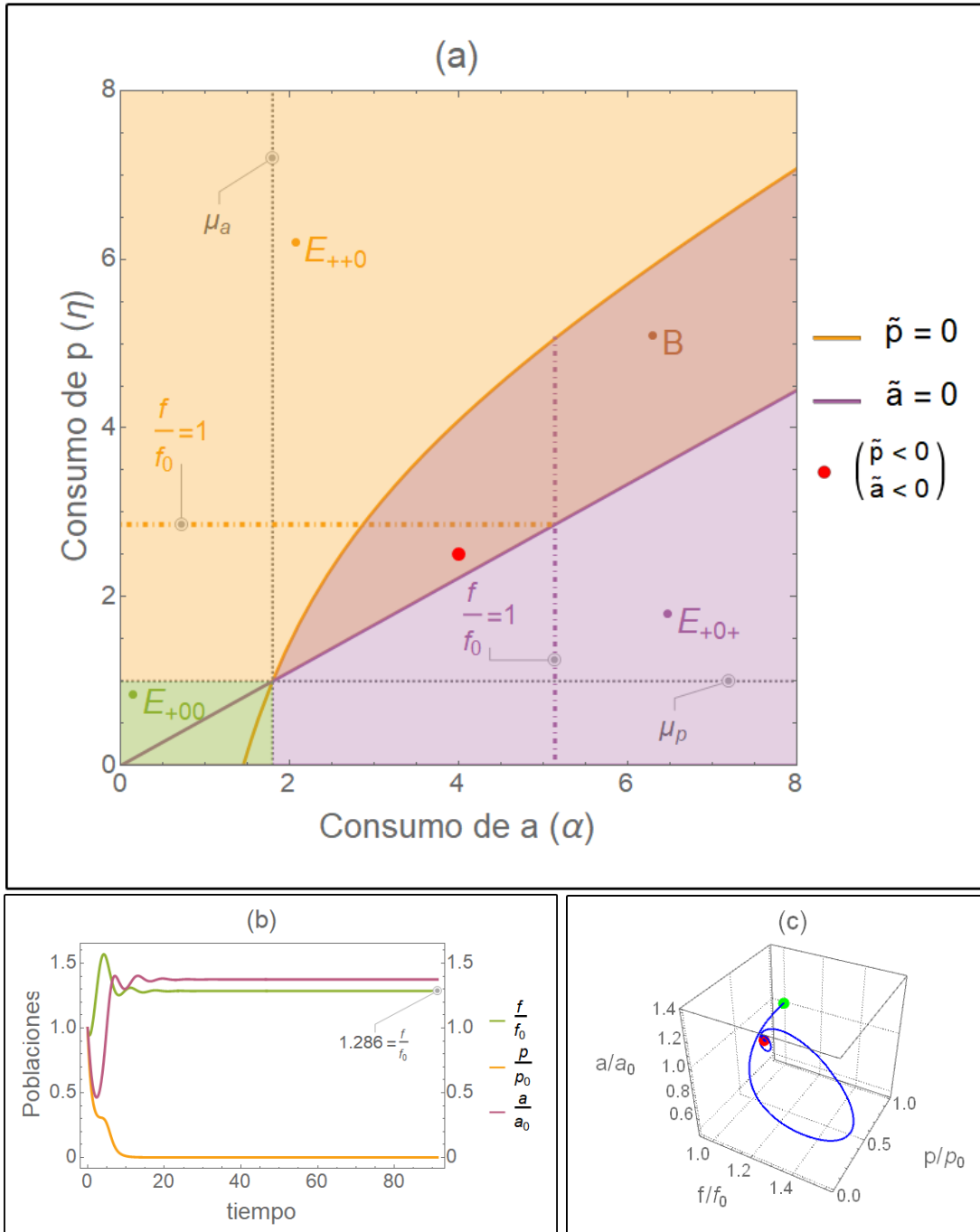
En la figura 3.5 se muestra la población de hojas, relativa a su población inicial, como función de  $\eta$  y de  $\alpha$  y se ilustra que  $f_{+p+} = f_{++0}$  sobre  $\tilde{a} = 0$ .

Comparando los valores de equilibrio de las poblaciones de las hojas dentro de  $B$ , en las figuras 3.4b y 3.5b, se puede observar que  $f_{+0+} > f_{++0}$ . Ya que  $f_{++0}$  es constante para un valor constante de  $\eta$  (ver figura 3.5), en la región de  $B$  donde esto sucede y  $\frac{f_{+0+}}{f_0} > 1$  el efecto de la interacción es mutualista.

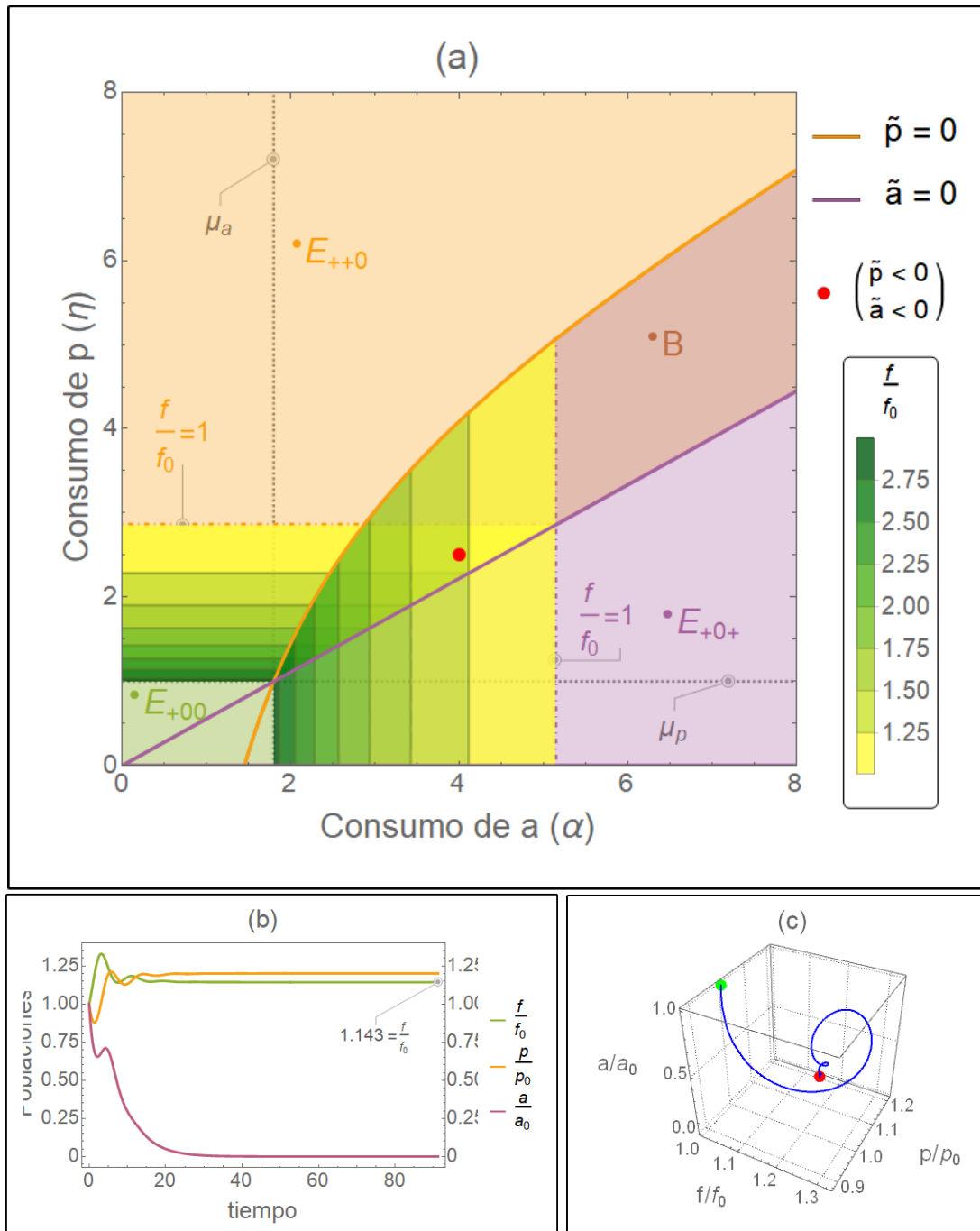
En el ejemplo de la figura 3.6 se utilizaron los mismos parámetros que en la figura 3.4, a excepción de los valores de  $\delta$  y de  $\alpha$ , los cuales se aumentan. El valor de este último parámetro hace que se evalúe una solución de equilibrio  $E_{+0+}$  fuera de la región biestable. Ya que  $\delta$  no afecta el valor de  $f_{++0}$ , esta solución sirve de comparación con los casos anteriores para ejemplificar que  $f_{+0+} > f_{++0}$  únicamente en la región biestable.

La región biestable crece al aumentarse el valor de  $\delta$  (el cual afecta a  $\tilde{p}$ ), por lo que una protección más intensa del árbol permite una región mutualista  $M$  más amplia en el espacio de parámetros, como se muestra en la figura 3.6. Es decir que una protección más intensa permite que las hojas crezcan a tasas de depredación mayores, en los casos en que las hormigas desplazan a los depredadores.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

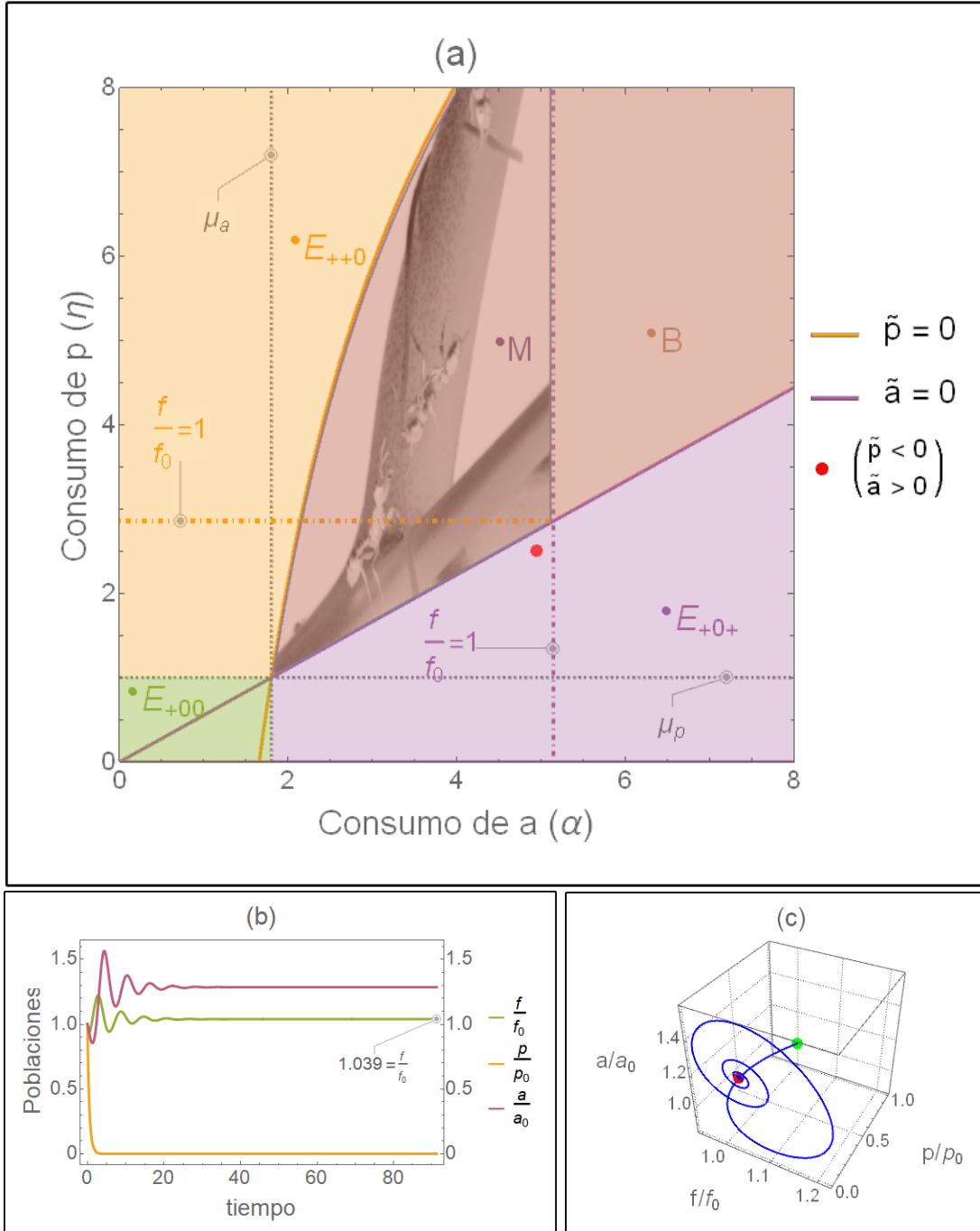


**Figura 3.4:** Análisis del sistema (3.14): mutualista sin competencia intraespecífica;  $\delta = 6.1$ ; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad y poblaciones de equilibrio de hojas relativas a la población inicial  $\left(\frac{f}{f_0}\right)$  están relacionadas con el punto de equilibrio de color correspondiente; la región  $B$  es biestable; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  del punto rojo se utilizaron para obtener (b) la solución numérica del sistema respecto al tiempo, la cual tiende al punto de equilibrio  $E_{+0+}$ , y (c) su espacio fase, donde –de acuerdo con la clasificación hecha en la tabla 3.6– se observa que el punto de equilibrio es un foco estable, por lo que la trayectoria de la solución forma una espiral; el punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.



**Figura 3.5:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.4. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+0+}$  y  $E_{++0}$ . La población de hojas  $f_{+0+} > f_{++0}$  en la región biestable ( $B$ ). (b) Solución numérica del sistema (3.14) respecto al tiempo, la cual tiende al punto de equilibrio  $E_{++0}$ , se utilizaron los mismos valores que en la figura 3.4, salvo por  $a(0)$ , la cual fue 10 veces menor en este caso en comparación al caso presentado en la figura 3.4. (c) Espacio fase de la solución, donde –de acuerdo con la clasificación hecha en la tabla 3.7– se observa que el punto de equilibrio es un foco estable, por lo que la trayectoria de la solución forma una espiral.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.6:** Análisis del sistema (3.14): mutualista sin competencia intraespecífica;  $\delta = 19.1$ ; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región  $B$  es biestable; la región  $M$  (con una imagen de la planta y las hormigas en el fondo) es mutualista; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  del punto rojo se utilizaron para obtener (b) la solución numérica del sistema respecto al tiempo, la cual tiende al punto de equilibrio  $E_{+0+}$ , y (c) su espacio fase, donde –de acuerdo con la clasificación hecha en la tabla 3.8– se observa que el punto de equilibrio es un foco estable, por lo que la trayectoria de la solución forma una espiral; el punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.

**Tabla 3.6:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.4.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco atractor

**Tabla 3.7:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.5.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_3$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco atractor

**Tabla 3.8:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.6.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco atractor

### 3.3.3. Sistema mutualista con competencia intraespecífica de los depredadores

En este caso se hace la suposición de que las hormigas protegen el árbol ( $\delta > 0$ ), hay efectos de competencia intraespecífica únicamente en depredadores ( $\kappa_p > 0$  y  $\kappa_a = 0$ ) y no hay costos para las hormigas ( $\phi = 0$ ), por lo que el sistema es:

$$\begin{aligned}
 \frac{df}{d\tau} &= f(1 - f - \eta p - \alpha a) \\
 \frac{dp}{d\tau} &= p(-\mu_p + \eta f - \kappa_p p - \delta a) \\
 \frac{da}{d\tau} &= a(-\mu_a + \alpha f)
 \end{aligned} \tag{3.23}$$

Se obtuvieron cinco puntos de equilibrio ( $E_{fpa}$ ) no negativos:

$$E_{+++} = (f^*, p^*, a^*) \tag{3.24}$$

Donde:

$$f^* = \frac{\tilde{f}}{\det(-\mathbf{B})}, \quad p^* = \frac{\tilde{p}}{\det(-\mathbf{B})}, \quad a^* = \frac{\tilde{a}}{\det(-\mathbf{B})}$$



### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

$$\tilde{f} = (\alpha\kappa_p - \delta\eta)\mu_a \quad (3.25)$$

$$\tilde{p} = \mu_a(\delta + \alpha\eta) - \alpha(\delta + \alpha\mu_p) \quad (3.26)$$

$$\tilde{a} = \alpha(\kappa_p + \eta\mu_p) - \mu_a(\eta^2 + \kappa_p) \quad (3.27)$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} -1 & -\eta & -\alpha \\ \eta & -\kappa_p & -\delta \\ \alpha & 0 & 0 \end{pmatrix} \quad (3.28)$$

$$\det(-\mathbf{B}) = \alpha(\alpha\kappa_p - \delta\eta) \quad (3.29)$$

$$E_{+0+} = \left( \frac{\mu_a}{\alpha}, 0, \frac{\alpha - \mu_a}{\alpha^2} \right) \quad (3.30)$$

$$E_{++0} = \left( \frac{\kappa_p + \eta\mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}, \frac{\eta - \mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}, 0 \right) \quad (3.31)$$

$E_{+00} = (1, 0, 0)$  y  $E_{000} = (0, 0, 0)$ , al igual que en el caso anterior. Haciendo un análisis de estabilidad local del sistema en una vecindad de cada uno de los puntos de equilibrio, y mediante el criterio Routh-Hurwitz, se obtuvieron los criterios que aseguran su existencia y estabilidad asintótica local (ver tabla 3.9).

**Tabla 3.9:** Criterios de existencia y estabilidad asintótica local de los puntos de equilibrio del sistema (3.23) mutualista con competencia intraespecífica.

Equilibrio	Existencia	Estabilidad
$E_{+++}$	$f^* > 0$ $p^* > 0$ $a^* > 0$	$a_1 = f^* + \kappa_p p^* > 0$ $a_2 = (\eta^2 + \kappa_p) f^* p^* + \alpha^2 f^* a^* > 0$ $a_3 = f^* p^* a^* \det(-\mathbf{B}) > 0$ $a_1 a_2 > a_3$
$E_{+0+}$	$\alpha > \mu_a$	$\tilde{p} < 0$
$E_{++0}$	$\eta > \mu_p$	$\tilde{a} < 0$
$E_{+00}$	Siempre	$\alpha < \mu_a, \quad \eta < \mu_p$
$E_{000}$	Siempre	Inestable

En la tabla 3.10 se presenta la clasificación de los puntos de equilibrio del sistema (3.23). (Los criterios de clasificación se pueden consultar en la tabla B.2.)

**Tabla 3.10:** Clasificación de los puntos de equilibrio posibles del sistema (3.23).

Equilibrio	Inestable	Estable
$E_{+++}$	*	*
$E_{+0+}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{++0}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{+00}$	Punto silla (1 adentro, 2 afuera)	Nodo estable
$E_{000}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera)	—

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

### 3.3.3.1. Casos en los que el $\det(-\mathbf{B}) > 0$

Para que el  $\det(-\mathbf{B}) > 0$  el valor de  $\delta$  debe ser

$$\delta < \frac{\alpha\kappa_p}{\eta}$$

En este caso, el punto de equilibrio de tres especies  $E_{+++}$  existe y es asintóticamente estable (ver figura 3.7).

Las poblaciones de hojas en los equilibrios  $E_{+p+}$  y  $E_{++0}$ , son iguales ( $f_{+p+} = f_{++0}$ ) cuando

$$\frac{\mu_a}{\alpha} = \frac{\kappa_p + \eta\mu_p}{\eta^2 + \kappa_p} \quad \text{es decir} \quad \tilde{a} = 0$$

En la figura 3.8 se muestra la población de hojas como función de los valores de  $\eta$  y  $\alpha$ . Nótese que las poblaciones de equilibrio  $f_{+++}$  y  $f_{+0+}$  son iguales.

Para que se cumpla el criterio  $f_{+p+} > f_{++0}$ :

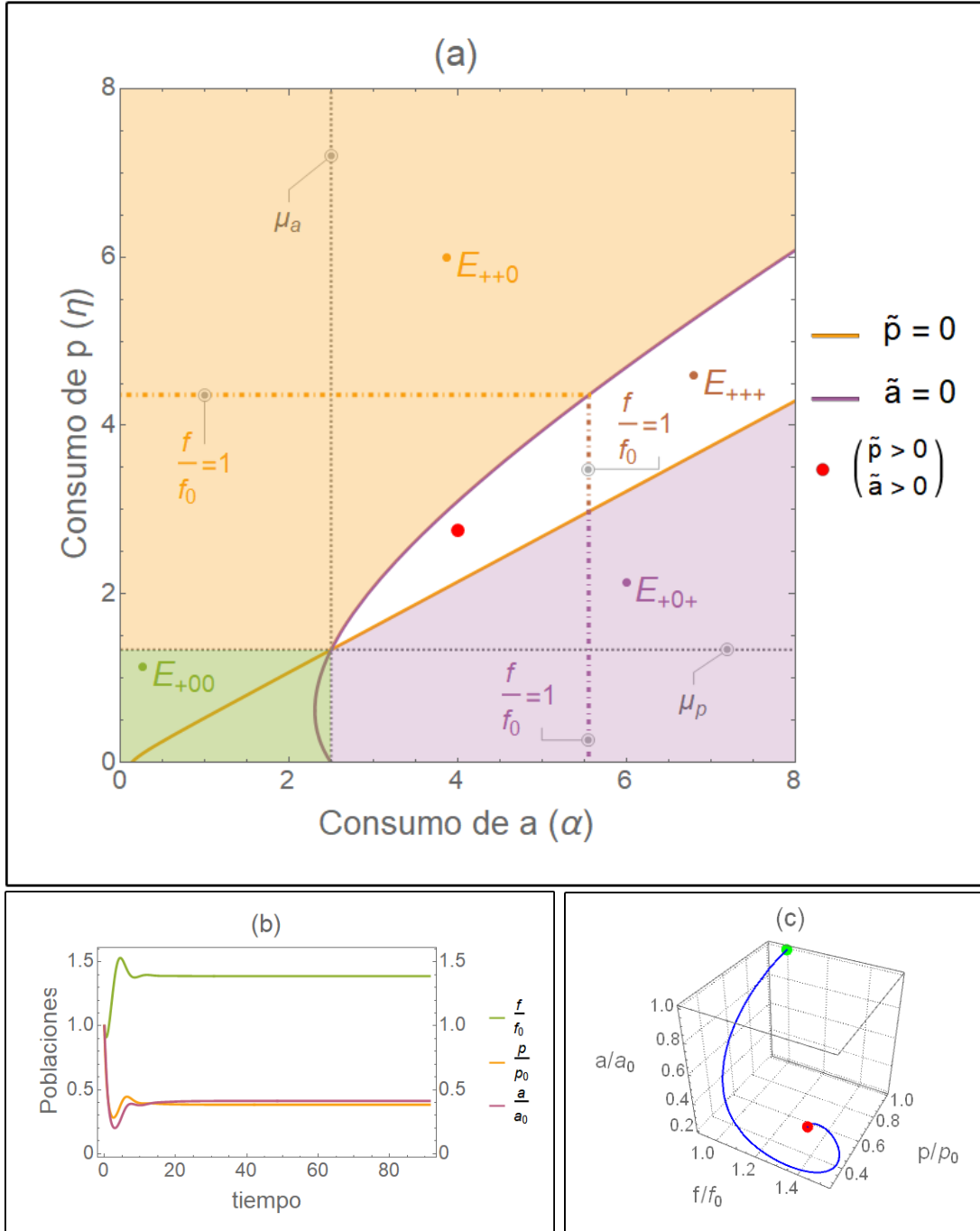
$$\frac{\mu_a}{\alpha} > \frac{\kappa_p + \eta\mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}$$

Se debe cumplir:

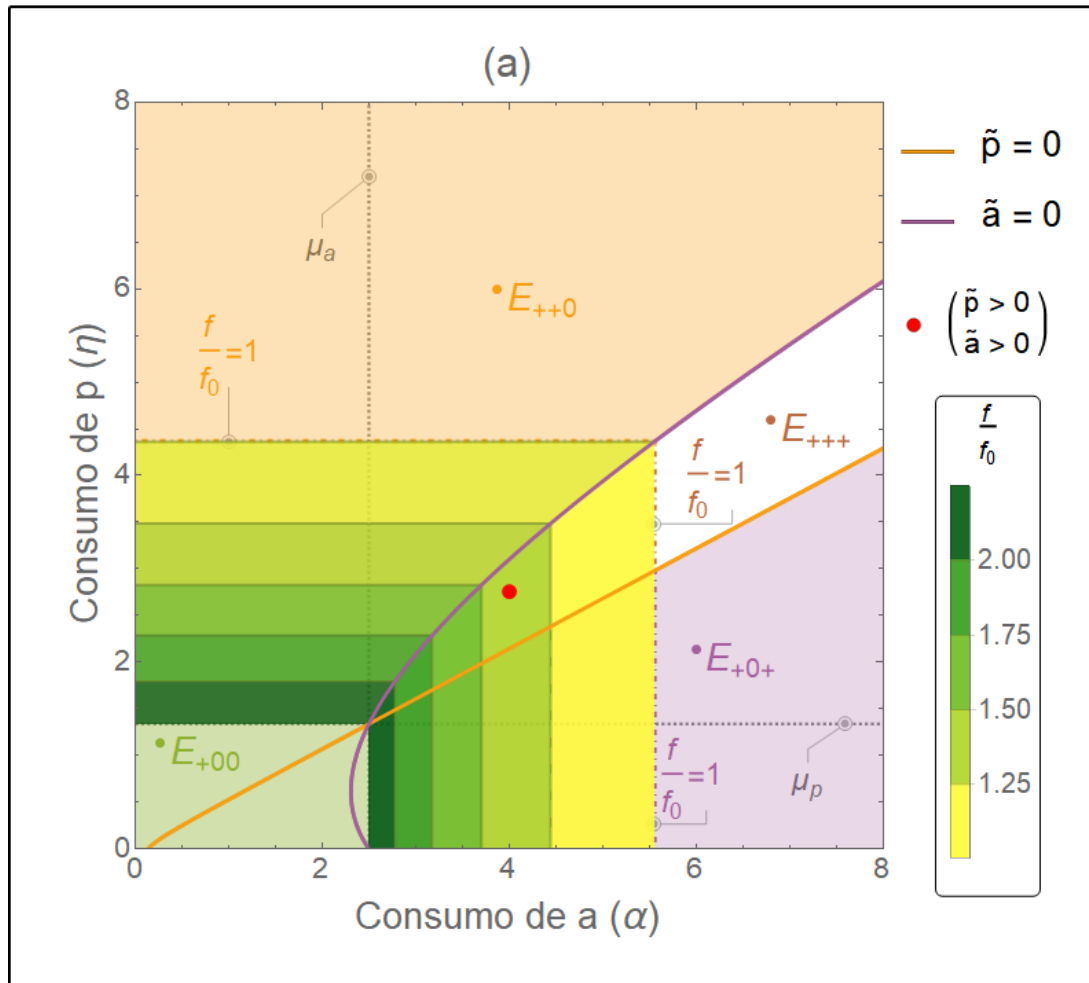
$$\eta > \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{y} \quad \kappa < \frac{\alpha\eta\mu_p - \eta^2\mu_a}{\mu_a - \alpha}$$

Las cuales son las mismas condiciones para que  $\tilde{a} < 0$ , en cuyo caso  $a^* > 0$  únicamente si  $\det(-\mathbf{B}) < 0$  lo cual no cumple el criterio de estabilidad de  $E_{+++}$ , por lo que las poblaciones de hojas de equilibrio estables son  $f_{+++} < f_{++0}$ .

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.7:** Análisis del sistema (3.23) mutualista con competencia intraespecífica de los depredadores;  $\delta = 0.01$ ; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región blanca corresponde al equilibrio  $E_{+++}$ ; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  del punto rojo se utilizaron para obtener (b) la solución numérica del sistema respecto al tiempo, la cual tiende al punto de equilibrio  $E_{+++}$ , y (c) su espacio fase, donde –de acuerdo con la clasificación hecha en la tabla 3.11– se observa que el punto de equilibrio es un foco estable, por lo que la trayectoria de la solución forma una espiral; el punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.



**Figura 3.8:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.7. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+++}$ ,  $E_{+0+}$  y  $E_{++0}$ .

**Tabla 3.11:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.7.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
•	$0 > \lambda_{1,2,3}$	*	*

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

Así mismo, ya que  $f_{+++} = f_{+0+}$ , y  $E_{+0+}$  es inestable si  $\tilde{a} < 0$ ,  $f_{+0+} < f_{+++}$ , por lo que las poblaciones de hojas de las soluciones estables donde sobreviven los depredadores son mayores que aquellas donde sobreviven las tres poblaciones o donde sobreviven las hojas y las hormigas únicamente.

Aunque en este caso no existen soluciones mutualistas, es importante notar que la

competencia intraespecífica permite regiones de coexistencia estables de las tres especies.

### 3.3.3.2. Casos en los que el $\det(-\mathbf{B}) < 0$

Al aumentar el valor de  $\delta$ , de forma que

$$\delta > \frac{\alpha\kappa_p}{\eta},$$

$\det(-\mathbf{B}) < 0$  y la región de coexistencia estable de tres especies desaparece, se genera una región biestable delimitada por  $\tilde{p} = 0$  y por  $\tilde{a} = 0$  (ver figura 3.9a).

Para poder caracterizar la estabilidad en dicha región se requiere hacer un análisis más detallado el cual no se llevó a cabo en el presente trabajo. Dependiendo del punto que se elija en la región y de las poblaciones iniciales que se elijan, la estabilidad del sistema será  $E_{++0}$  o  $E_{+0+}$  (nótese que en la figura 3.9 el equilibrio seleccionado dentro de la región biestable es  $E_{++0}$ ).

El criterio mutualista  $f_{+0+} > f_{++0}$  se cumple en la región biestable, donde  $\tilde{a} < 0$ ,  $\det(-\mathbf{B}) < 0$  y  $\tilde{p} < 0$ , en cuyo interior se encuentra la región mutualista de la solución  $E_{+0+}$  ( $M$  en la figura 3.9a) en la cual la población de hojas aumenta ( $\frac{f_{+0+}}{f_0} > 1$ ).

En la figura 3.10 se muestra el tamaño de las hojas como función de  $\eta$  y de  $\alpha$ . Nótese que  $f_{++0} = f_{+0+}$  en  $\tilde{a} = 0$ .

Al aumentar el valor de  $\delta$  la región mutualista en el espacio de parámetros se vuelve mayor, como en el caso anterior (ver figura 3.6).

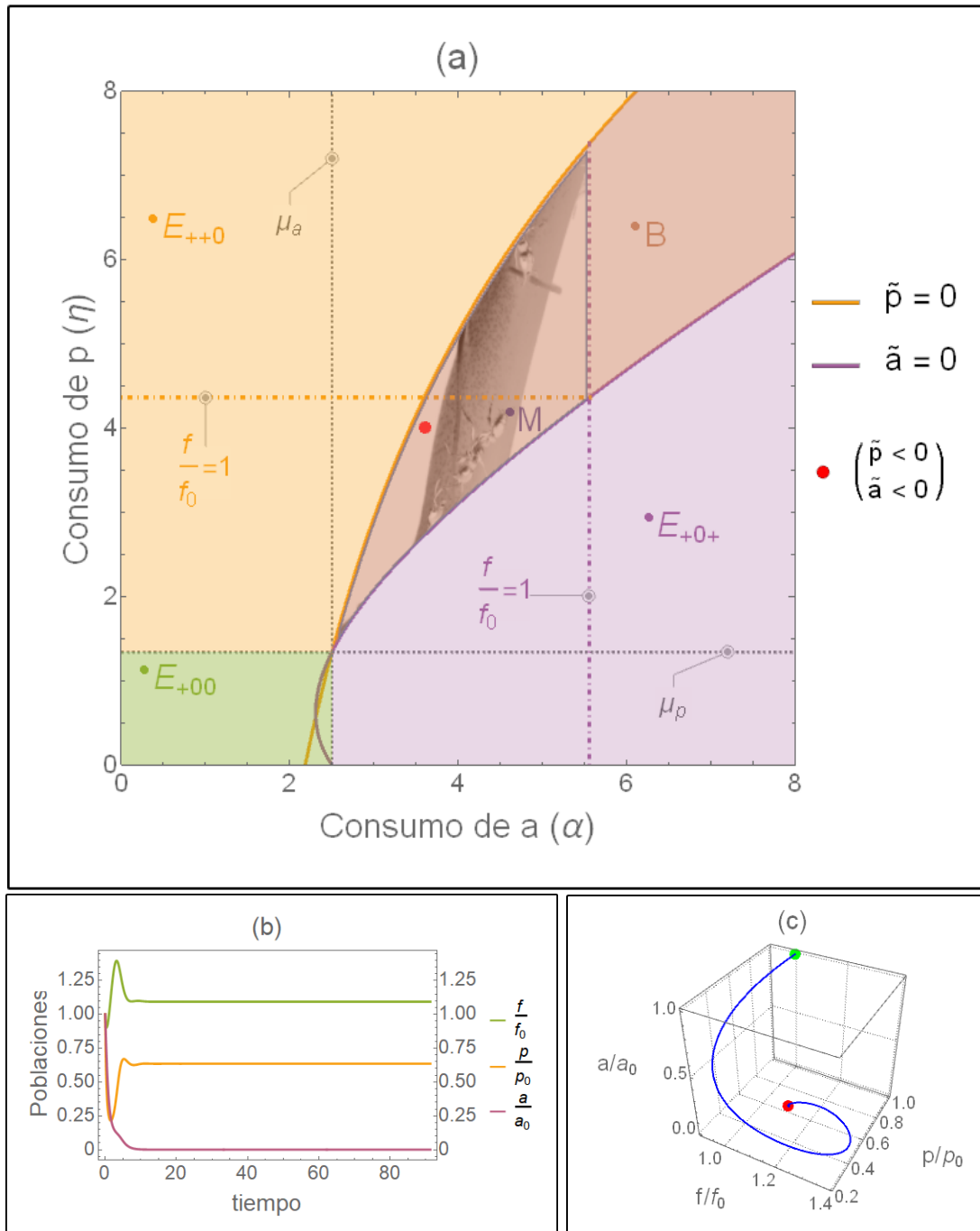
### 3.3.3.3. La competencia

Como se mencionó anteriormente, aunque la competencia es un tipo de interacción que suele asociarse a la confrontación de dos especies para consumir un recurso –debido a que comúnmente se define de acuerdo al tipo de mecanismo observado–, este tipo de interacción también se refiere a efectos netos o instantáneos negativos provocados por una población hacia sí misma (si es competencia intraespecífica) o efectos negativos entre dos poblaciones distintas (si es competencia interespecífica).

En este sentido, el comportamiento mutualista de las hormigas podría ser interpretado como un mecanismo de competencia interespecífica, que al analizar las interacciones completas resulta ser parte de un sistema mutualista indirecto.

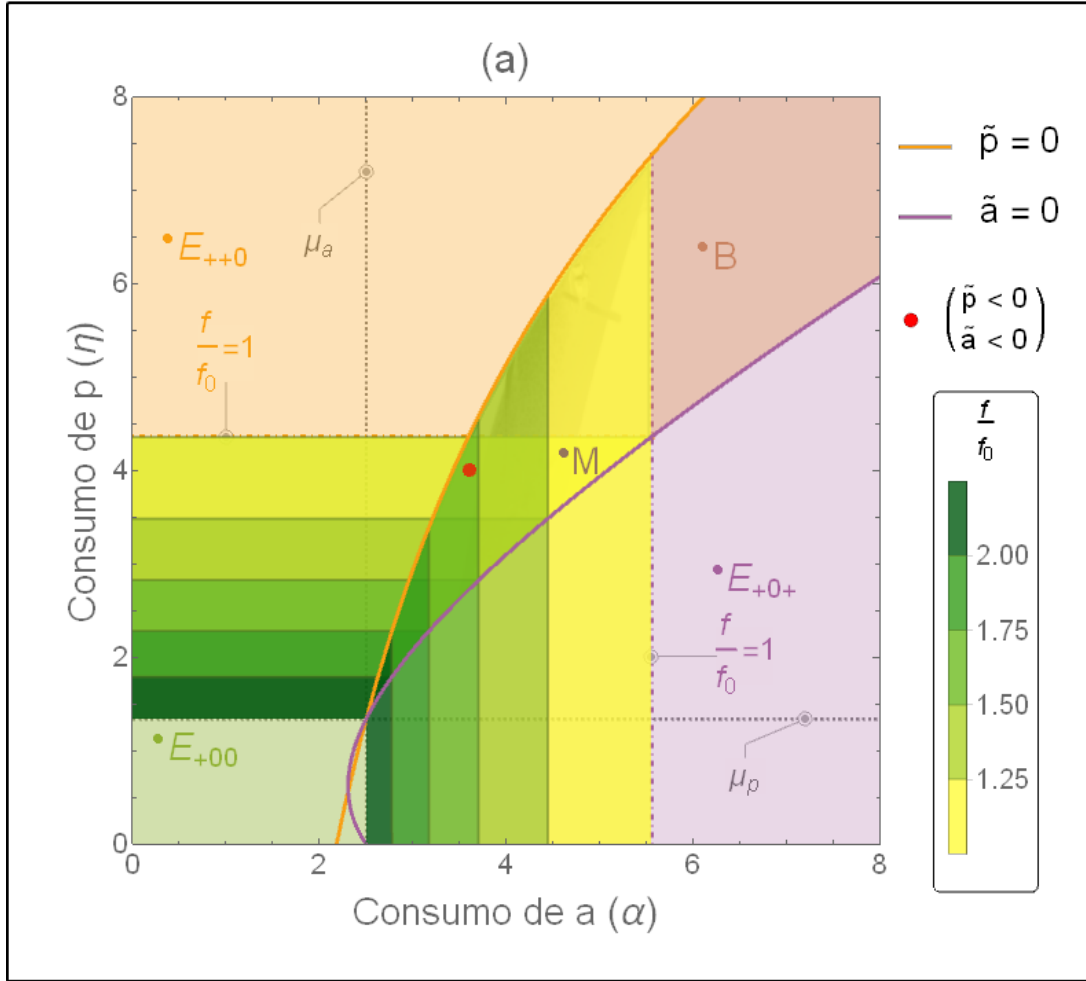
Se hace esta precisión porque comúnmente se analizan sistemas de dos especies donde las interacciones solo pueden ser de un tipo. En esos sistemas la competencia interespecífica y el mutualismo suelen ser excluyentes. Sin embargo en este sistema la competencia es parte fundamental de la interacción mutualista.

El comportamiento mutualista permite una región de estabilidad más amplia en el espacio de parámetros para la especie con ventaja competitiva (las hormigas) y para su recurso (las hojas); así como una región mutualista más amplia, lo cual es benéfico tanto para las hojas como para las hormigas.



**Figura 3.9:** Análisis del sistema (3.23) mutualista con competencia intraespecífica de los depredadores;  $\delta = 2.26$ ; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región  $B$  es biestable; la región  $M$  (con una imagen de la planta y las hormigas en el fondo) es mutualista; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  del punto rojo se utilizaron para obtener (b) la solución numérica del sistema respecto al tiempo, la cual tiende al punto de equilibrio  $E_{++0}$ , y (c) su espacio fase, donde –de acuerdo con la clasificación hecha en la tabla 3.12– se observa que el punto de equilibrio es un foco estable, por lo que la trayectoria de la solución forma una espiral; el punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.10:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.9. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+0+}$  y  $E_{++0}$ .

**Tabla 3.12:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.9.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
•	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

En cambio, la competencia intraespecífica permite la coexistencia estable de las tres especies, lo cual puede ser interpretado como benéfico para los depredadores folívoros. Sin embargo, también podría ser benéfico para las hojas, esto se explorará en los siguientes sistemas.

A continuación, al sistema analizado se incluirá el término de competencia intraespecífica de las hormigas y en el último sistema se supondrá que estas sufren costos significativos en su cambio poblacional por proteger al árbol, lo cual puede ser interpretado como

un término de competencia interespecífica sobre las hormigas debido a los depredadores folívoros.

### 3.3.4. Sistema mutualista con competencia intraespecífica

En este caso se hace la suposición de que las hormigas no sufren costos por proteger a las hojas ( $\phi = 0$ ).

$$\begin{aligned}\frac{df}{d\tau} &= f(1 - f - \eta p - \alpha a) \\ \frac{dp}{d\tau} &= p(-\mu_p + \eta f - \kappa_p p - \delta a) \\ \frac{da}{d\tau} &= a(-\mu_a + \alpha f - \kappa_a a)\end{aligned}\tag{3.32}$$

Se obtuvieron cinco puntos de equilibrio ( $E_{fpa}$ ) no negativos:

$$E_{+++} = (f^*, p^*, a^*)\tag{3.33}$$

Donde:

$$f^* = \frac{\tilde{f}}{\det(-\mathbf{B})} \quad p^* = \frac{\tilde{p}}{\det(-\mathbf{B})} \quad a^* = \frac{\tilde{a}}{\det(-\mathbf{B})}$$

$$\tilde{f} = \eta(\kappa_a \mu_p - \delta \mu_a) + \kappa_p(\kappa_a + \alpha \mu_a)\tag{3.34}$$

$$\tilde{p} = \delta(\mu_a - \alpha) + \alpha(\eta \mu_a - \alpha \mu_p) + \kappa_a(\eta - \mu_p)\tag{3.35}$$

$$\tilde{a} = \alpha(\kappa_p + \eta \mu_p) - \mu_a(\eta^2 + \kappa_p)\tag{3.36}$$

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} -1 & -\eta & -\alpha \\ \eta & -\kappa_p & -\delta \\ \alpha & 0 & -\kappa_a \end{pmatrix}\tag{3.37}$$

$$\det(-\mathbf{B}) = \eta(\eta \kappa_a - \alpha \delta) + \kappa_p(\alpha^2 + \kappa_a)\tag{3.38}$$

$$E_{+0+} = \left( \frac{\kappa_a + \alpha \mu_a}{\alpha^2 + \kappa_a}, 0, \frac{\alpha - \mu_a}{\alpha^2 + \kappa_a} \right)\tag{3.39}$$

$$E_{++0} = \left( \frac{\kappa_p + \eta \mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}, \frac{\eta - \mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}, 0 \right)\tag{3.40}$$

$E_{+00} = (1, 0, 0)$  y  $E_{000} = (0, 0, 0)$ , al igual que en el caso anterior. Haciendo un análisis de estabilidad local del sistema en una vecindad de cada uno de los puntos de equilibrio, y mediante el criterio Routh-Hurwitz, se obtuvieron los criterios que aseguran su existencia y estabilidad asintótica local (ver tabla 3.13).



### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

**Tabla 3.13:** Criterios de existencia y estabilidad asintótica local de los puntos de equilibrio del sistema (3.32) mutualista con competencia intraespecífica.

Equilibrio	Existencia	Estabilidad
$E_{+++}$	$f^* > 0$ $p^* > 0$ $a^* > 0$	$a_1 = f^* + \kappa_p p^* + \kappa_a a^* > 0$ $a_2 = \kappa_a \kappa_p p^* a^* + (\kappa_p + \eta^2) f^* p^* + (\kappa_a + \alpha^2) f^* a^* > 0$ $a_3 = f^* p^* a^* \det(-\mathbf{B}) > 0$ $a_1 a_2 > a_3$
$E_{+0+}$	$\alpha > \mu_a$	$\tilde{p} < 0$
$E_{++0}$	$\eta > \mu_p$	$\tilde{a} < 0$
$E_{+00}$	Siempre	$\alpha < \mu_a, \quad \eta < \mu_p$
$E_{000}$	Siempre	Inestable

En la tabla 3.14 se presenta la clasificación de los puntos de equilibrio del sistema (3.32). (Los criterios de clasificación se pueden consultar en la tabla B.2.)

**Tabla 3.14:** Clasificación de los puntos de equilibrio posibles del sistema (3.32).

Equilibrio	Inestable	Estable
$E_{+++}$	*	*
$E_{+0+}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{++0}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{+00}$	Punto silla (1 adentro, 2 afuera)	Nodo estable
$E_{000}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera)	—

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

#### 3.3.4.1. Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) > 0$

El sistema (3.32) tiene soluciones mutualistas y no mutualistas si el  $\det(-\mathbf{B}) > 0$ . Esto implica que el valor de  $\delta$  debe ser:

$$\delta < \frac{\eta^2 \kappa_a + \alpha^2 \kappa_p + \kappa_a \kappa_p}{\alpha \eta}$$

Lo cual implica que los puntos de equilibrio  $E_{+++}$  son asintóticamente estables localmente (ver tabla 3.13).

### Caso no mutualista

Para las condiciones:

$$\eta > \mu_p \quad \text{y} \quad \alpha > \frac{\delta\eta}{\kappa_p}$$

Las soluciones son no mutualistas si  $f_{++0} > f_{+p+}$ , lo cual ocurre si:

$$\kappa_a > \frac{\delta(\alpha - \mu_a) + \alpha(\alpha\mu_p - \eta\mu_a)}{\eta - \mu_p} \quad \text{y} \quad \frac{\alpha(\alpha\mu_p + \delta)}{\alpha\eta\delta} \geq \mu_a$$

O si:

$$\frac{\alpha(\eta\mu_p + \kappa_p)}{\eta^2 + \kappa_p} > \mu_a > \frac{\alpha(\alpha\mu_p + \delta)}{\alpha\eta\delta}$$

Este último caso se analiza en la figura 3.11, mediante el espacio de parámetros, la dinámica temporal de una solución y su espacio fase.

En la figura 3.12 se muestra la población de hojas como función de  $\eta$  y de  $\alpha$ . La población  $f_{+0+}$  siempre es menor que  $f_{++0}$  y  $f_{+++} = f_{++0}$  en  $\tilde{a} = 0$ , en cuyos valores ninguna de ambas poblaciones es estable.

### Caso mutualista

El criterio  $f_{+++} > f_{++0}$  se cumple si  $\eta > \mu_p$  y:

$$\alpha < \frac{\delta\eta}{\kappa_p}, \quad \kappa_a > \frac{\delta(\alpha - \mu_a) + \alpha(\alpha\mu_p - \eta\mu_a)}{\eta - \mu_p} \quad \text{y} \quad \frac{\alpha(\alpha\mu_p + \kappa_p)}{\eta^2 + \kappa_p} > \mu_a$$

Por lo que las soluciones de equilibrio  $E_{+++}$  estables son mutualistas si se cumplen estas condiciones. Este caso se analiza en la figura 3.13. Además, en la figura 3.13 hay soluciones mutualistas en la región de puntos de equilibrio estables  $E_{+0+}$ , esto ocurre para las condiciones

$$\eta > \mu_p \quad \text{y} \quad \frac{\alpha(\alpha\eta\mu_a - \alpha\mu_p) + \kappa_a(\eta - \mu_p)}{\alpha - \mu_a} < \delta < \frac{\eta^2\kappa_a + \alpha^2\kappa_p + \kappa_a\kappa_p}{\alpha\eta},$$

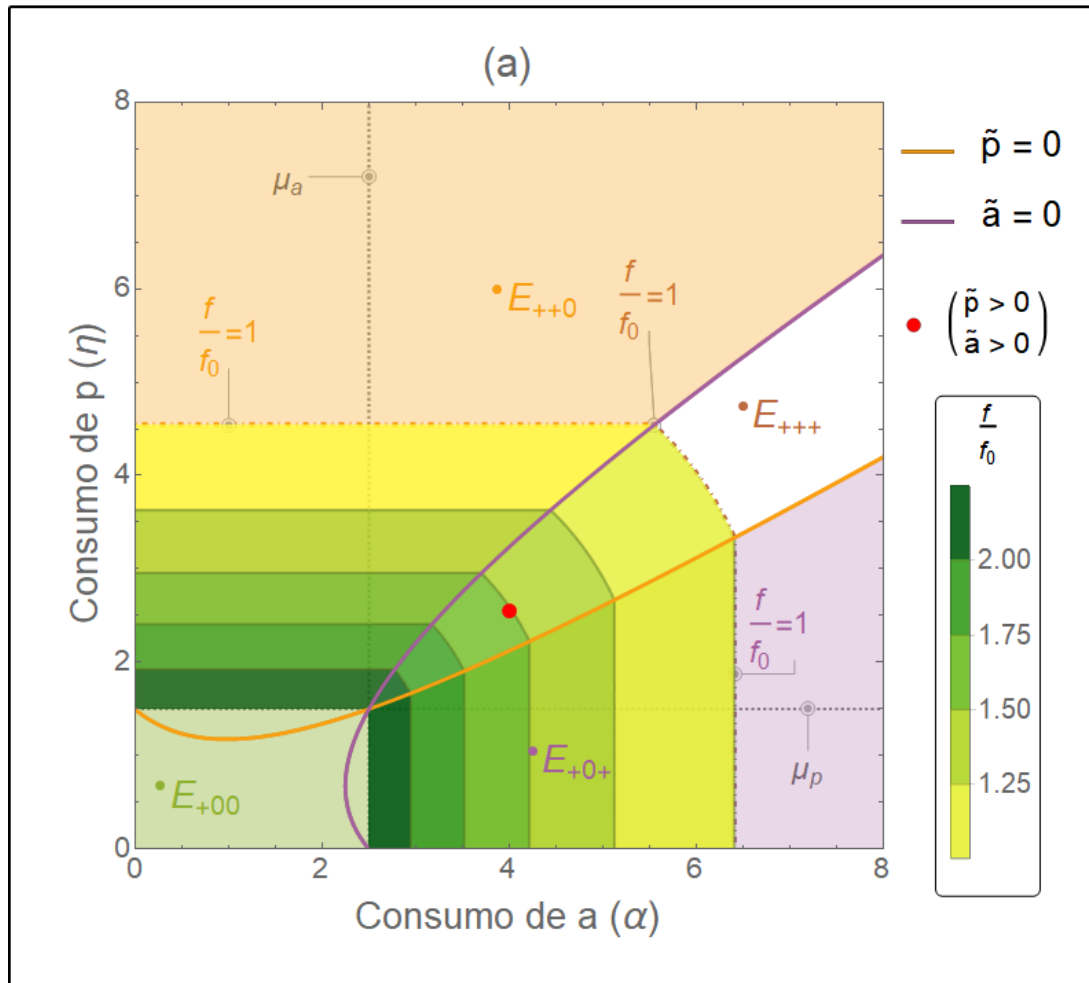
y además  $f_{+++} > f_{+0+} > f_{++0}$ , si

$$\frac{\mu_p(\alpha^2 + \kappa_p)}{\alpha\mu_a + \kappa_a} < \eta \leq \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{y} \quad \kappa_p < \frac{\eta^2(\kappa_a + \alpha\mu_a) - \mu_p\eta(\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha(\alpha - \mu_a)},$$

o bien, si:

$$\eta > \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{y} \quad \frac{\eta(\alpha\mu_p - \eta\mu_a)}{\mu_a - \alpha} < \kappa_p < \frac{\eta^2(\kappa_a + \alpha\mu_a) - \mu_p\eta(\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha(\alpha - \mu_a)}$$





**Figura 3.12:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.11. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+++}$ ,  $E_{+0+}$  y  $E_{+00}$ .

**Tabla 3.15:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.11.

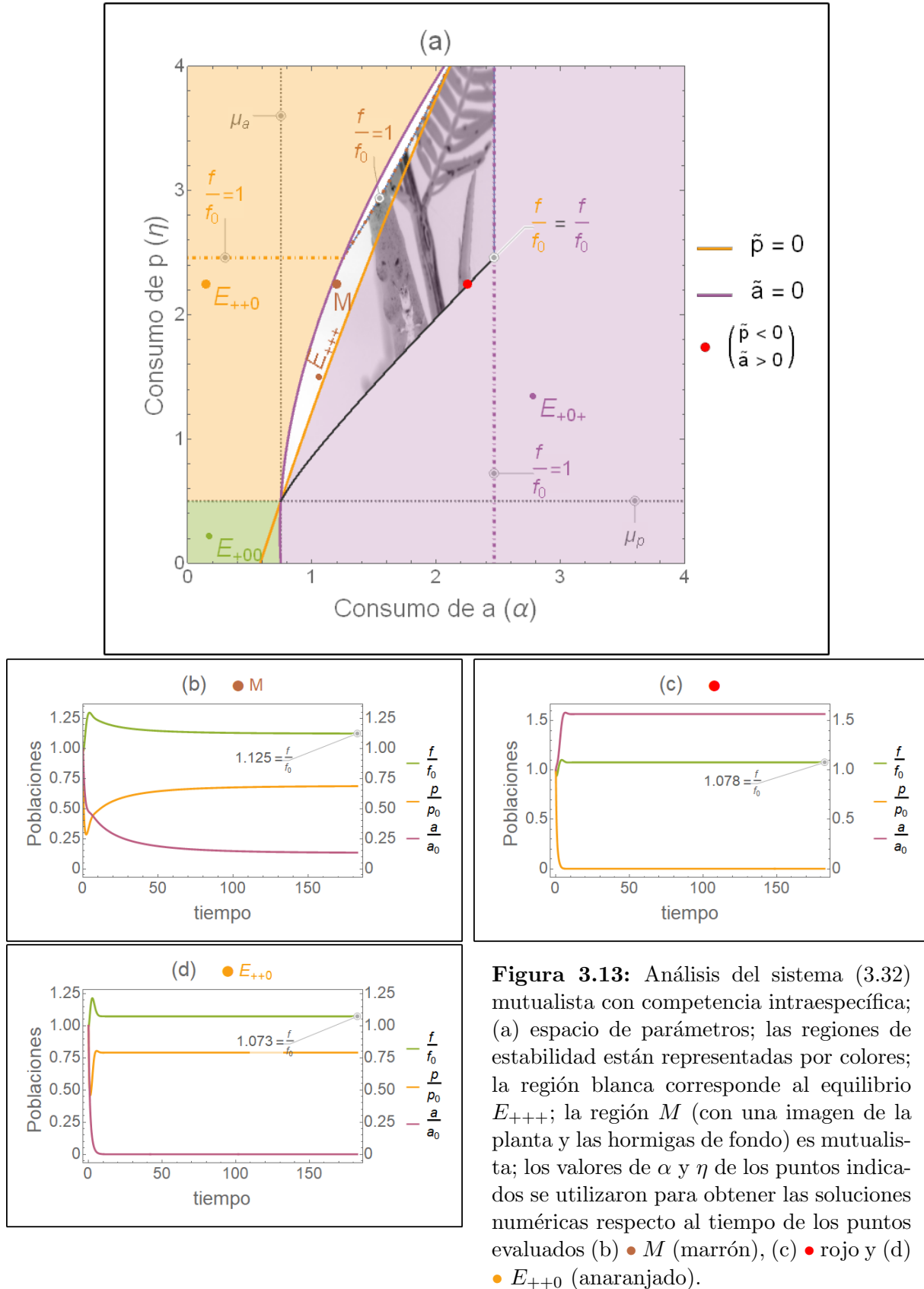
Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
•	$0 > \lambda_{1,2,3}$	*	*

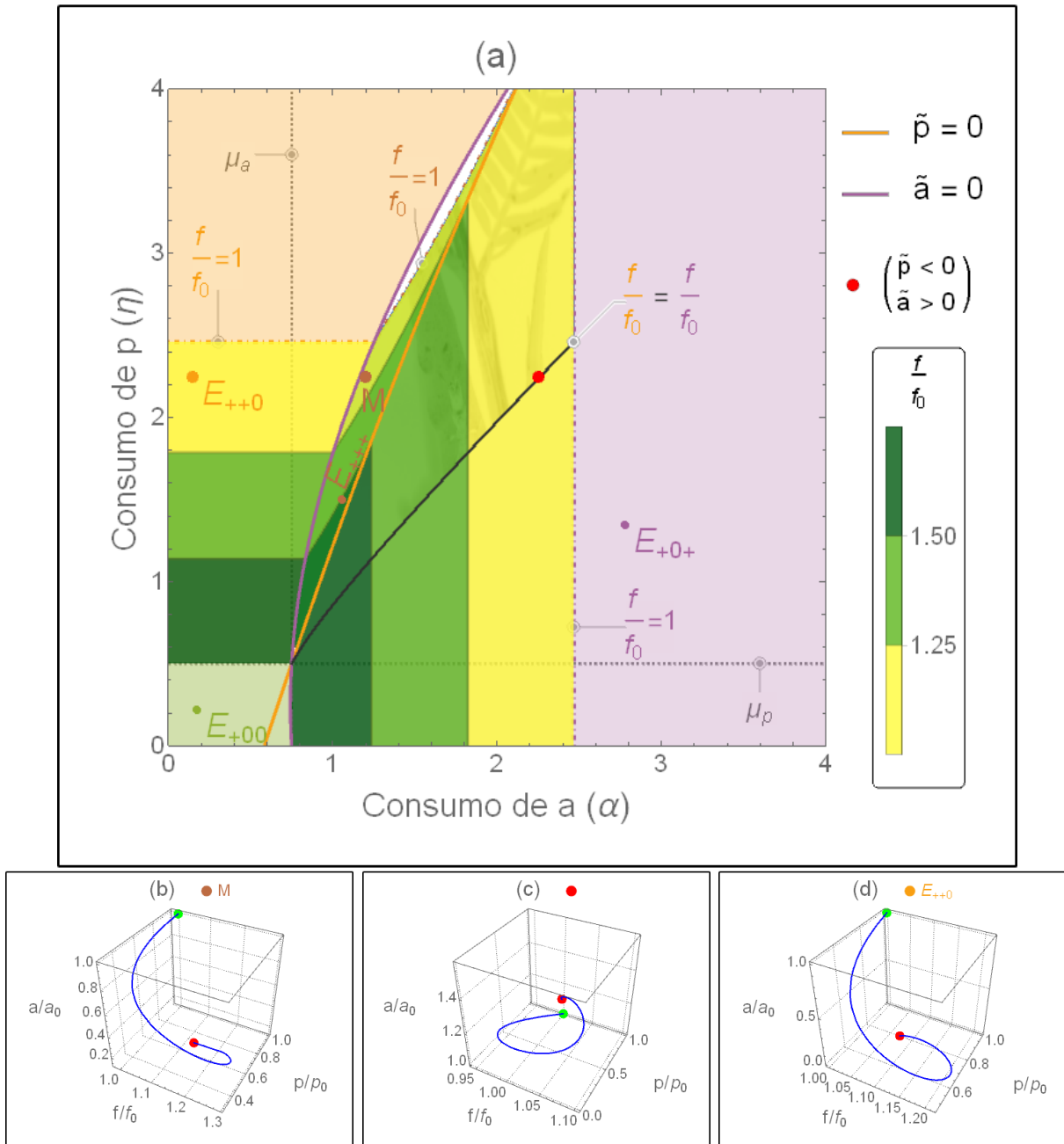
\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

En este caso (figura 3.13), la región mutualista contiene puntos de equilibrio estables  $E_{+++}$  y  $E_{+0+}$ . Nótese que las poblaciones de hojas de los parámetros elegidos cumplen con esta desigualdad  $f_{+++} > f_{+0+}$ .

En la figura 3.14 se muestra la población de hojas como función de  $\eta$  y de  $\alpha$  y los espacios fase de las soluciones elegidas en la figura 3.13.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN





**Figura 3.14:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.13. (a) Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+++}$ ,  $E_{+0+}$  y  $E_{+00}$ . También se presentan los espacios fase correspondientes a los puntos de equilibrio y las figuras (b) ●  $M$  (marrón), figura 3.13b, (c) ● rojo, figura 3.13c, (d) ●  $E_{+0+}$  (anaranjado), figura 3.13d.

Este es un resultado importante porque la coexistencia de las tres especies permite puntos de equilibrio mutualistas en los que las hojas crecen más que si sobrevivieran

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

**Tabla 3.16:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.13.

Punto evaluado	Re( $\lambda_i$ )	Im( $\lambda_i$ )	Clasificación
• $E_{+++}$ (marrón)	$0 > \lambda_{1,2,3}$	*	*
• Rojo	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{++0}$ (anaranjado)	$0 > \lambda_1 > \lambda_2 = \lambda_3$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

únicamente junto con las hormigas.

#### 3.3.4.2. Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) < 0$

Al aumentar el valor de delta de tal forma que:

$$\delta > \frac{\eta^2 \kappa_a + \alpha^2 \kappa_p + \kappa_a \kappa_p}{\alpha \eta}$$

$\det(-\mathbf{B}) < 0$ , por lo que el criterio de estabilidad de  $E_{+++}$  no se cumple (ver tabla 3.13) y se genera una región biestable. Dentro de esta región  $\tilde{a} < 0$ ,  $\tilde{p} < 0$  y se cumple el criterio  $f_{+0+} > f_{++0}$ , por lo que los puntos de equilibrio  $E_{+0+}$  pueden ser mutualistas dentro de esta región (figura 3.15).

A diferencia de los casos anteriores en los que el  $\det(-\mathbf{B}) < 0$ ,  $f_{++0} = f_{+0+}$  no coincide con  $\tilde{a} = 0$  y, como en el caso presentado en la figura 3.13, hay una región mutualista de puntos de equilibrio  $E_{+0+}$  fuera de la región biestable.

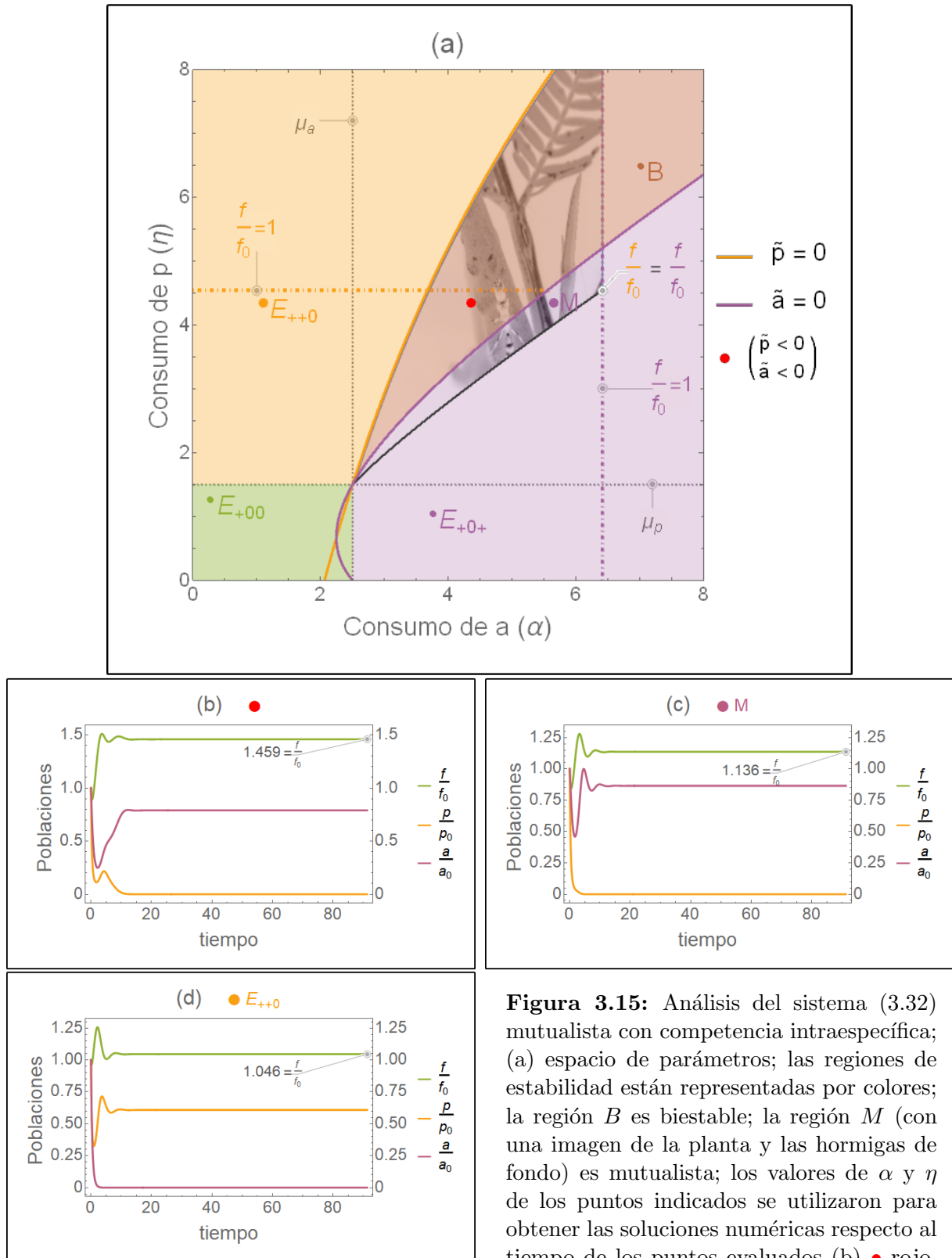
Fuera de la región biestable, donde  $\tilde{p} < 0$  y  $\tilde{a} > 0$ ,  $f_{+0+} > f_{++0}$  cuando:

$$\eta > \mu_p, \quad \alpha > \frac{\mu_a (\eta^2 + \kappa_p)}{\eta \mu_p + \kappa_p} \quad \text{y} \quad \kappa_a > \frac{\alpha^2 (\eta \mu_p + \kappa_p) - \alpha \mu_a (\eta^2 + \kappa_p)}{\eta (\eta - \mu_p)}$$

En este caso, los puntos de equilibrio  $E_{+0+}$  que cumplen con estas condiciones son mutualistas, situación que se ejemplifica en las figuras 3.15 y 3.16.

Nuevamente, la competencia intraespecífica en ambas especies tiene efectos sobre la región mutualista expandiéndola y permitiendo puntos de estabilidad  $E_{+0+}$  mutualistas en regiones donde  $\tilde{a} > 0$  y  $\tilde{p} < 0$ .

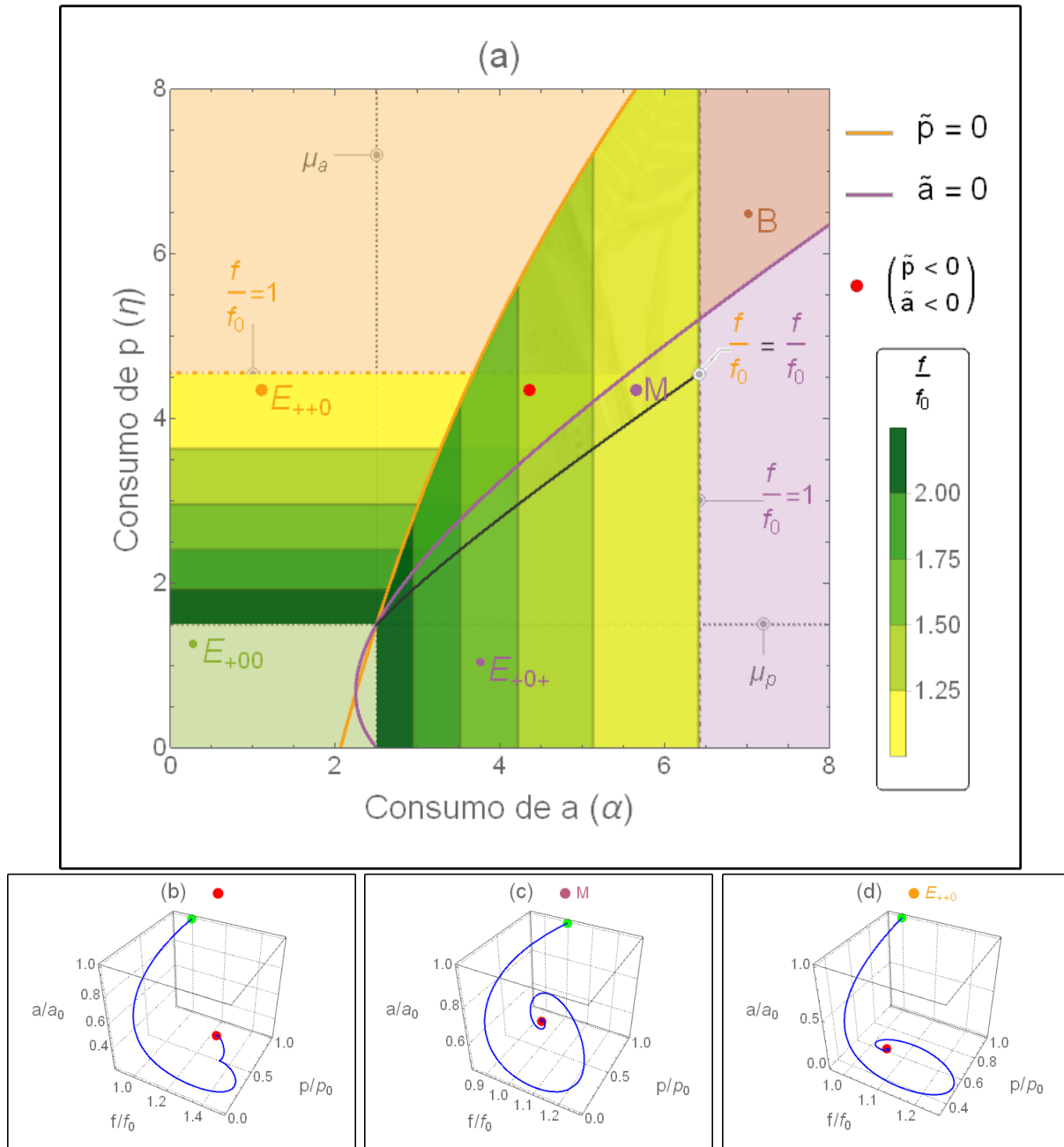
Finalmente se analiza el efecto que podrían tener los costos por proteger el árbol sobre la población de hormigas.



**Figura 3.15:** Análisis del sistema (3.32) mutualista con competencia intraespecífica; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región  $B$  es biestable; la región  $M$  (con una imagen de la planta y las hormigas de fondo) es mutualista; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  de los puntos indicados se utilizaron para obtener las soluciones numéricas respecto al tiempo de los puntos evaluados (b) ● rojo, (c) ●  $M$  (lila) y (d) ●  $E_{++0}$  (anaranjado).



### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.16:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.15. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+0+}$  y  $E_{++0}$ . También se presentan los espacios fase correspondientes a los puntos de equilibrio y las figuras (b) ● rojo, figura 3.15b (c) ●  $M$  (lila), figura 3.15c, (d) ●  $E_{++0}$  (anaranjado), figura 3.15d.

**Tabla 3.17:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.15.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{+0+}$ (lila)	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{++0}$ (anaranjado)	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

### 3.3.5. Sistema mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas

En este caso se analizará el sistema de ecuaciones propuesto, con todos los parámetros positivos. Debido a que se supone que los costos por proteger el árbol tienen un efecto negativo sobre el cambio poblacional de las hormigas y surgen de su interacción con los insectos, este término resulta muy similar a uno de competencia interespecífica. Sin embargo estos costos no pueden ser mayores a la tasa a la cual los depredadores folípagos son ahuyentados de las hojas, es decir  $\delta \geq \phi$ .

$$\begin{aligned}
\frac{df}{d\tau} &= f(1 - f - \eta p - \alpha a) \\
\frac{dp}{d\tau} &= p(-\mu_p + \eta f - \kappa_p p - \delta a) \\
\frac{da}{d\tau} &= a(-\mu_a + \alpha f - \kappa_a a - \phi p)
\end{aligned} \tag{3.41}$$

Se obtuvieron puntos de equilibrio ( $E_{fpa}$ ) no negativos:

$$E_{+++} = (f^*, p^*, a^*) \tag{3.42}$$

Donde:

$$\begin{aligned}
f^* &= \frac{\tilde{f}}{\det(-\mathbf{B})} & p^* &= \frac{\tilde{p}}{\det(-\mathbf{B})} & a^* &= \frac{\tilde{a}}{\det(-\mathbf{B})} \\
\tilde{f} &= \kappa_a(\kappa_p + \eta\mu_p) - \delta(\eta\mu_a + \phi) + \alpha(\kappa_p\mu_a - \mu_p\phi) \\
\tilde{p} &= \delta(\mu_a - \alpha) + \alpha(\eta\mu_a - \alpha\mu_p) + \kappa_a(\eta - \mu_p) \\
\tilde{a} &= \alpha(\kappa_p + \eta\mu_p) - \mu_a(\eta^2 + \kappa_p) + \phi(\mu_p - \eta)
\end{aligned} \tag{3.43}$$

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

$$\mathbf{B} = \begin{pmatrix} -1 & -\eta & -\alpha \\ \eta & -\kappa_p & -\delta \\ \alpha & -\phi & -\kappa_a \end{pmatrix} \quad (3.44)$$

$$\det(-\mathbf{B}) = \eta(\eta\kappa_a - \alpha\delta) + \kappa_p(\alpha^2 + \kappa_a) - \phi(\delta + \alpha\eta) \quad (3.45)$$

$$E_{+0+} = \left( \frac{\kappa_a + \alpha\mu_a}{\alpha^2 + \kappa_a}, 0, \frac{\alpha - \mu_a}{\alpha^2 + \kappa_a} \right) \quad (3.46)$$

$$E_{++0} = \left( \frac{\kappa_p + \eta\mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}, \frac{\eta - \mu_p}{\eta^2 + \kappa_p}, 0 \right) \quad (3.47)$$

$E_{+00} = (1, 0, 0)$  y  $E_{000} = (0, 0, 0)$ , al igual que en el caso anterior. Haciendo un análisis de estabilidad local del sistema en una vecindad de cada uno de los puntos de equilibrio, y mediante el criterio Routh-Hurwitz, se obtuvieron los criterios que aseguran su existencia y estabilidad (ver tabla 3.18).

**Tabla 3.18:** Criterios de existencia y estabilidad asintótica local de los puntos de equilibrio del sistema (3.41) mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas.

Equilibrio	Existencia	Estabilidad
$E_{+++}$	$f^* > 0$ $p^* > 0$ $a^* > 0$	$a_1 = \kappa_p p^* + \kappa_a a^* + f^* > 0$ $a_2 = (\eta^2 + \kappa_p) f^* p^* + (\kappa_a + \alpha^2) f^* a^* + (\kappa_a \kappa_p - \delta \phi) p^* a^* > 0$ $a_3 = f^* p^* a^* \det(-\mathbf{B}) > 0$ $a_1 a_2 > a_3$
$E_{+0+}$	$\alpha > \mu_a$	$\tilde{p} < 0$
$E_{++0}$	$\eta > \mu_p$	$\tilde{a} < 0$
$E_{+00}$	Siempre	$\alpha < \mu_a, \quad \eta < \mu_p$
$E_{000}$	Siempre	Inestable

En la tabla 3.19 se presenta la clasificación de los puntos de equilibrio del sistema (3.41). (Los criterios de clasificación se pueden consultar en la tabla B.2.)

#### 3.3.5.1. Casos en los que $\det(-\mathbf{B}) > 0$

Para que  $\det(-\mathbf{B}) > 0$ , el valor de  $\delta$  debe ser:

$$\delta < \frac{\eta^2 \kappa_a + \kappa_p(\alpha^2 + \kappa_a) - \alpha\eta\phi}{\alpha\eta\phi}$$

Lo cual implica que los puntos de equilibrio  $E_{+++}$  son estables (ver tabla 3.18).

**Tabla 3.19:** Clasificación de los puntos de equilibrio posibles del sistema (3.41).

Equilibrio	Inestable	Estable
$E_{+++}$	*	*
$E_{+0+}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{++0}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera) o foco silla (2 adentro, 1 afuera)	Nodo estable o foco estable
$E_{+00}$	Punto silla (1 adentro, 2 afuera)	Nodo estable
$E_{000}$	Punto silla (2 adentro, 1 afuera)	—

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

### Caso no mutualista

La población de hojas de los puntos de equilibrio  $E_{++0}$ ,  $f_{++0}$ , son mayores a la población de hojas de  $E_{+++}$  y  $E_{+0+}$ ,  $f_{+p+}$  (por lo que no hay soluciones mutualistas), si

$$\eta > \mu_p, \quad \varphi < \frac{\alpha(\eta\mu_p + \kappa_p) - \mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta - \mu_p} \quad \text{y} \quad \kappa_a < \frac{\alpha^2(\eta\mu_p + \kappa_p) - \alpha\mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta(\eta - \mu_p)}$$

y alguno de los siguientes grupos de condiciones:

*Condiciones 1:*

$$\kappa_a > \frac{\alpha(\alpha\mu_p + \delta) - \mu_a(\alpha\eta + \delta)}{\eta - \mu_p}, \quad \delta < \frac{\alpha\kappa_p}{\eta} \quad \text{y}$$

$$\alpha > \frac{\mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta\mu_p + \kappa_p}, \quad \delta > \frac{\alpha(\eta\mu_a - \alpha\mu_p)}{\alpha - \mu_a}, \quad \text{para} \quad \alpha < \frac{\eta\mu_a}{\mu_p},$$

o bien  $\delta > 0$  para  $\alpha \geq \frac{\eta\mu_a}{\mu_p}$

*Condiciones 2:*

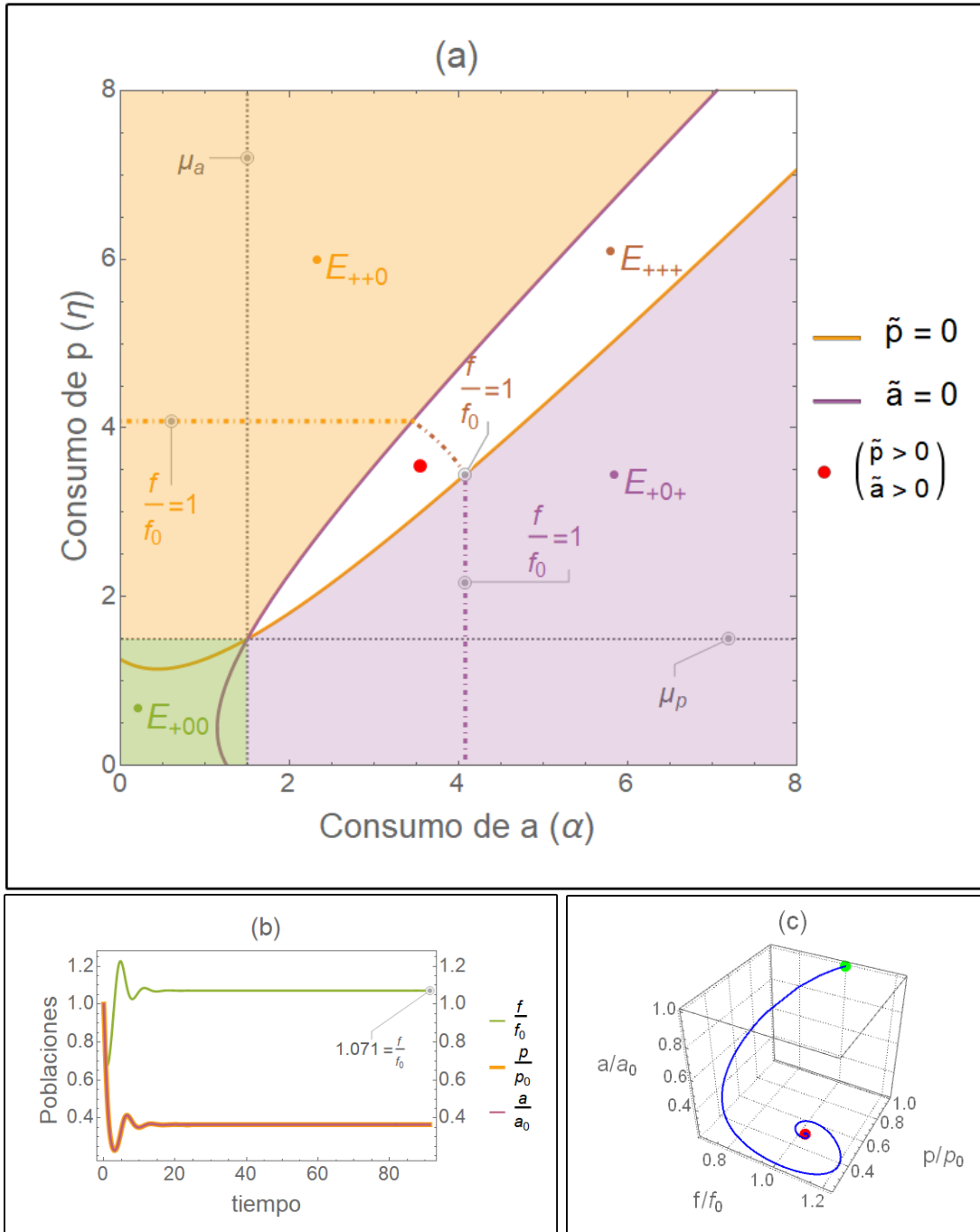
$$\delta \leq \frac{\alpha(\eta\mu_a - \alpha\mu_p)}{\alpha - \mu_a} \quad \text{y} \quad \frac{\mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta\mu_p + \kappa_p} < \alpha < \frac{\eta\mu_a}{\mu_p}$$

En la figura 3.17 se presenta un ejemplo de este caso en el que se eligieron valores de los parámetros de forma que:

$$\eta = \alpha, \quad \mu_p = \mu_a, \quad \kappa_p = \kappa_a, \quad \delta = \varphi \quad \text{y} \quad p(0) = a(0),$$

para resaltar la coexistencia estable de las tres especies en los puntos de equilibrio  $E_{+++}$  cuando los depredadores de las hojas y las hormigas tienen los mismos parámetros.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.17:** Análisis del sistema (3.41) mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas;  $\delta = \phi = 0.4$ ; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región blanca corresponde al equilibrio  $E_{+++}$ ; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  del punto rojo se utilizaron para obtener la (b) la solución numérica del sistema respecto al tiempo, la cual tiende al punto de equilibrio  $E_{+++}$ , y (c) su espacio fase, donde se observa que el punto de equilibrio es estable –aunque no se clasificó el punto de equilibrio porque no se calcularon los eigenvalores, ver tabla 3.20, esto se sabe por el criterio de estabilidad. El punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.

Las dos poblaciones se alimentan del mismo recurso, de la misma forma, se comportan igual en ausencia de él y logran coexistir en una región de los parámetros.

La región de los puntos de equilibrio  $E_{+++}$  estables en el espacio de parámetros puede aumentar al incrementar los valores de competencia intraespecífica de ambas especies.

**Tabla 3.20:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.17.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_{1,2,3}$	*	*

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

### Caso mutualista

El criterio mutualista  $f_{+p+} > f_{++0}$  se cumple en mediante las siguientes condiciones:

$$\varphi < \frac{\alpha(\eta\mu_p + \kappa_p) - \mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta - \mu_p}, \quad \kappa_a > \frac{\alpha(\alpha\mu_p + \delta) - \mu_a(\alpha\eta + \delta)}{\eta - \mu_p},$$

$$\delta > \frac{\alpha\kappa_p}{\eta} \quad \text{y} \quad \alpha > \frac{\mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta\mu_p + \kappa_p}$$

Con lo cual existen puntos de equilibrio estables mutualistas  $E_{+++}$  y  $E_{+0+}$ .

Este caso se muestra en la figura 3.18 y se muestra la población de hojas dependiente de los valores de  $\alpha$  y de  $\eta$  en la figura 3.19.

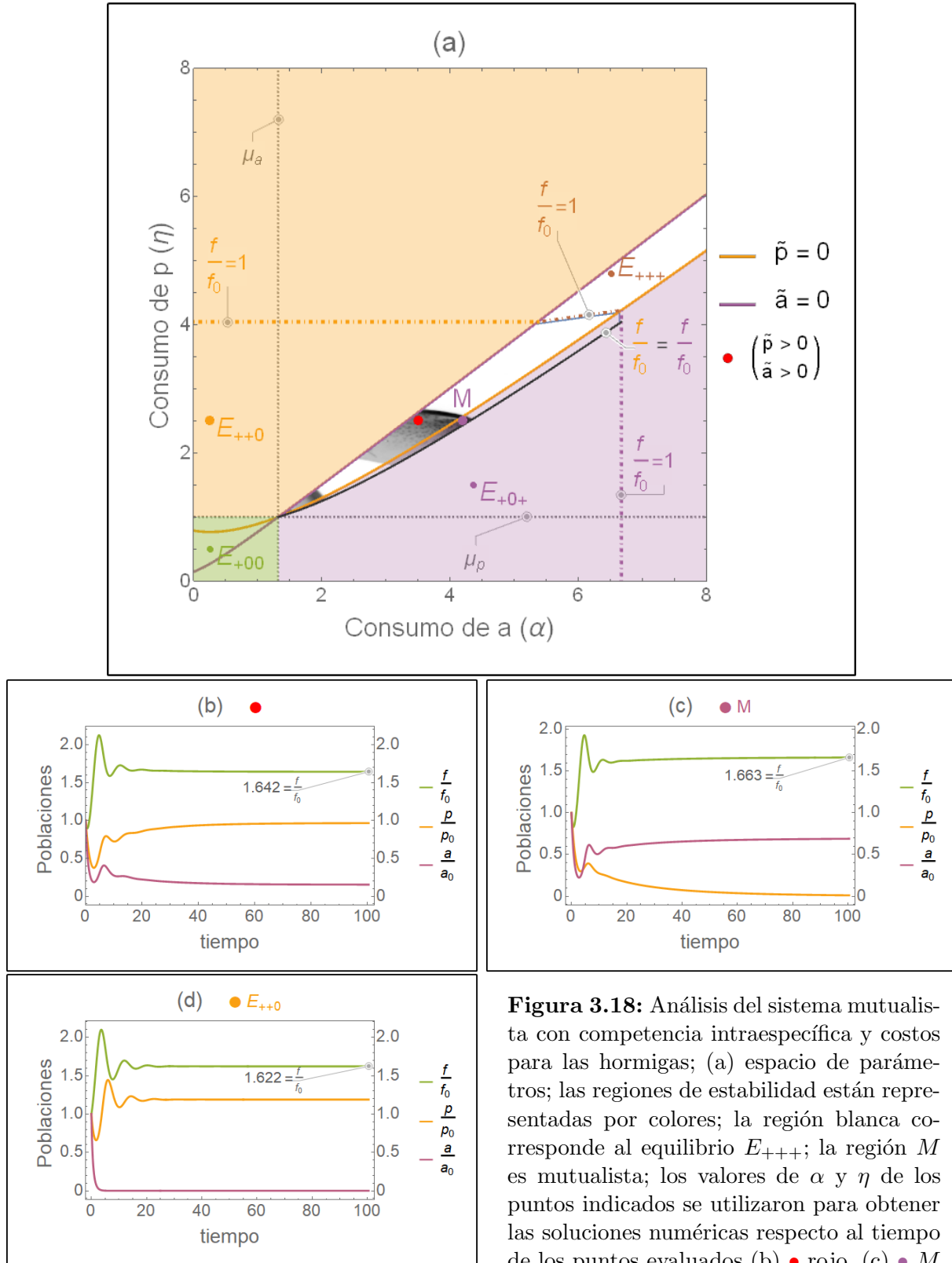
Los puntos de equilibrio estables  $E_{+0+}$  mutualistas se encuentran entre  $f_{++0} = f_{+0+}$  y  $\tilde{p} = 0$ . Nótese que la población de hojas del punto (•  $M$ ) evaluado en esta región en la figura 3.18 es mayor a aquella que se evalúa en la región de puntos de equilibrio estables  $E_{+++}$ , • rojo ,(comparar figuras 3.18b y 3.18c).

**Tabla 3.21:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.18.

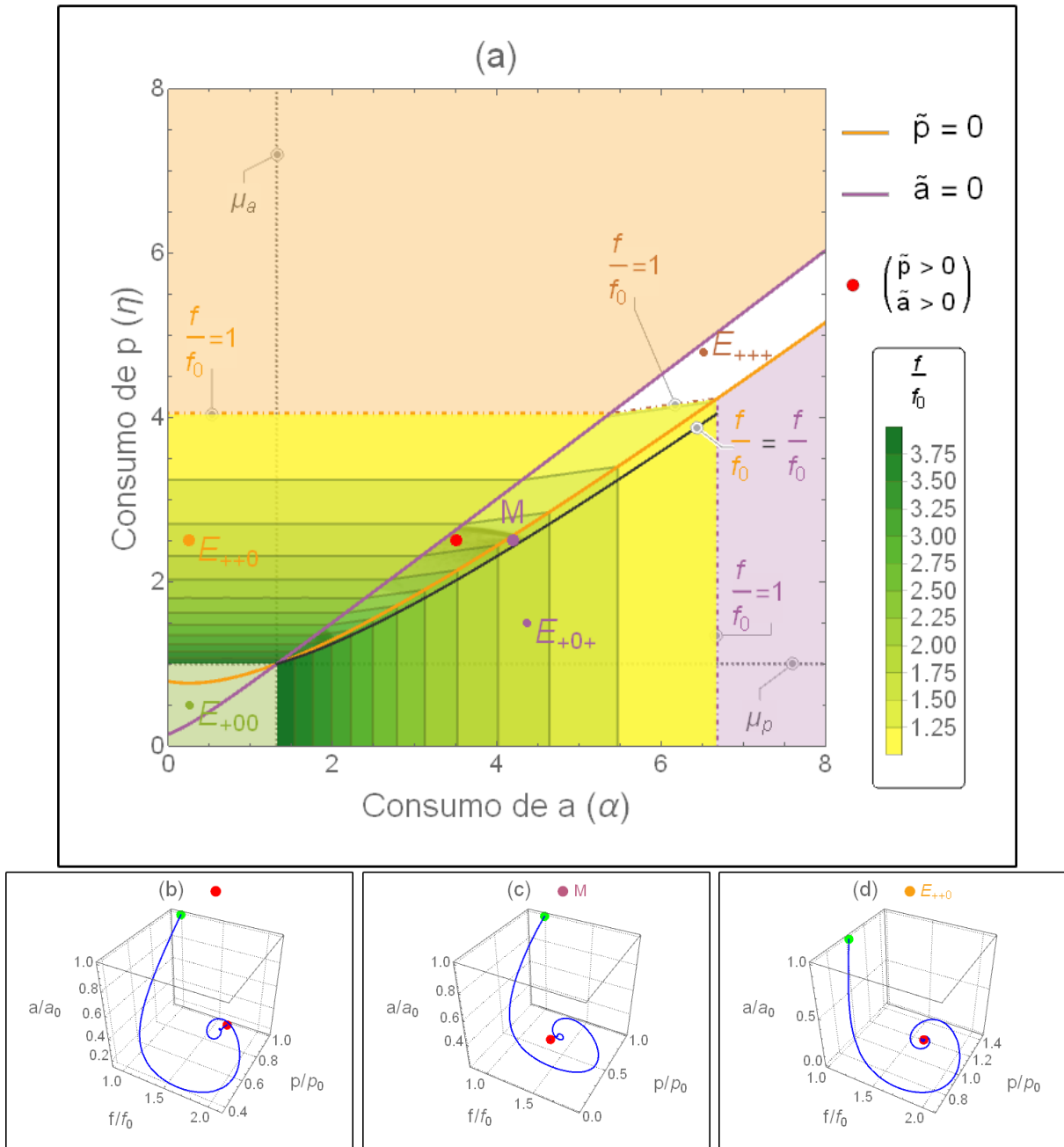
Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_{1,2,3}$	*	*
• M (lila)	$0 > \lambda_1 > \lambda_2 = \lambda_3$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{++0}$ (anaranjado)	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.18:** Análisis del sistema mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región blanca corresponde al equilibrio  $E_{+++}$ ; la región  $M$  es mutualista; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  de los puntos indicados se utilizaron para obtener las soluciones numéricas respecto al tiempo de los puntos evaluados (b) ● rojo, (c) ●  $M$  (lila) y (d) ●  $E_{++0}$  (anaranjado).



**Figura 3.19:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.18. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+++}$ ,  $E_{+0+}$  y  $E_{+00}$ . También se presentan los espacios fase correspondientes a los puntos de equilibrio y las figuras (b) ● rojo, figura 3.18b (c) ●  $M$  (lila), figura 3.18c, (d) ●  $E_{++0}$  (anaranjado), figura 3.18d.



**3.3.5.2. Casos en los que  $\det(-\mathbf{B}) < 0$**

Para que  $\det(-\mathbf{B}) < 0$ , el valor de  $\delta$  debe ser:

$$\delta > \frac{\eta^2 \kappa_a + \kappa_p (\alpha^2 + \kappa_a) - \alpha \eta \varphi}{\alpha \eta \varphi}$$

**Caso no mutualista**

El sistema no es mutualista en el caso en el que  $f_{++0} > f_{+0+}$ , lo cual ocurre cuando:

$$\eta > \mu_p, \quad \kappa_p < \frac{\eta (\mu_a \eta + \varphi) - \mu_p (\alpha \eta + \varphi)}{\alpha - \mu_a}$$

Además de alguno de los siguiente conjuntos de condiciones:

*Condiciones 1:*

$$\eta \leq \frac{\mu_p (\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha \mu_a + \kappa_a} \quad \text{y} \quad \varphi > \frac{\eta (\alpha \mu_p - \eta \mu_a)}{\eta - \mu_p}$$

*Condiciones 2:*

$$\eta > \frac{\mu_p (\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha \mu_a + \kappa_a}, \quad \delta > \frac{\eta (\alpha \mu_a + \kappa_a) - \mu_p (\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha - \mu_a},$$

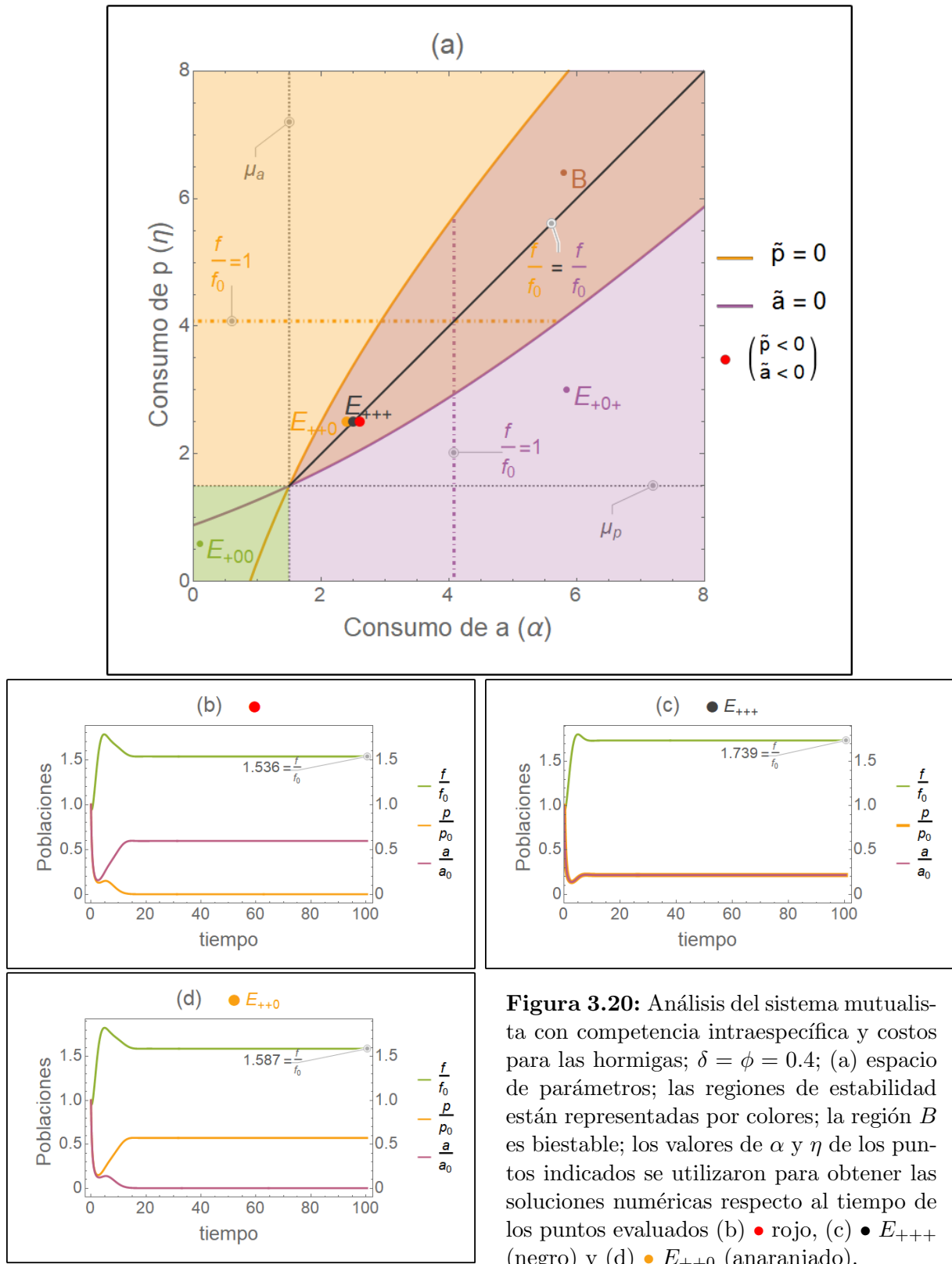
$$\varphi > \frac{\kappa_a \eta}{\alpha} \quad \text{y} \quad \kappa_p > \frac{\eta^2 (\alpha \mu_a + \kappa_a) - \mu_p \eta (\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha (\alpha - \mu_a)}$$

Un ejemplo de este caso se presenta en la figura 3.20. Se eligieron valores de forma que:

$$\eta = \alpha, \quad \mu_p = \mu_a, \quad \kappa_p = \kappa_a, \quad \delta = \varphi \quad \text{y} \quad p(0) = a(0)$$

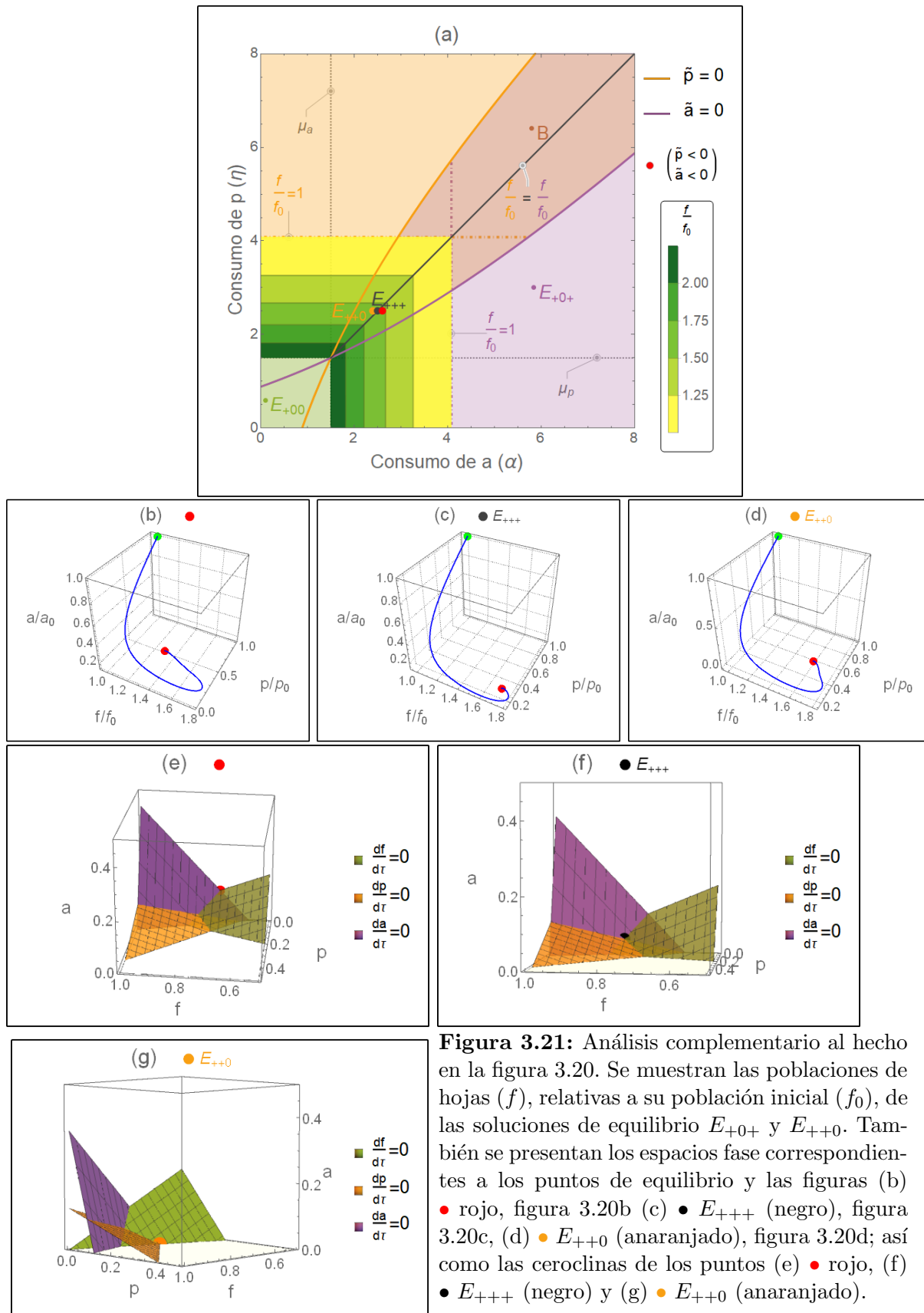
Nótese en la figura 3.21 que  $f_{++0} = f_{+0+}$  se encuentra dentro de la región biestable y coincide con el punto de equilibrio inestable  $E_{+++}$ . En este ejemplo, los puntos en los que  $f_{++0} = f_{+0+}$  coinciden con los de la separatriz que lleva al punto de equilibrio inestable  $E_{+++}$  en el espacio fase.

También en la figura 3.21, se presentan las ceroclinas del sistema (3.41) con los parámetros seleccionados en cada punto evaluado en la figura 3.20. Los puntos de equilibrio  $\bullet$  rojo y  $\bullet E_{++0}$  se alejarían de  $\bullet E_{+++}$  si se siguiera variando el valor de  $\alpha$  para cada punto. Además, ya que  $\bullet E_{+++}$  es inestable en este caso, cualquier punto diferente al punto de equilibrio  $E_{+++}$  o a una población sobre la separatriz que lleva a él, tenderá al punto de equilibrio  $E_{+0+}$  o  $E_{++0}$ .



**Figura 3.20:** Análisis del sistema mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas;  $\delta = \phi = 0.4$ ; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región  $B$  es biestable; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  de los puntos indicados se utilizaron para obtener las soluciones numéricas respecto al tiempo de los puntos evaluados (b)  $\bullet$  rojo, (c)  $\bullet$   $E_{+++}$  (negro) y (d)  $\bullet$   $E_{++0}$  (anaranjado).

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.21:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.20. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+0+}$  y  $E_{+++}$ . También se presentan los espacios fase correspondientes a los puntos de equilibrio y las figuras (b) ● rojo, figura 3.20b (c) ●  $E_{+++}$  (negro), figura 3.20c, (d) ●  $E_{+0+}$  (anaranjado), figura 3.20d; así como las ceroclinas de los puntos (e) ● rojo, (f) ●  $E_{+++}$  (negro) y (g) ●  $E_{+0+}$  (anaranjado).

**Tabla 3.22:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.20.

Punto evaluado	Re( $\lambda_i$ )	Im( $\lambda_i$ )	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_1 > \lambda_2 = \lambda_3$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{+++}$ (negro)	*	*	*
• $E_{++0}$ (anaranjado)	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

\*significa que los eigenvalores no fueron calculados.

En la tabla 3.22 se presenta la clasificación de los puntos de equilibrio evaluados en las figuras 3.20 y 3.21 de acuerdo con sus eigenvalores.

### Caso mutualista 1

Sin embargo, si  $f_{++0} = f_{+0+}$  coincide con  $\tilde{a} = 0$ , se puede generar una región mutualista en la región biestable si

$$\eta > \mu_p, \quad \delta > \frac{\eta(\alpha\mu_a + \kappa_a) - \mu_p(\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha - \mu_a} \quad y$$

$$\kappa_p < \frac{\eta^2(\alpha\mu_a + \kappa_a) - \mu_p\eta(\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha(\alpha - \mu_a)} \quad \text{o bien} \quad \varphi \leq \frac{\kappa_a\eta}{\alpha}$$

además de

$$\kappa_p < \frac{\eta(\eta\mu_a + \varphi) - \mu_p(\alpha\eta + \varphi)}{\alpha - \mu_a} \quad \text{o} \quad \varphi > \frac{\kappa_a\eta}{\alpha}$$

junto con

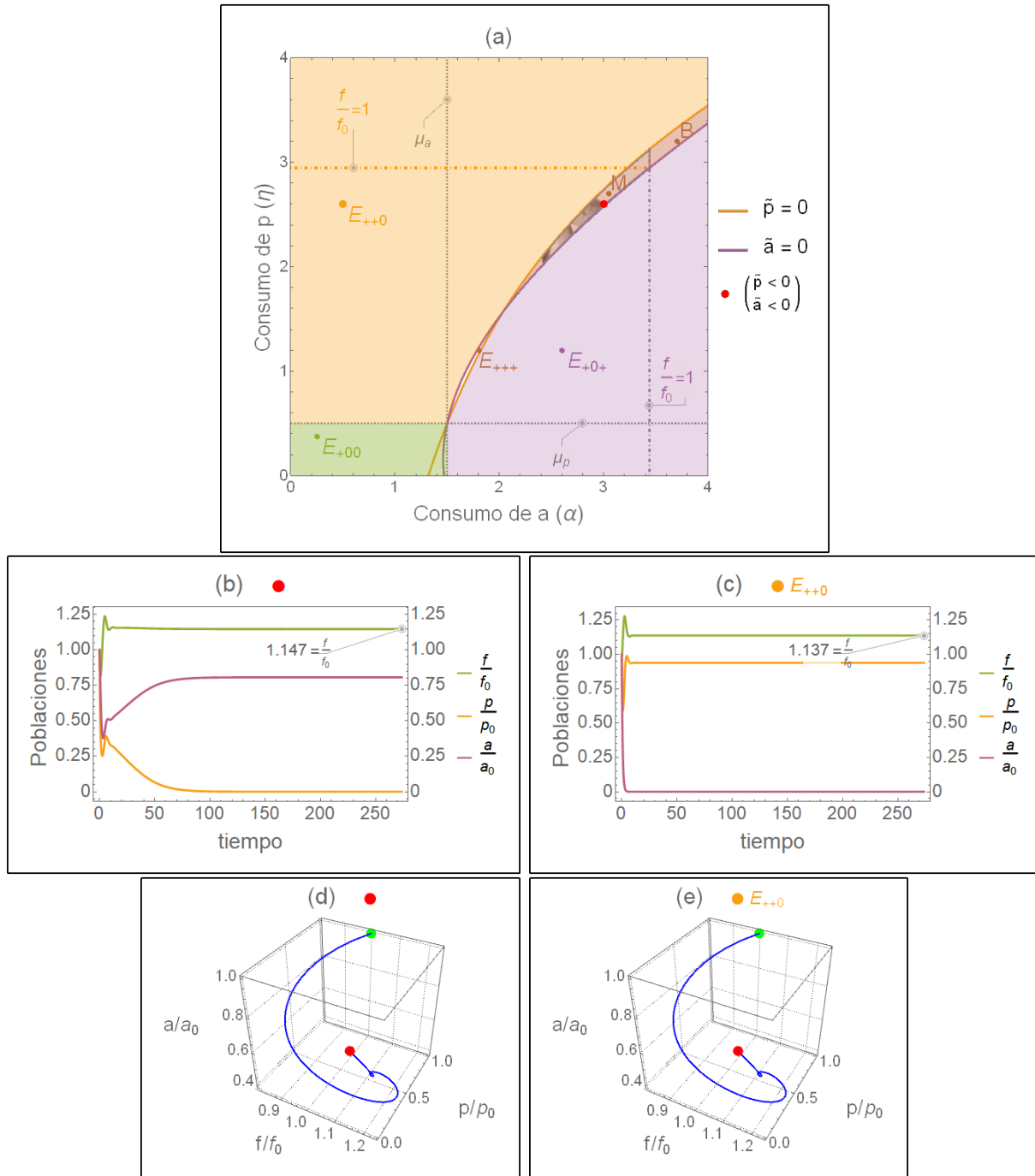
$$\eta < \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{o} \quad \varphi > \frac{\kappa_a\eta}{\alpha} \quad y \quad \eta \geq \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{o} \quad \eta > \frac{\mu_p(\alpha^2 + \kappa_a)}{\alpha\mu_a + \kappa_a}$$

y con

$$\eta \geq \frac{\alpha\mu_p}{\mu_a} \quad \text{o} \quad \varphi > \frac{\eta(\alpha\mu_p - \eta\mu_a)}{\eta - \mu_p} \quad \text{o} \quad \varphi > \frac{\kappa_a\eta}{\alpha}$$

Este caso se presenta en la figura 3.22, en la que, aunque existe una región de puntos de equilibrio estables  $E_{+++}$  (donde  $\tilde{a} > 0$  y  $\tilde{p} > 0$ ), esta no es mutualista.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN



**Figura 3.22:** Análisis del sistema (3.41) mutualista con competencia intraespecífica y costos para las hormigas; (a) espacio de parámetros; las regiones de estabilidad están representadas por colores; la región blanca corresponde al equilibrio  $E_{+++}$ ; la región  $M$  es mutualista; los valores de  $\alpha$  y  $\eta$  de los puntos indicados se utilizaron para obtener las soluciones numéricas del sistema respecto al tiempo de los puntos (b) ● rojo y (c) ●  $E_{++0}$ . Además se presentan los espacios fase respectivos: (d) ● rojo y (e) ●  $E_{++0}$ . En ellos se observa que las soluciones son focos estables, lo cual está en acuerdo con la clasificación hecha en la tabla 3.23; el punto verde representa las poblaciones en el tiempo inicial y el punto rojo las poblaciones en el tiempo final.

**Tabla 3.23:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.22.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• Rojo	$0 > \lambda_1 > \lambda_2 = \lambda_3$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{++0}$ (anaranjado)	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

### Caso mutualista 2

Puede existir una región mutualista dentro la región de puntos de equilibrio estables  $E_{+0+}$ , fuera de la zona biestable, si

$$\eta > \mu_p, \quad \alpha > \frac{\varphi(\eta - \mu_p)}{\eta\mu_p + \kappa_p}, \quad \mu_a < \frac{\alpha(\eta\mu_p + \kappa_p) + \varphi(\mu_p - \eta)}{\eta^2 + \kappa_p} \quad \text{y}$$

$$\kappa_a > \frac{\alpha^2(\eta\mu_p + \kappa_p) - \alpha\mu_a(\eta^2 + \kappa_p)}{\eta(\eta - \mu_p)}$$

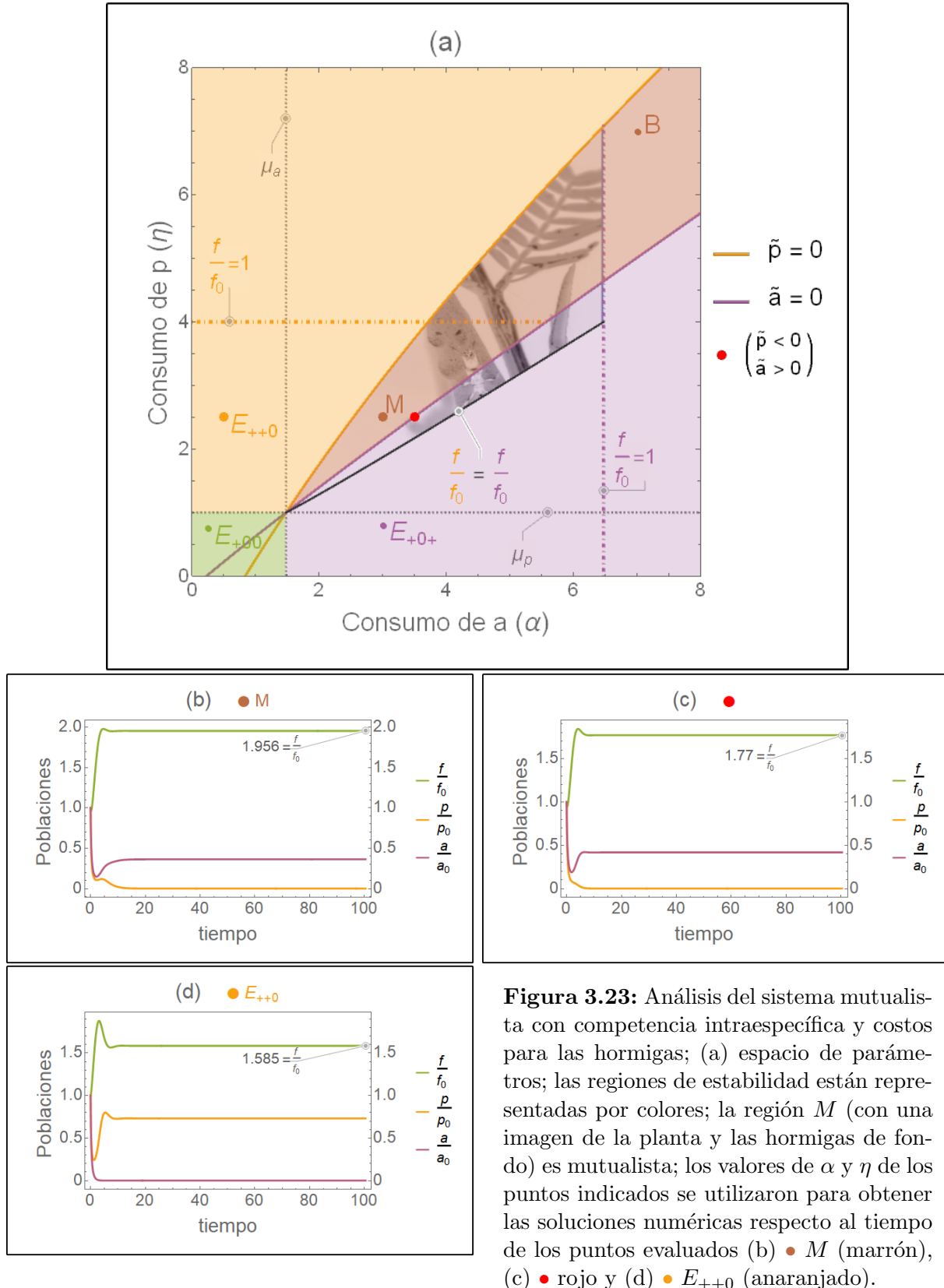
Este caso se muestra en la figura 3.23 y en la figura 3.24 se muestra la población de hojas dependiente de los valores de  $\eta$  y  $\alpha$ .

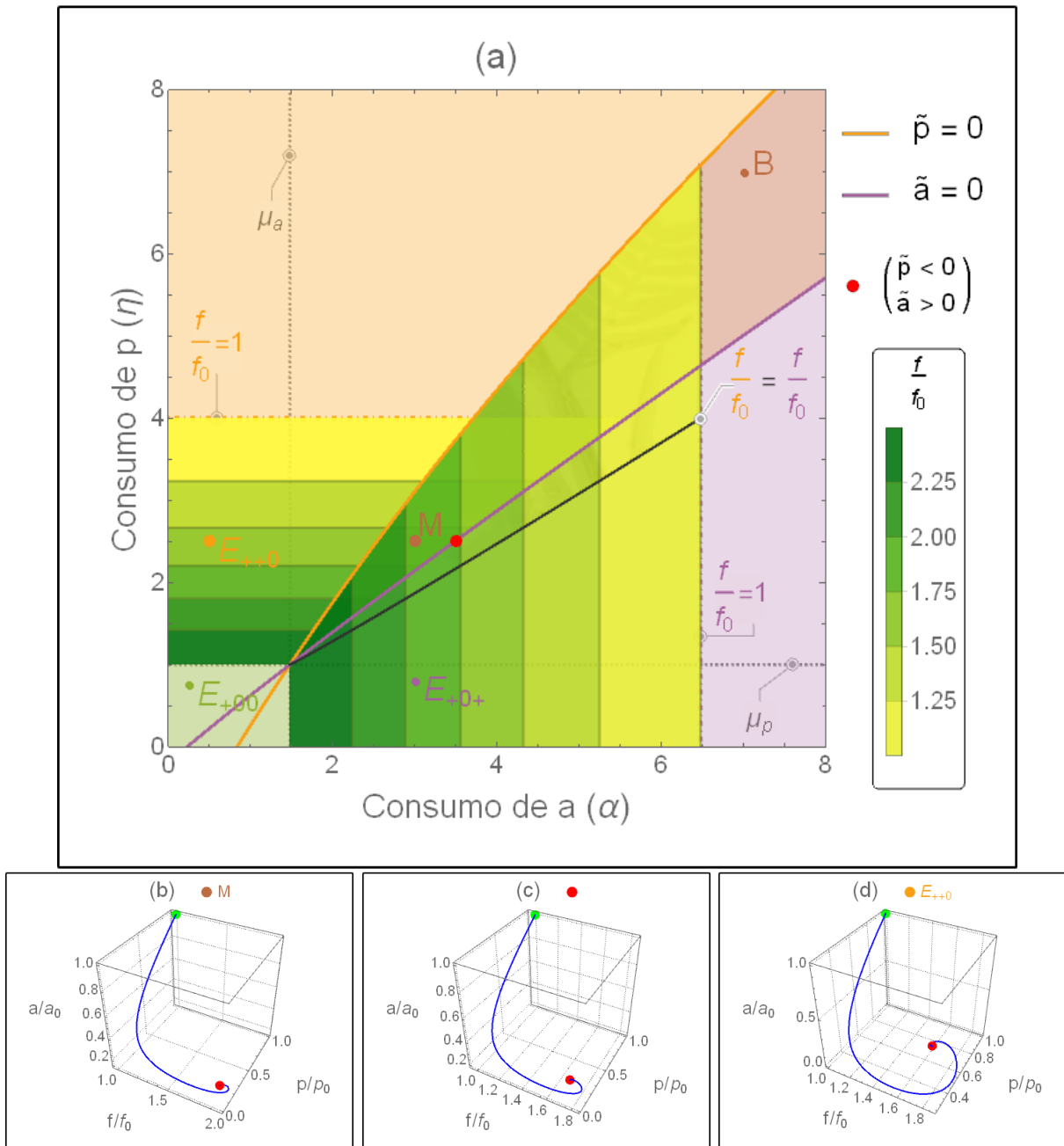
Si se comparan las figuras 3.23b y 3.23c, o si se observa la figura 3.24, se puede notar que el punto de equilibrio  $E_{+0+}$  que se encuentra dentro de la región biestable tiene una población de hojas mayor a la del punto de equilibrio  $E_{+0+}$  fuera de la región biestable.

Esto es relevante ya que una protección más agresiva de las hojas permite efectos mutualistas con tasas de depredación bajas por parte de las hormigas, con valores más altos de depredación de los folíagos y con un mayor crecimiento de las hojas, debido a que el incremento del valor de  $\delta$  aumenta la región biestable en el espacio de parámetros, de una forma similar a la presentada en la figura 3.6.

La competencia intraespecífica de las hormigas permite un incremento de la región mutualista fuera de la región biestable. Además, los costos de la protección pueden acabar con la región mutualista cuando hay una región biestable (ver figura 3.20). Estos resultados resaltan la importancia de la competencia en la dinámica poblacional de este sistema mutualista indirecto.

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN





**Figura 3.24:** Análisis complementario al hecho en la figura 3.23. Se muestran las poblaciones de hojas ( $f$ ), relativas a su población inicial ( $f_0$ ), de las soluciones de equilibrio  $E_{+0+}$  y  $E_{+00}$ . También se presentan los espacios fase correspondientes a los puntos de equilibrio y las figuras (b)  $\bullet$   $M$  (marrón), figura 3.23b (c)  $\bullet$  rojo, figura 3.23c, (d)  $\bullet$   $E_{+0+}$  (anaranjado), figura 3.23d.



**Tabla 3.24:** Clasificación del punto de equilibrio evaluado en la figura 3.23.

Punto evaluado	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación
• M (marrón)	$0 > \lambda_1 > \lambda_2 = \lambda_3$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• Rojo	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable
• $E_{++0}$ (anaranjado)	$0 > \lambda_2 = \lambda_3 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	Foco estable

### 3.4. Mutualismo y competencia

El mutualismo y la competencia están súmamente relacionadas en este tipo de interacción. Todos los sistemas que incluían el mecanismo de protección mutualista presentaron regiones de efectos mutualistas y los términos de competencia intraespecífica tuvieron un papel importante al permitir la coexistencia de las tres especies.

A continuación se analizan los resultados obtenidos mediante el análisis de cada caso y de las suposiciones que se hicieron para llegar a ellos.

#### 3.4.1. Parámetros constantes

Los parámetros del sistema deben ser constantes y positivos por definición para cualquiera de los sistemas analizados, por lo que se hace la suposición de que tanto las hormigas como los depredadores permanecen con tasas de interacción constantes en todo momento.

Por esta razón los casos analizados fueron tratados como sistemas diferentes y no como una secuencia de colonización. Sin embargo, las tasas de interacción podrían cambiar dependiendo de la abundancia de sus recursos, junto con los otros parámetros de interacción. Por ejemplo, el beneficio de protección de la interacción también podría variar debido al crecimiento del árbol, pues habiendo más hojas, la efectividad de protección de las hormigas podría disminuir. O bien, la competencia intraespecífica podría aumentar en ausencia de recursos, como sucede en las hormigas al depredar a sus larvas cuando los recursos escasean.

Este tipo de comportamientos podría ser descrito mediante parámetros que variaran con la abundancia de la especie recurso como las respuestas funcionales propuestas por Holling [62, 63].

#### 3.4.2. La región mutualista

El tamaño de la región mutualista depende de la población inicial de hojas seleccionada debido al segundo criterio de mutualismo propuesto  $\frac{f}{f_0} > 1$ . Esto podría coincidir con la fenomenología del sistema planta-hormiga analizado ya que los árboles suelen ser colonizados a edades tempranas.

En el sistema *Vachellia–Pseudomyrmex* las plantas deben alcanzar ciertas condiciones antes de ser colonizadas e incluso habiéndose establecido la hormiga reina, la colonia puede abandonar el árbol si este no produce suficientes recursos. Sin embargo, el abandono se da mayormente en plantas auxiliares a la planta donde se encuentra la reina [68]. De acuerdo con las observaciones de Janzen el árbol debe ser colonizado para poder desarrollarse por lo que las hormigas deben hacerlo a una edad temprana. Esta edad o las condiciones que la planta requiere lograr para empezar a invertir más recursos en la protección indirecta, aún es una pregunta abierta [51].

En todos los casos mutualistas analizados, el aumento en la protección ( $\delta$ ) incrementó la región mutualista de  $E_{+0+}$ , esto significa que la agresividad de las hormigas influye en la supervivencia de la colonia ante la depredación de los folípagos.

Es importante resaltar que el tamaño de la región mutualista en el espacio de parámetros también depende de los parámetros de los depredadores folípagos, como su competencia intraespecífica, en especial en los casos biestables, ya que esta región se encuentra delimitada por  $\tilde{p} = 0$ .

La competencia intraespecífica de ambas especies permitió que existieran soluciones mutualistas de coexistencia estable de las tres especies ( $E_{+++}$ ) como se muestra en las figuras 3.13 y 3.18. Incluso, en esta región de coexistencia de tres especies, pueden haber situaciones en las cuales las hojas crecen más que si únicamente sobrevivieran junto con las hormigas (ver figura 3.14).

Es importante recordar que una población de hormigas puede colonizar más de un árbol, por lo que el crecimiento de su población podría no estar tan restringido como en los casos analizados en este trabajo.

### 3.4.3. La equivalencia entre hojas, cuerpos de Belt y néctar

La suposición de que los cuerpos de Belt y el néctar extrafloral es equivalente a las hojas es problemática para la aplicación del modelo ya que resulta difícil cuantificar cuánto de los recursos asignados a la protección indirecta podrían haber sido asignados a nuevas hojas. Como se mencionó en el capítulo anterior, la cuantificación de los costos ecológicos de la protección indirecta aún son un gran reto metodológico y un área que debe desarrollarse [47]. Sin embargo, considerar a las hojas como diferentes recursos a los cuerpos de Belt y al néctar podría generar un modelo más complicado y difícil de analizar.

### 3.4.4. Dependencia de contexto

En este modelo, se considera que el efecto neto de la interacción puede variar entre parasitismo, amensalismo, comensalismo o mutualismo. Esto se debe a que el modelo se centra en los efectos inmediatos de los mecanismos de interacción y sus efectos netos se interpretan de los resultados.

Considerar un ambiente variable que afecte a los parámetros de interacción podría ejemplificar dinámicas donde la clasificación de la interacción cambie en el tiempo.

La conceptualización hecha en otros modelos podría ser de utilidad en el sistema ecológico analizado en este trabajo, como la aproximación consumidor-recurso mediante el modelo Rosenzweig-MacArthur hecha por Holland y DeAngelis [59], o los modelos que incluyen umbrales en los que la interacción cambia de signo como el propuesto por Hernandez y Barradas [53] o el modelo para el efecto denominado *role reversal*, propuesto por Sánchez-Garduño *et al.* [113].

#### 3.4.5. El principio de exclusión competitiva

El principio de exclusión competitiva solía identificarse con la proposición [44]:

«No puede haber un mayor número de depredadores que de recursos.»

Es decir, que se solía interpretar que dos poblaciones igualmente competidoras no pueden alimentarse de una misma presa, como sucede en el caso de una presa y dos depredadores sin competencia intraespecífica (ver figura 3.2), en el caso mutualista sin competencia intraespecífica (ver figura 3.4) o en los demás casos cuando el valor de defensa es grande y se genera una región de biestabilidad.

Kostitzin (1939) fue el primero en presentar un contraejemplo mediante un sistema como el analizado en este trabajo. Haigh y Smith (1972) retomaron el sistema descartándolo como contraejemplo debido a que interpretaron la competencia intraespecífica de los depredadores como la lucha por territorio únicamente, la cual, de acuerdo con su interpretación, se debe considerar como un recurso diferente a la presa. Sin embargo, puede haber competencia intraespecífica directa ligada a este consumo. Por ejemplo, ya que los depredadores deben posarse en las hojas para consumirlas, si un folíforo está posado sobre una hoja puede limitar la capacidad de consumo de los demás organismos de la población de depredadores. En el caso de las hormigas, si la colonia se encuentra en estado famélico, las hormigas pueden consumir a las larvas de su propia colonia [68, 109].

Se puede argumentar que este tipo de competencia no se puede incluir en un modelo presa-depredador basado en Lotka-Volterra ya que el comportamiento de depredación intraespecífica debería disminuir con la abundancia de recursos. De cualquier forma, como se mostró en el caso mutualista con competencia intraespecífica de los depredadores (ver figura 3.7), únicamente se requiere competencia intraespecífica de una de las especies para que haya una región de coexistencia estable de las tres especies.

Haigh y Smith (1972) utilizan el razonamiento de MacArthur y Levins (1964) con el que argumentan que en un sistema de dos depredadores, que se alimentan de una presa, sólo un depredador logra sobrevivir, ya que para que sobrevivan ambos, las tres ceroclinas deben coincidir y esto resulta «infinitamente improbable» en la naturaleza para puntos de equilibrio inestables (como en el caso presentado en la figura 3.21) [44, 86].

Además, Haigh y Smith (1972) argumentan que ligeros cambios en los valores de los parámetros pueden terminar con la coexistencia estable de las tres especies, lo cual les parece un indicio de la improbabilidad de esta situación. Sin embargo, también mencionan que esto requiere del supuesto de que «no existen procesos que tiendan a ajustar los coeficientes que aseguren la coexistencia». Es importante recalcar, que este argumen-

to lo desarrollan suponiendo que no hay efectos de competencia intraespecífica en los depredadores.

Los casos presentados en los que hay puntos de equilibrio estables  $E_{+++}$  pueden servir de contraejemplo a este razonamiento. El espacio de parámetros puede facilitar la visualización de todos los posibles parámetros en los cuales se puede dar la situación de que dos especies coexistan alimentándose de la misma presa. Además, pueden darse casos en los que el recurso crezca más en la zona de coexistencia de tres especies que en otras zonas de coexistencia de dos especies (ver figura 3.13), lo cual podría ser una causa de que se seleccionen aquellas tasas de depredación.

Haigh y Smith (1972) también reconocen que la diferencia en el nicho podría estar dada porque dos depredadores se alimentan de partes diferentes una planta o en distintos momentos del día [44]. Aunque el momento del día difícilmente puede incluirse sin convertir al sistema en no autónomo, se podría diferenciar entre las partes de la planta representándolas como dos recursos distintos, sin embargo esto representa una cuestión no resuelta (y con ella Haigh y Smith finalizan su análisis): ¿hasta qué punto se pueden considerar distintos recursos dos partes de un mismo organismo, más aún si una depende de la otra?

El sistema analizado no puede considerarse un contraejemplo del principio de exclusión competitiva, de la forma en la que fue formulado en el capítulo anterior, ya que se requiere una modelación de nicho, lo cual es un método distinto al abordado en este trabajo.

### 3.4.6. La competencia en el mutualismo y en la coexistencia

El modelo propuesto, puede ser idéntico en su forma a un modelo de competencia entre dos especies que se alimentan del mismo recurso, por lo que se puede interpretar el comportamiento de protección como una característica competitiva. La similitud se debe a la forma en la que están planteados los modelos presa-depredador basados en el modelo Lotka-Volterra. Sin embargo, el hecho de que existan regiones donde se satisfacen los criterios mutualistas planteados es un indicador de que este modelo permite representar sistemas mutualistas.

En otros modelos cada especie mutualista tiene dos términos de interacción con su compañero, uno positivo (ingesta) y otro negativo (uso de recursos) que varían con el tamaño poblacional de las especies mutualistas [59].

Los términos de competencia intraespecífica son difíciles de interpretar pues no se especifica el tipo de competencia o el mecanismo que representan, y comúnmente suelen incluirse atendiendo a la forma de las ecuaciones Lotka-Volterra pero sin interpretar su significado (como se realizó en el presente trabajo). Se puede argumentar que sin importar la manera en la que sucede, existe un efecto de inhibición entre los organismos pertenecientes a una única población, sin embargo esto obliga a enfocarse en el efecto de la interacción y no en su mecanismo.

El mecanismo de consumo, tanto de las hormigas como de los depredadores, es bastante claro, sin embargo no es claro lo que representan los términos de competencia in-

### 3. ESTABILIDAD DEL MODELO MUTUALISTA UNIDIRECCIONAL DE PROTECCIÓN

---

traespecífica. En general, en los modelos presa-depredador la competencia intraespecífica podría ser canibalismo, enfrentamientos directos, que no necesariamente podrían resultar en la muerte de uno de los competidores, o reflejo de una estructura social de las poblaciones que limita el acceso al alimento, al espacio o a la reproducción.

Al analizar el modelo propuesto basado en los modelos tipo Lotka-Volterra, se puede observar que la competencia intraespecífica tiene un papel fundamental en la coexistencia de las tres especies. La interpretación que se le da a estos términos puede determinar la forma en la que se interpretan los fenómenos naturales [1]. En este caso, no se les dará una interpretación específica, simplemente se supondrá que representan la limitación propia del tamaño poblacional de la especie, ya sea de forma directa o indirecta.

El hecho de que las hormigas y los depredadores folívoros coexistan con el árbol en los sistemas en campo puede ser un indicador de que los mecanismos de limitación propia son significativos en el cambio poblacional de las especies, aunque esta coexistencia también podría depender de otras características de su ambiente.

Los resultados en los que los puntos de equilibrio de coexistencia de las tres especies fueron mutualistas y la población de hojas creció más que si sólo hubiesen sobrevivido las hormigas (ver figuras 3.18 y 3.13), es un resultado interesante, pues dicha combinación de parámetros podría fomentar la supervivencia del árbol y la selección de tales características.

Si la coexistencia se debe a la competencia intraespecífica, los sistemas planta-hormiga de protección serían sistemas modelo para investigar el papel de la competencia en un sistema mutualista.

## Conclusiones

---

En todos los casos analizados se utilizó el modelo conceptual de las interacciones consumidor-recurso mutualistas para generar sistemas de ecuaciones presa-depredador basados en la interacción planta-hormiga de protección entre árboles del género *Vachellia* y hormigas del género *Pseudomyrmex*.

A continuación se presentan la síntesis de resultados y las conclusiones del análisis de dichos sistemas de ecuaciones.

### 4.1. Síntesis de resultados

Al considerarse que tanto los depredadores folívoros como las hormigas (los consumidores) no tienen efectos de competencia intraespecífica y que las hormigas no protegen el árbol, se encontraron soluciones estables en las que únicamente uno de estos dos consumidores sobrevive junto con la planta. En este caso no existieron soluciones de coexistencia estable de las tres especies.

Cuando se incluyó la protección del árbol sin incluir competencia intraespecífica en ninguno de los consumidores y suponiendo que la protección del árbol no representa costos que disminuyan la población de las hormigas, surgió una región biestable donde únicamente alcanzan poblaciones estables los depredadores con las hojas o las hormigas con las hojas, por lo que no hubo coexistencia estable de las tres especies.

Al considerar el término de competencia intraespecífica de los depredadores o de las hormigas, se generó una región de coexistencia de las tres especies. Esta región desapareció al incrementarse los valores de protección del árbol, generando, en cambio, una región biestable.

Al considerar el término de competencia intraespecífica de los depredadores y de las hormigas, se encontraron puntos mutualistas de coexistencia estable de las tres especies. Al igual que puntos de equilibrio estable mutualistas de las soluciones en las que sobreviven las hormigas y las hojas fuera de la región biestable.

La región mutualista se encontró dentro de la región biestable en todos los casos

a excepción de un caso en el que se consideró que la protección representa costos que disminuyen la población de las hormigas.

### 4.2. Conclusiones

En el sistema de interacción planteado, con una población limitada de hojas, siempre existió la coexistencia de un consumidor con su recurso, sin importar si se descartaba uno o varios de los siguientes aspectos de la interacción: protección mutualista, competencia intraespecífica de los depredadores o de las hormigas, o costos asociadas a la protección de las hojas que afectan a la población de las hormigas.

Existieron soluciones con efectos mutualistas en todos los sistemas donde se incluyó el mecanismo mutualista de protección.

El aumento en la intensidad de la protección incrementó el tamaño de la región en el espacio de los parámetros que contiene a los puntos de equilibrio estables donde sobreviven las hormigas y las hojas.

La competencia intraespecífica de uno o dos de los consumidores de las hojas permitió la coexistencia de las tres especies interactuantes.

La inclusión de los términos de competencia intraespecífica de ambas especies permitió regiones mutualistas que abarcaron simultáneamente puntos de equilibrio de las tres especies y de las hojas y las hormigas. Así como regiones mutualistas de puntos de equilibrio estables de las hojas y las hormigas dentro y fuera de la región biestable simultáneamente.

La competencia, ya sea intraespecífica o interespecífica en la forma del mecanismo de protección, tiene una gran relevancia en la dinámica de los mutualismos unidireccionales de protección y podría ser importante en la coexistencia de las especies interactuantes en los sistemas planta-hormiga-depredadores folípagos.

### 4.3. Perspectivas

Los sistemas mutualistas en los que las hormigas están involucrados y en especial aquellos que son de protección, son interesantes porque las hormigas son eusociales y presentan comportamientos como el ataque a depredadores sin consumirlos o el cuidado y cultivo de otras especies de las que se alimentan.

Estos sistemas han sido poco modelados probablemente porque los beneficios de la interacción son indirectos para la especie recurso y esto conlleva dificultades de representación en sistemas de ecuaciones presa-depredador y de análisis para asegurarse que la interacción sea mutualista. Estas dificultades pueden ser abordadas mediante el modelo conceptual de interacciones consumidor-recurso mutualistas, el cual permite adaptar otros modelos, además del modelo Lotka-Volterra. Otras características de las interacciones mutualistas, como la dependencia de contexto del resultado, pudiendo variar entre parasitismo, comensalismo o mutualismo, puede ser explorado con un planteamiento de ecuaciones diferente [59].

Para representar los cambios de signo en el efecto de las interacciones se podrían incluir otro tipo de conceptualizaciones como respuestas funcionales a presas o a depredadores, o bien, umbrales como los utilizados para modelar el efecto *role reversal*.

Además se podría incorporar un análisis espacial mediante una analogía a la difusión en un medio continuo o mediante el enfoque discreto, con un análisis de metapoblaciones y mapeos acoplados [111].

En este trabajo se procuró estudiar el sistema modelado lo mejor posible para poderlo representar adecuadamente. Sin embargo, como todo modelo, requiere ser comparado contra datos experimentales.

La modelación de las interacciones planta-hormiga, hemíptero-hormiga y hongo-hormiga podrían enriquecer la comprensión de las interacciones mutualistas en las que las hormigas protegen o cultivan a sus recursos. Este tipo de sistemas podrían ser modelos biológicos para investigar el papel de la competencia en los sistemas mutualistas indirectos.





## Estabilidad de puntos de equilibrio

---

### A.1. Puntos de equilibrio y estabilidad

Un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) acopladas como<sup>1</sup>

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y)\end{aligned}\tag{A.1}$$

con condiciones iniciales

$$x(t_0) = x_0, \quad y(t_0) = y_0\tag{A.2}$$

está compuesto por ecuaciones autónomas si estas no dependen explícitamente del tiempo. Este sistema se puede escribir de forma vectorial como:

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \mathbf{v}(\mathbf{u})\tag{A.3}$$

con  $\mathbf{u}(t_0) = \mathbf{u}_0$  y donde  $\mathbf{u} = (x, y)^T$ ,  $\mathbf{v}(\mathbf{u}) = (f(x, y), g(x, y))^T$  y  $\mathbf{u}_0 = (x_0, y_0)^T$ .

En general, en un sistema de EDO autónomas

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{f}(\mathbf{x}), \quad \mathbf{x} \in E \subset \mathbb{R}^n, \quad \mathbf{x}(t_0) = \mathbf{x}_0,\tag{A.4}$$

se le llaman *puntos de equilibrio* o *puntos críticos*, a las soluciones  $\mathbf{x}^*$  que satisfacen  $\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \mathbf{0}$  y las cuales, si no se encuentran en el origen, se pueden trasladar a él.

---

<sup>1</sup>Explicación basada en [4, 14, 121].

## A. ESTABILIDAD DE PUNTOS DE EQUILIBRIO

---

Suponiendo que el sistema A.4 tiene un punto crítico aislado, es decir, que en una vecindad alrededor de él no existen otros puntos críticos, y que el campo vectorial  $\mathbf{f}(\mathbf{x})$  tiene derivadas parciales continuas en el dominio  $E$ , un punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$  del sistema (A.4) es **estable** si, dado cualquier  $\epsilon > 0$ , hay un  $\delta > 0$  de tal forma que cada solución  $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$  del sistema (A.1) la cual, en  $t = 0$ , satisface

$$\|\mathbf{x}(0) - \mathbf{x}^*\| < \delta \quad (\text{A.5})$$

existe para todo  $t$  positivo y también para todo  $t \geq 0$  satisface

$$\|\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}^*\| < \epsilon, \quad (\text{A.6})$$

donde la notación  $\|\mathbf{x}\|$  designa la magnitud del vector  $\mathbf{x}$ . Este tipo de estabilidad se ejemplifica en la figura A.1a.

Si la región en la que el punto de equilibrio  $\mathbf{x}^* \in E$ , es todo el espacio fase o su interior, se dice que el punto de equilibrio es **globalmente estable**. Un punto de equilibrio que no es estable se considera **inestable**.

Un punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$  es **asintóticamente estable** si, además de ser estable, existe un  $\delta_0$  ( $\delta_0 > 0$ ) tal que si una solución  $\mathbf{x} = \mathbf{x}(t)$  satisface

$$\|\mathbf{x}(0) - \mathbf{x}^*\| < \delta_0, \quad (\text{A.7})$$

entonces

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^*. \quad (\text{A.8})$$

Este tipo de estabilidad se ejemplifica en la figura A.1b.

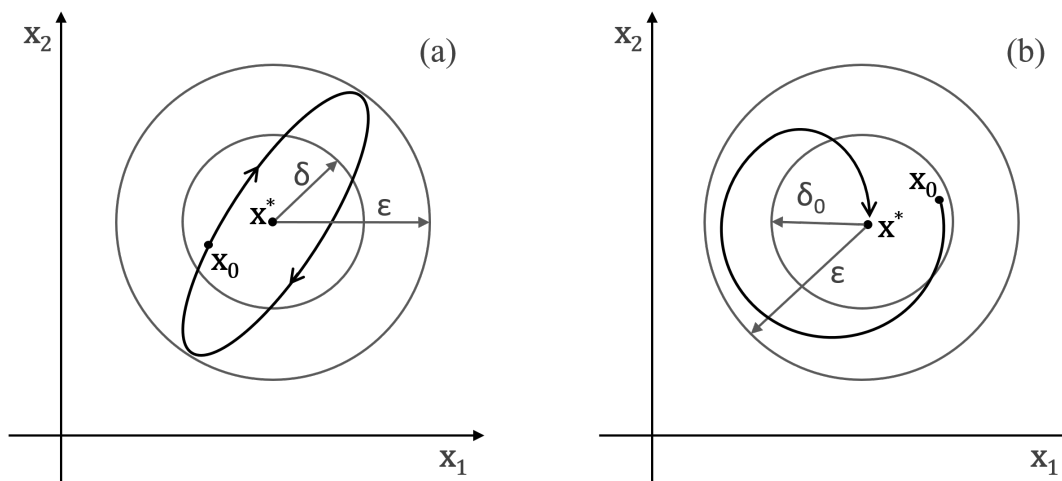
Al conjunto de puntos  $\mathbf{x}(0)$  que satisfacen que  $\mathbf{x}(t) \rightarrow \mathbf{x}^*$  cuando  $t \rightarrow \infty$ , se le llama *cuenca de atracción*.

A una trayectoria que delimita a una cuenca de atracción en el espacio fase se le conoce como *separatriz* ya que separa a los puntos  $\mathbf{x}(0)$  que siguen una trayectoria que termina en  $\mathbf{x}^*$  de los que no lo hacen.

Cuando  $\mathbf{x}^*$  es estable y la cuenca de atracción de  $\mathbf{x}^*$  es todo el espacio fase<sup>2</sup> o al menos su interior, el punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$  se clasifica como **globalmente asintóticamente estable**. De lo contrario se denomina **localmente estable** en una vecindad del punto de equilibrio.

---

<sup>2</sup>El espacio fase es un espacio geométrico cuyos puntos son todas las soluciones o estados del sistema de ecuaciones diferenciales.



**Figura A.1:** (a) Estabilidad de un punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$ , con posición inicial  $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$ , la trayectoria de la solución cumple  $\|\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}^*\| < \epsilon$  para toda  $t$ . (b) Estabilidad asintótica de  $\mathbf{x}^*$ , la solución  $\mathbf{x}(t)$ , con condición inicial  $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$ , tiende a  $\mathbf{x}^*$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

## A.2. Estabilidad local

Considerando el sistema lineal<sup>3</sup>:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{A}\mathbf{x} \quad (\text{A.9})$$

con  $\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0$ , donde  $\mathbf{A}$  es una matriz real constante de  $n \times n$ . Se puede expresar la solución de (A.9) como

$$\mathbf{x}(t) = e^{\mathbf{A}t}\mathbf{x}_0$$

donde

$$e^{\mathbf{A}t} = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(\mathbf{A}t)^k}{k!} = \mathbf{I} + \mathbf{A}\frac{t}{1!} + \mathbf{A}^2\frac{t^2}{2!} + \dots$$

siendo  $\mathbf{I}$  una matriz identidad de  $n \times n$ .

El sistema (A.9) tiene un punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$  (el cual si no está en el origen se puede trasladar a él) y su estabilidad se puede determinar mediante los *eigenvalores* de  $\mathbf{A}$ , es decir, mediante las soluciones  $\lambda$  del *polinomio característico*  $\det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}) = 0$ .

Si todos los eigenvalores de  $\mathbf{A}$  tienen partes reales diferentes de cero,  $\text{Re}(\lambda) \neq 0$ , el sistema tiene puntos de equilibrio hiperbólicos. Si  $\text{Re}(\lambda) = 0$  el sistema tiene puntos de

<sup>3</sup>Explicación basada en [121].

equilibrio no hiperbólicos [5].

Si el sistema tiene puntos de equilibrio hiperbólicos, la estabilidad asintótica de estos se puede determinar mediante el siguiente criterio:

Si todos los eigenvalores  $\lambda$  de  $\mathbf{A}$  tienen partes reales negativas,  $\operatorname{Re}(\lambda) < 0$ , entonces  $x = 0$  es asintóticamente estable. Si por lo menos un eigenvalor tiene parte real positiva, entonces  $x = 0$  es inestable [4].

### A.2.1. Teorema Hartman-Grobman

El teorema Hartman-Grobman es fundamental para el análisis hecho pues muestra que cerca del punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$  (el cual, está en el origen o ha sido trasladado él), el sistema no lineal autónomo

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{f}(\mathbf{x}) \tag{A.10}$$

tiene la misma estructura cualitativa que el sistema lineal (A.9), siendo  $\mathbf{A} = D\mathbf{f}(\mathbf{0})$  (la derivada de  $\mathbf{f}$  en  $\mathbf{0}$ ). A continuación se presentan teoremas y definiciones de utilidad previas a la enunciación de dicho teorema<sup>4</sup>.

**Teorema A.2.1.** *Sea  $E \subset \mathbb{R}^n$  y suponiendo que  $\mathbf{f} \in C^1(E)$ . Entonces, para cada punto  $\mathbf{x}_0 \in E$ , hay un intervalo máximo  $J$  en el cual el problema de valor inicial (A.4) tiene una solución única,  $\mathbf{x}(t)$ ; i. e., si el problema de valor inicial tiene una solución  $\mathbf{y}(t)$  en un intervalo  $I$  entonces  $I \subset J$  y  $\mathbf{y}(t) = \mathbf{x}(t)$  para todo  $t \in I$ . Además, el máximo intervalo  $J$  es abierto; i. e.,  $J = (\alpha, \beta)$ .*

**Definición A.2.1.** Al intervalo  $(\alpha, \beta)$  del teorema A.2.1 se le llama *intervalo máximo de existencia* de la solución  $\mathbf{x}(t)$  del problema de valor inicial (A.4) o simplemente el intervalo máximo de existencia del problema de valor inicial (A.4).

**Definición A.2.2.** Sea  $E \subset \mathbb{R}^n$  y  $f \in C^1(E)$ . Para  $\mathbf{x}_0 \in E$ , sea  $\phi(t, \mathbf{x}_0)$  la solución del problema de valor inicial (A.4), definido en su máximo intervalo de existencia  $I(\mathbf{x}_0)$ . Entonces para  $t \in I(\mathbf{x}_0)$ , al conjunto de mapeos  $\phi_t$  definido por

$$\phi_t(\mathbf{x}_0) = \phi(t, \mathbf{x}_0) \tag{A.11}$$

se le llama el *flujo de la ecuación diferencial* (A.10) o el flujo definido por (A.10). También se le refiere como el *flujo del campo vectorial*  $\mathbf{f}(\mathbf{x})$ .

---

<sup>4</sup>Explicación basada en [102]

**Definición A.2.3.** Un espacio métrico es un conjunto  $S$  con una función de distancia global (la métrica  $g$ ) que, para cualesquiera dos puntos  $x, y$  en  $S$ , especifica una distancia entre ellos como un número real no negativo  $g(x, y)$  [135]. Un espacio métrico debe satisfacer:

- $g(x, y) = 0$  si y sólo si  $x = y$ ,
- $g(x, y) = g(y, x)$ ,
- la desigualdad del triángulo  $g(x, y) + g(y, z) \geq g(x, z)$ .

**Definición A.2.4.** Sea  $X$  un espacio métrico y sean  $A$  y  $B$  subconjuntos de  $X$ . Un *homeomorfismo* de  $A$  en  $B$  es un mapeo biyectivo de  $A$  en  $B$ ,  $h : A \rightarrow B$ , tal que  $h^{-1} : B \rightarrow A$  es continua. Los conjuntos  $A$  y  $B$  se llaman *homeomórficos* o *topológicamente equivalentes* si hay un homeomorfismo de  $A$  en  $B$ .

**Definición A.2.5.** Dos sistemas de ecuaciones diferenciales autónomas como (A.10) y (A.9) se consideran *topológicamente equivalentes* en una vecindad del origen, o que tienen *la misma estructura cualitativa cerca del origen* si hay un homeomorfismo  $H$  mapeando un conjunto abierto  $U$  conteniendo el origen sobre un conjunto abierto  $V$  conteniendo el origen, que mapea trayectorias de (A.10) en  $U$  sobre trayectorias de (A.9) en  $V$  y preserva su orientación en el tiempo en el sentido de que si una trayectoria se dirige de  $\mathbf{x}_1$  a  $\mathbf{x}_2$  en  $U$ , entonces su imagen se dirige de  $H(\mathbf{x}_1)$  a  $H(\mathbf{x}_2)$  en  $V$ . Si el homeomorfismo  $H$  preserva la parametrización del tiempo, entonces los sistemas (A.10) y (A.9) se consideran *topológicamente conjugados* en una vecindad del origen.

**Teorema A.2.2.** (Teorema Hartman-Grobman) *Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  que contiene al origen, sea  $\mathbf{f} \in C^1(E)$ , y sea  $\phi_t$  el flujo del sistema (A.10). Suponiendo que  $\mathbf{f}(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$  y la matriz  $\mathbf{A} = D\mathbf{f}(\mathbf{0})$  no tiene eigenvalores con parte real igual a cero (los puntos de equilibrio son hiperbólicos), entonces existe un homeomorfismo  $H$  de un conjunto abierto  $U$  que contiene el origen, sobre un conjunto abierto  $V$  que contiene el origen, tal que para cada  $\mathbf{x}_0 \in U$ , hay un intervalo abierto  $I_0 \subset \mathbb{R}$  que contiene al cero, tal que para toda  $\mathbf{x}_0 \in U$  y  $t \in I_0$*

$$H \circ \phi_t(\mathbf{x}_0) = e^{\mathbf{A}t} H(\mathbf{x}_0) \tag{A.12}$$

*i. e.,  $H$  mapea trayectorias de (A.10) cerca del origen sobre trayectorias de (A.9) cerca del origen y preserva la parametrización del tiempo.*

### A.2.2. Aproximación lineal

Considerando nuevamente el sistema (A.1)<sup>5</sup>:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = g(x, y)$$

y siendo  $(x^*, y^*)$  un punto de equilibrio, por lo que:

$$f(x^*, y^*) = 0, \quad g(x^*, y^*) = 0,$$

se puede hacer una pequeña perturbación en el punto de equilibrio

$$u = x - x^*, \quad v = y - y^*$$

para explorar si esta perturbación crece o decae. Para ello se plantean las ecuaciones diferenciales para  $u$  y  $v$ :

$$\frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt} = f(x^* + u, y^* + v)$$

Desarrollando  $f$  en serie de Taylor en el punto  $(x^*, y^*)$

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} = & f(x^*, y^*) + f_x(x^*, y^*)u + f_y(x^*, y^*)v \\ & + f_{xx}(x^*, y^*)\frac{u^2}{2} + f_{xy}(x^*, y^*)uv + f_{yy}(x^*, y^*)\frac{v^2}{2} + \dots \end{aligned}$$

La notación  $f_x(x^*, y^*)$  significa:

$$f_x(x^*, y^*) = \left. \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) \right|_{x=x^*, y=y^*}.$$

De forma similar, se puede obtener la ecuación:

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} = & g(x^*, y^*) + g_x(x^*, y^*)u + g_y(x^*, y^*)v \\ & + g_{xx}(x^*, y^*)\frac{u^2}{2} + g_{xy}(x^*, y^*)uv + g_{yy}(x^*, y^*)\frac{v^2}{2} + \dots \end{aligned}$$

Ya que  $f(x^*, y^*) = 0$ ,  $g(x^*, y^*) = 0$  y suponiendo que el punto de equilibrio es hiperbólico, se pueden despreciar los términos no lineales, por lo que se obtiene el sistema (A.1) linealizado en el punto de equilibrio  $(x^*, y^*)$

---

<sup>5</sup>Esta explicación está basada en la hecha en [120] y [2].

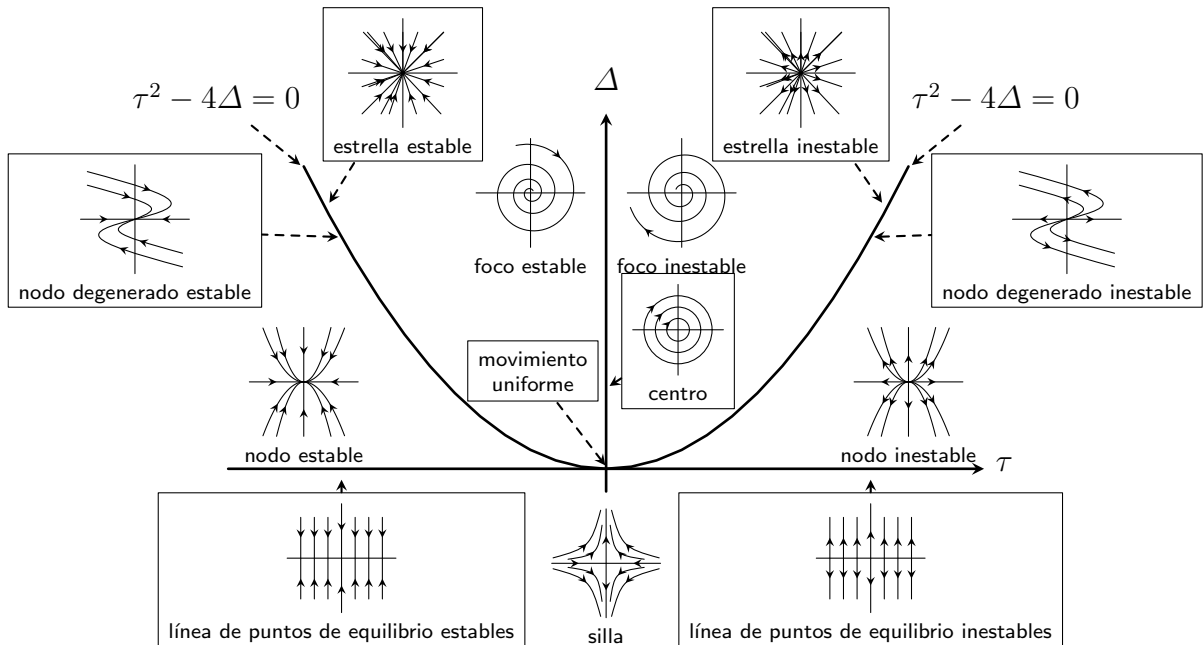
$$\frac{d\mathbf{z}}{dt} = \mathbf{J}\mathbf{z}, \tag{A.13}$$

donde  $\mathbf{z} = (u, v)^T$  y  $\mathbf{J}$  es la matriz Jacobiana evaluada en el punto de equilibrio:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} f_x(x, y) & f_y(x, y) \\ g_x(x, y) & g_y(x, y) \end{pmatrix} \Big|_{x=x^*, y=y^*}$$

De forma que, por el teorema Hartman-Grobman, la estructura cualitativa de (A.13) será equivalente a la de (A.3).

Es importante enfatizar que los términos no lineales únicamente se pueden despreciar en puntos de equilibrio hiperbólicos. Los casos en los que la traza de  $\mathbf{J}$  es igual a cero,  $\text{Tr}(\mathbf{J}) = \tau = 0$  (centros), o el determinante de  $\mathbf{J}$  es igual a cero,  $\Delta = \det(\mathbf{J}) = 0$  (puntos de equilibrio no aislados), o  $\tau^2 - 4\Delta = 0$  (estrellas, nodos degenerados), son más sensibles y su estructura cualitativa puede cambiar debido a términos no lineales pequeños. A estos casos se les suele llamar de *frontera* porque al graficarse en el plano  $\tau\Delta$  se encuentran en la frontera entre regiones de nodos, focos y sillas (ver figura A.2).



**Figura A.2:** Clasificación de puntos de equilibrio de acuerdo con  $\tau \equiv \text{Tr}(\mathbf{J})$  y  $\Delta \equiv \det(\mathbf{J})$ . Los puntos de equilibrio encerrados en un recuadro existen sobre las fronteras  $\tau = 0$ ,  $\Delta = 0$  o  $\tau^2 - 4\Delta = 0$ . El resto de puntos existen sobre las regiones en donde se encuentran, las cuales están acotadas por dichas fronteras.



### A.2.3. Criterio Routh-Hurwitz

Se puede determinar si todos los eigenvalores de  $\mathbf{A}$  del sistema (A.9) tienen partes reales negativas mediante el criterio Routh-Hurwitz, el cual se presenta a continuación.

Considerando el polinomio característico<sup>6</sup>:

$$\begin{aligned} P(\lambda) &= \det(\mathbf{A} - \lambda\mathbf{I}) = 0 \\ P(\lambda) &= a_0\lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \dots + a_{n-1}\lambda + a_n = 0, \end{aligned}$$

donde  $\mathbf{A}$  es una matriz cuadrada,  $\mathbf{I}$  es la matriz identidad y los coeficientes  $a_i$  son constantes reales,  $i = 1, \dots, n$ , que ayudan a definir las  $n$  matrices Hurwitz:

$$\mathbf{H}_1 = (a_1), \quad \mathbf{H}_2 = \begin{pmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{H}_3 = \begin{pmatrix} a_1 & a_0 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{pmatrix} \quad \text{y}$$

$$\mathbf{H}_n = \begin{pmatrix} a_1 & a_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & a_0 & \dots & 0 \\ a_5 & a_4 & a_3 & a_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & a_n \end{pmatrix},$$

donde  $a_j = 0$  si  $j > n$ . Todas las raíces del polinomio  $P(\lambda)$  son negativas o tienen partes reales negativas si y solo si los determinantes de todas las matrices Hurwitz son positivas:

$$\det \mathbf{H}_j > 0, \quad j = 1, 2, \dots, n.$$

Cuando  $n = 2$ , el criterio Routh-Hurwitz se simplifica como:

$$\begin{aligned} \det \mathbf{H}_1 &= a_1 > 0 \\ \det \mathbf{H}_2 &= \det \begin{pmatrix} a_1 & a_0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix} = a_1 a_2 > 0 \end{aligned}$$

lo cual implica que  $a_1 > 0$  y  $a_2 > 0$ .

Para un sistema donde  $n = 3$  el polinomio característico es

$$P(\lambda) = a_0\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3$$

---

<sup>6</sup>Explicación basada en [2] y [136].

y el criterio Routh Hurwitz es:

$$\det \mathbf{H}_1 = a_1 > 0$$

$$\det \mathbf{H}_2 = \det \begin{pmatrix} a_1 & a_0 \\ a_3 & a_2 \end{pmatrix} = a_1 a_2 - a_3 a_0 > 0$$

$$\det \mathbf{H}_3 = \det \begin{pmatrix} a_1 & a_0 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & 0 & a_3 \end{pmatrix} = a_3 (a_1 a_2 - a_3 a_0) > 0$$

o bien,  $a_1 > 0$ ,  $a_3 > 0$  y  $a_1 a_2 > a_3 a_0$ .

### A.2.3.1. Coeficientes del polinomio característico

El polinomio característico<sup>7</sup>

$$P(\lambda) = \det (\mathbf{A} - \lambda \mathbf{I}) = 0$$

para una matriz  $2 \times 2$  es:

$$P(\lambda) = \lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})$$

Lo cual se puede reescribir como:

$$P(\lambda) = \lambda^2 - \text{Tr}(\mathbf{A})\lambda + \det(\mathbf{A})$$

donde  $\text{Tr}(\mathbf{A})$  es la traza de la matriz  $\mathbf{A}$  y  $\det(\mathbf{A})$  su determinante. Por lo que los coeficientes del polinomio característico son

$$a_1 = -\text{Tr}(\mathbf{A}) \quad \text{y} \quad a_2 = \det(\mathbf{A})$$

Para una matriz de  $3 \times 3$  el polinomio característico se puede reescribir como:

$$P(\lambda) = -\lambda^3 + \text{Tr}(\mathbf{A})\lambda^2 + \frac{1}{2}(a_{ij}a_{ji} - a_{ii}a_{jj})\lambda + \det(\mathbf{A}) = 0$$

Por lo que los coeficientes del polinomio característico son

$$a_0 = 1, \quad a_1 = -\text{Tr}(\mathbf{A}), \quad a_2 = -\frac{1}{2}(a_{ij}a_{ji} - a_{ii}a_{jj}), \quad \text{y} \quad a_3 = -\det(\mathbf{A})$$

---

<sup>7</sup>Consultado en [134].

o bien

$$a_0 = 1, \quad a_1 = \text{Tr}(-\mathbf{A}), \quad a_2 = \frac{1}{2} (a_{ii}a_{jj} - a_{ij}a_{ji}), \quad \text{y} \quad a_3 = \det(-\mathbf{A}).$$

### A.3. Estabilidad global

Una forma en la que se puede determinar la estabilidad global del sistema (A.4), es mediante el llamado *segundo método de Lyapunov* o *método directo de Lyapunov*. A continuación se expondrán algunas ideas sobre dicho método y sobre las llamadas *funciones de Lyapunov*, el lector interesado podrá encontrar mayor información en [55, 56, 95].

La ecuación diferencial del sistema (A.4) define un sistema dinámico  $\phi(t, \mathbf{x})$  en  $E$ . Para  $\mathbf{x} \in E$ , la función  $\phi(\cdot, \mathbf{x}) : \mathbb{R} \rightarrow E$  define una curva de solución o *trayectoria* de (A.4) a través del punto  $\mathbf{x}_0$  en  $E$ , la cual se puede pensar como el movimiento sobre la curva

$$\Gamma_{\mathbf{x}_0} = \{\mathbf{x} \in E \mid \mathbf{x} = \phi(t, \mathbf{x}_0), t \in \mathbb{R}\} \quad (\text{A.14})$$

definida por (A.4). Si el punto  $\mathbf{x}_0$  no es relevante, la trayectoria simplemente se denota como  $\Gamma$  [102].

Siendo  $\Gamma(x(t), y(t))$ <sup>8</sup> una trayectoria de (A.1) y considerando una función  $V(x, y)$  continua, con primeras derivadas continuas en una región que contiene a la trayectoria. Si un punto  $(x, y)$  se mueve a lo largo de las trayectorias de acuerdo con las ecuaciones  $x = x(t)$  y  $y = y(t)$ , entonces  $V(x, y) = V(x(t), y(t)) = V(t)$  es una función de  $t$  sobre  $\Gamma$  y su razón de cambio es

$$\dot{V}(x, y) = \frac{dV}{dt} = \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial V}{\partial y} \frac{dy}{dt} = \frac{\partial V}{\partial x} f(x, y) + \frac{\partial V}{\partial y} g(x, y) \quad (\text{A.15})$$

En el caso de (A.4), se puede escribir  $\dot{V}$  como

$$\dot{V} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial x_i} \frac{dx_i}{dt}, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (\text{A.16})$$

A la función  $V$  se le llama *función de Lyapunov* y es de utilidad para determinar el tipo de estabilidad de un punto de equilibrio como el que fue definido en (A.4), mediante los criterios que se presentan a continuación.

**Teorema A.3.1.** *Siendo  $\mathbf{x}^* \in E$  un punto de equilibrio del sistema (A.4), ubicado en el origen, y siendo  $V : U \rightarrow \mathbb{R}$  una función continua definida en una vecindad  $U \in E$*

---

<sup>8</sup>Explicación basada en [43, 55, 56, 121, 122].

de  $\mathbf{x}$ , diferenciable en  $U - \mathbf{x}^*$ , tal que

(a)  $V(\mathbf{x}^*) = 0$  y  $V(\mathbf{x}) > 0$  si  $\mathbf{x} \neq \mathbf{x}^*$

(b)  $\dot{V} \leq 0$  en  $U - \mathbf{x}^*$

entonces  $\mathbf{x}^*$  es estable. Si en vez de (b) se cumple

(c)  $\dot{V} < 0$  en  $U - \mathbf{x}^*$

entonces  $\mathbf{x}^*$  es asintóticamente estable.

Si  $\dot{V} \leq 0$  se dice que  $V$  es una función de Lyapunov *débil*. Si  $\dot{V} < 0$  se dice que  $V$  es una función de Lyapunov *estricta*.

Para que el punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$  sea globalmente estable, debe ser estable, y además la función  $V$  debe ser *radialmente no acotada*:

**Definición A.3.1.** Sea  $V : E \rightarrow \mathbb{R}$ . Si  $V(\mathbf{x}) \rightarrow \infty$  cuando  $\|\mathbf{x}\| \rightarrow \infty$ , donde  $\|\mathbf{x}\|$  es la magnitud de  $\mathbf{x}$ , se dice que  $V$  es *radialmente no acotada*.

Si, además de los criterios (a) y (b), la función  $V$  es radialmente no acotada, entonces  $\mathbf{x}^*$  es **globalmente estable**. Si además de los criterios (a) y (c), la función  $V$  es radialmente no acotada, entonces  $\mathbf{x}^*$  es **globalmente asintóticamente estable**.

## A.4. Estabilidad global del modelo Lotka-Volterra

Para determinar la estabilidad global del sistema (2.12) en el punto de equilibrio no hiperbólico  $p_1 = (x_1^*, y_1^*)$ , se llevará a cabo una metodología, introducida por Volterra [42], que consiste en transformar el sistema presa-depredador en uno cuya forma sea parecida a sistemas físicos en los que la energía mecánica se conserva, y que, como el modelo Lotka-Volterra clásico, definen curvas *cerradas* en el espacio fase<sup>9</sup>. Estos sistemas se conocen como *sistemas hamiltonianos* (ver apéndice A.4.1).

Para transformar el sistema (2.12), es decir,

$$\frac{dx}{d\tau} = x(1 - y), \quad \frac{dy}{d\tau} = \alpha y(x - 1) \quad (\text{A.17})$$

en un sistema hamiltoniano, se introducen las variables<sup>10</sup>

$$u(\tau) \equiv \ln \frac{x(\tau)}{x_1^*} \quad y \quad v(\tau) \equiv \ln \frac{y(\tau)}{y_1^*} \quad (\text{A.18})$$

---

<sup>9</sup>Una curva es cerrada si sus extremos coinciden. Las órbitas del sistema Lotka-Volterra clásico son cerradas simples, es decir que, además de que sus extremos coinciden, tienen intersecciones tangenciales consigo mismas (*i. e.* sus intersecciones no son transversales) [42].

<sup>10</sup>Explicación basada en [42, 43].

## A. ESTABILIDAD DE PUNTOS DE EQUILIBRIO

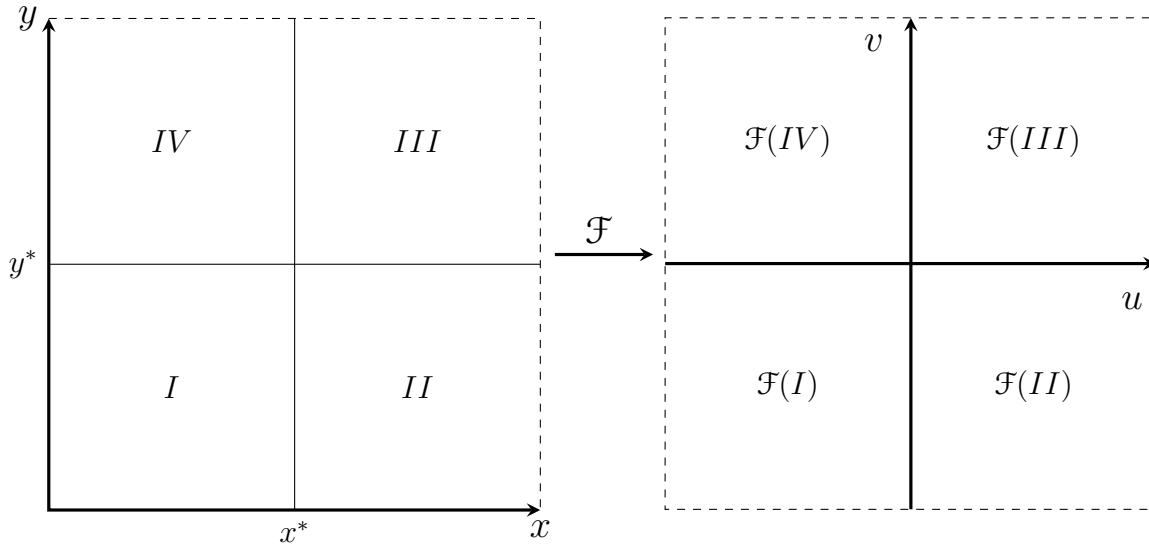
---

mediante una función  $\mathcal{F} : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ , tal que

$$\mathcal{F}(x, y) = \left( \ln \frac{x}{x_1^*}, \ln \frac{y}{y_1^*} \right) = (u, v).$$

Esta función transforma el plano  $xy$  como se muestra en la figura A.3 y tiene estas características:

1. La función  $\mathcal{F}$  no está definida sobre los ejes coordenados debido a que tampoco lo está la función logaritmo natural.
2.  $\mathcal{F}$  en el punto de equilibrio  $p_1$  es  $\mathcal{F}(x_1^*, y_1^*) = (\ln 1, \ln 1) = (0, 0)$ .
3.  $\mathcal{F}$  transforma las regiones de puntos en el plano  $xy$  de la siguiente forma:
  - $(x, y) \in I = \{(x, y) | 0 < x < x^*, 0 < y < y^*\}$  en el cuadrante  $\mathcal{F}(I)$  del plano  $uv$ , es decir, en  $\mathcal{F}(x, y) = \{(u, v) | -\infty < u < 0, -\infty < v < 0\}$ .
  - $(x, y) \in II = \{(x, y) | x > x^*, 0 < y < y^*\}$  en el cuadrante  $\mathcal{F}(II)$  del plano  $uv$ , es decir, en  $\mathcal{F}(x, y) = \{(u, v) | 0 < u < \infty, -\infty < v < 0\}$ .
  - $(x, y) \in III = \{(x, y) | x > x^*, y > y^*\}$  en el cuadrante  $\mathcal{F}(III)$  del plano  $uv$ , es decir, en  $\mathcal{F}(x, y) = \{(u, v) | 0 < u < \infty, 0 < v < \infty\}$ .
  - $(x, y) \in IV = \{(x, y) | 0 < x < x^*, y > y^*\}$  en el cuadrante  $\mathcal{F}(IV)$  del plano  $uv$ , es decir, en  $\mathcal{F}(x, y) = \{(u, v) | -\infty < u < 0, 0 < v < \infty\}$ .



**Figura A.3:** Transformación del primer cuadrante del plano  $xy$  al ser mapeado por la función  $\mathcal{F}$  al plano  $uv$ .

De las definiciones (A.18), se tiene que:

$$x(\tau) = x_1^* e^{u(\tau)} \quad y \quad y(\tau) = y_1^* e^{v(\tau)} \quad (\text{A.19})$$

por lo que

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau}(\tau) &= x_1^* e^{u(\tau)} \frac{du}{d\tau}(\tau) \\ \frac{dy}{d\tau}(\tau) &= y_1^* e^{v(\tau)} \frac{dv}{d\tau}(\tau). \end{aligned} \quad (\text{A.20})$$

Sustituyendo (A.19) y (A.20) en (A.17) se obtiene

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau}(\tau) &= 1 - y_1^* e^{v(\tau)} \\ \frac{dv}{d\tau}(\tau) &= -\alpha + \alpha x_1^* e^{u(\tau)}. \end{aligned} \quad (\text{A.21})$$

Si se sustituyen los valores de  $x_1^*$  y de  $y_1^*$ , recordando que  $p_1 = (x_1^*, y_1^*) = (1, 1)$ , se obtiene el sistema

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau}(\tau) &= 1 - e^{v(\tau)} \\ \frac{dv}{d\tau}(\tau) &= -\alpha + \alpha e^{u(\tau)}. \end{aligned} \quad (\text{A.22})$$

Si se considera a  $v(\tau)$  como la composición  $v(\tau) = v(u(\tau))$ , al usar la regla de la cadena se tiene

$$\frac{dv}{d\tau}(\tau) = \frac{dv}{du}(u) \frac{du}{d\tau}(\tau), \quad (\text{A.23})$$

que para  $\frac{du}{d\tau}(\tau) \neq 0$  y si se sustituye (A.22) en (A.23), se obtiene

$$\frac{dv}{du} = \frac{-\alpha + \alpha e^{u(\tau)}}{1 - e^{v(\tau)}} \quad (\text{A.24})$$

de donde, por separación de variables, integrando indefinidamente, se tiene

$$\alpha e^{u(\tau)} - \alpha u(\tau) + e^{v(\tau)} - v(\tau) = A \quad (\text{A.25})$$

donde A es una constante de integración. Este resultado, la función

$$H(u, v) = \alpha e^u - \alpha u + e^v - v \quad (\text{A.26})$$

es la constante de movimiento o primera integral (ver apéndice A.4.2) del sistema (A.22), por lo que

$$\frac{dH}{d\tau}(\tau) = [\alpha e^{u(\tau)} - \alpha] \frac{du}{d\tau}(\tau) + [e^{v(\tau)} - 1] \frac{dv}{d\tau}(\tau). \quad (\text{A.27})$$

Sustituyendo (A.22) en (A.27), se obtiene

$$\frac{dH}{d\tau}(\tau) = [\alpha e^{u(\tau)} - \alpha] [1 - e^{v(\tau)}] + [e^{v(\tau)} - 1] [\alpha e^{u(\tau)} - \alpha] = 0 \quad (\text{A.28})$$

y se concluye que el sistema (A.22) es *hamiltoniano*, por lo que se puede escribir como

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= 1 - e^v = -\frac{\partial H}{\partial v} \\ \frac{dv}{d\tau} &= -\alpha + \alpha e^u = \frac{\partial H}{\partial u}. \end{aligned} \quad (\text{A.29})$$

Si se sustituyen las variables (A.18) en (A.26), se obtiene

$$\bar{H}(x, y) = \alpha x - \alpha \ln \frac{x}{x_1^*} + y - \ln \frac{y}{y_1^*} \quad (\text{A.30})$$

La cual es la primera integral del sistema (A.17). Además, de una forma similar al caso de (A.26), se puede mostrar que al sustituir (A.17) y los valores de  $p_1$  en

$$\frac{d\bar{H}}{d\tau}(\tau) = \left[ \alpha - \frac{\alpha}{x(\tau)} \right] \frac{dx}{d\tau}(\tau) + \left[ 1 - \frac{1}{y(\tau)} \right] \frac{dy}{d\tau}(\tau) \quad (\text{A.31})$$

se tiene que  $\frac{d\bar{H}}{d\tau}(\tau) = 0$ .

Para obtener una representación análoga a (A.29) en términos de  $\bar{H}$ , las partes derechas del sistema (A.17) se multiplican por  $\mu(x, y) = \frac{1}{xy}$ , dando lugar al sistema:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= \frac{1-y}{y} \\ \frac{dy}{d\tau} &= \frac{\alpha(x-1)}{x} \end{aligned} \quad (\text{A.32})$$

Ya que  $\mu(x, y) > 0$  y tiene primeras derivadas parciales continuas, las trayectorias de (A.17) son las mismas que las de (A.32), excepto sobre los ejes coordenados donde  $\mu(x, y)$  no está definida [42].

Analizando la ecuación (A.30), se puede mostrar que (A.32) es hamiltoniano, ya que

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= \frac{1-y}{y} = -\frac{\partial H}{\partial y} \\ \frac{dy}{d\tau} &= \frac{\alpha(x-1)}{x} = \frac{\partial H}{\partial x}. \end{aligned} \quad (\text{A.33})$$

Además, de (A.31) y (A.33) se puede observar que

$$\frac{d\bar{H}}{d\tau} = -\frac{\partial \bar{H}}{\partial x} \frac{dx}{d\tau} + \frac{\partial \bar{H}}{\partial y} \frac{dy}{d\tau} \quad (\text{A.34})$$

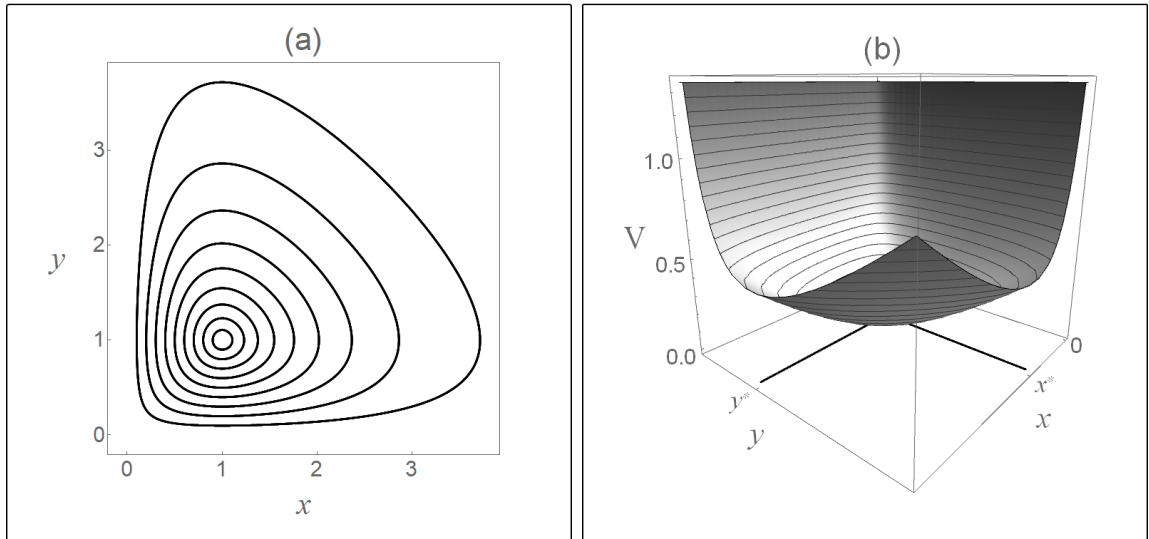
La función

$$V(x, y) \equiv \bar{H}(x, y) - \bar{H}(x_1^*, y_1^*) = \alpha \left[ x - x_1^* - \ln \frac{x}{x_1^*} \right] + y - y_1^* - \ln \frac{y}{y_1^*} \quad (\text{A.35})$$

también es primera integral del sistema (A.17) y es la *función de Lyapunov* buscada para analizar la estabilidad global de este sistema (ver apéndice A.3). La función (A.35), presentada en la figura A.4b, tiene las siguientes propiedades:

- Se anula en  $p_1 = (x_1^*, y_1^*)$  y solo ahí.
- $V(x, y) > 0$  para todo  $(x, y) \neq (x_1^*, y_1^*)$ , con  $x > 0, y > 0$ .
- Tiene un mínimo aislado en  $(x_1^*, y_1^*)$ .
- Es radialmente no acotada (ver definición A.3.1).

Por lo cual se concluye que el punto de equilibrio  $p_1$  es globalmente estable en la región de interés para el sistema presa-depredador.



**Figura A.4:** (a) Espacio fase del sistema (A.17), las trayectorias presentadas corresponden a distintos valores de las condiciones iniciales  $x_0, y_0$ . Estas curvas son cerradas simples y se recorren en sentido antihorario (ver figura 2.3b); (b) en una vecindad de  $(x_1^*, y_1^*)$ , la gráfica de  $V$  tiene la forma de una vasija, cuyas curvas de nivel coinciden con las trayectorias del sistema (A.17) en el espacio fase, presentadas en (a).



### A.4.1. Sistema Hamiltoniano

Para sistemas mecánicos en los que la energía mecánica se conserva, como en el oscilador armónico simple, el hamiltoniano  $H$  es la suma de la energía cinética más la energía potencial. Si el sistema hamiltoniano es autónomo (no depende explícitamente del tiempo) entonces su valor es constante por lo que se le llama *constante de movimiento* [78].

**Definición A.4.1.** Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^{2n}$  y sea  $H \in C^2(E)$  donde  $\mathbf{H} = \mathbf{H}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$  con  $\mathbf{x}, \mathbf{y} \in \mathbb{R}^n$ . A un sistema de la forma

$$\begin{aligned}\dot{\mathbf{x}} &= \frac{\partial \mathbf{H}}{\partial \mathbf{y}} \\ \dot{\mathbf{y}} &= -\frac{\partial \mathbf{H}}{\partial \mathbf{x}},\end{aligned}\tag{A.36}$$

donde

$$\frac{\partial \mathbf{H}}{\partial \mathbf{x}} = \left( \frac{\partial H}{\partial x_1}, \dots, \frac{\partial H}{\partial x_n} \right)^T \quad y \quad \frac{\partial \mathbf{H}}{\partial \mathbf{y}} = \left( \frac{\partial H}{\partial y_1}, \dots, \frac{\partial H}{\partial y_n} \right)^T,$$

se le llama un *sistema Hamiltoniano* con  $n$  grados de libertad en  $E$  [102].

### A.4.2. Primera integral

La primera integral de un sistema autónomo plano como<sup>11</sup>

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x(t), y(t)) \\ \dot{y} &= g(x(t), y(t))\end{aligned}\tag{A.37}$$

es una función  $H : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ , tal que si  $x = x(t)$ ,  $y = y(t)$  es cualquier solución de (A.37), sucede que  $H(x(t), y(t))$  es constante para todo  $t$ . Es decir que para ciertas condiciones iniciales dadas  $(x_0, y_0)$ , el valor de  $H$  a lo largo de la solución de (A.37) es el mismo.

## A.5. Estabilidad estructural

Se dice que el sistema (A.10) o el campo vectorial  $\mathbf{f}$  es *estructuralmente estable*<sup>12</sup> si ante cambios en el campo vectorial  $\mathbf{f}$  en (A.10) el comportamiento cualitativo se mantiene igual para todos los campos vectoriales cercanos. Por lo que si el campo vectorial  $\mathbf{f}$  es estructuralmente estable y el campo vectorial  $\mathbf{g}$  está cerca de  $\mathbf{f}$ , los campos vectoriales  $\mathbf{f}$

---

<sup>11</sup>Consultado en [42].

<sup>12</sup>Basado en [102].

y  $\mathbf{g}$  son topológicamente equivalentes.

**Definición A.5.1.** Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$ . Un campo vectorial  $\mathbf{f} \in C^1(E)$  es *estructuralmente estable* si hay una  $\varepsilon > 0$  tal que para todo  $\mathbf{g} \in C^1(E)$  con

$$\|\mathbf{f} - \mathbf{g}\|_1 < \varepsilon$$

$\mathbf{f}$  y  $\mathbf{g}$  son topológicamente equivalentes en  $E$ . En otras palabras, hay un homeomorfismo  $H$  de  $E$  sobre  $E$  que mapea trayectorias de  $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x})$  sobre trayectorias de  $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{g}(\mathbf{x})$  y preserva su orientación debida al tiempo. Si un campo vectorial  $\mathbf{f} \in C^1(E)$  no es estructuralmente estable, se dice que  $\mathbf{f}$  es *estructuralmente inestable*.



## Clasificación de puntos de equilibrio

---

### B.1. Clasificación de puntos de equilibrio en 2D

En la tabla B.1 se presenta la clasificación de puntos de equilibrio de un sistema lineal de dos dimensiones y de un sistema de dos dimensiones lineal localmente (haciendo una aproximación lineal), de acuerdo con los valores propios, o eigenvalores, del polinomio característico asociado al sistema.  $\text{Re}(\lambda_i)$  y  $\text{Im}(\lambda_i)$  son la parte real e imaginaria del  $i$ -ésimo eigenvalor, respectivamente.

A los nodos estables e inestables también se les llama sumideros o fuentes, respectivamente. A los focos también se les llama espirales.

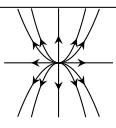
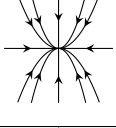
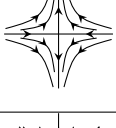
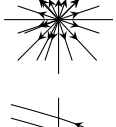
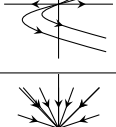
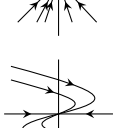
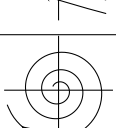
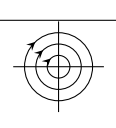
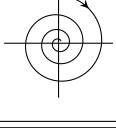

### B.2. Clasificación de puntos de equilibrio en 3D

En la tabla B.2 se presenta la clasificación de puntos de equilibrio de un sistema de tres dimensiones aproximado linealmente, de acuerdo con sus valores propios, o eigenvalores, del polinomio característico asociado al sistema.  $\text{Re}(\lambda_i)$  y  $\text{Im}(\lambda_i)$  son la parte real e imaginaria del  $i$ -ésimo eigenvalor, respectivamente. En los puntos silla la nomenclatura «adentro» y «afuera» se refiere a la dirección de las dimensiones.

La clasificación de «estable» o «inestable» a veces se intercambia por los extranjerismos «atractor» o «repulsor», respectivamente. De forma que a los «nodos estables» se les llama «nodos atractores», por ejemplo. Así mismo, a las sillas en las que se tienen dos direcciones hacia afuera y una hacia adentro se le llaman «nodos silla repulsores» si  $\text{Im}(\lambda_{1,2,3}) = 0$  o «focos silla repulsores» si  $\text{Im}(\lambda_1) = 0 \neq \text{Im}(\lambda_{2,3})$ . En el caso de los puntos silla en los que se tienen dos direcciones hacia adentro y una hacia afuera, se nombra de forma similar, reemplazando «repulsor» por «atractor».

## B. CLASIFICACIÓN DE PUNTOS DE EQUILIBRIO

**Tabla B.1:** Clasificación de los puntos de equilibrio de un sistema lineal en 2D.

Eigenvalores		Sistema lineal		Sistema lineal localmente
$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Clasificación	Gráfica	Clasificación
$\lambda_1 > \lambda_2 > 0$	$\lambda_{1,2} = 0$	Nodo inestable		Nodo inestable
$0 > \lambda_1 > \lambda_2$	$\lambda_{1,2} = 0$	Nodo estable		Nodo estable
$\lambda_1 > 0 > \lambda_2$	$\lambda_{1,2} = 0$	Punto silla		Punto silla
$\lambda_1 = \lambda_2 > 0$	$\lambda_{1,2} = 0$	Estrella inestable o		Nodo inestable o foco inestable
		nodo degenerado inestable		
$0 > \lambda_1 = \lambda_2$	$\lambda_{1,2} = 0$	Estrella estable		Nodo estable o foco estable
		nodo degenerado estable		
$\lambda_1 = \lambda_2 > 0$	$\lambda_1 = -\lambda_2 \neq 0$	Foco inestable		Foco inestable
$\lambda_{1,2} = 0$	$\lambda_1 = -\lambda_2 \neq 0$	Centro		Centro o foco
$0 > \lambda_1 = \lambda_2$	$\lambda_1 = -\lambda_2 \neq 0$	Foco estable		Foco estable

*Fuente:* elaboración propia con información de [14].

**Tabla B.2:** Clasificación de los puntos de equilibrio de un sistema lineal localmente en 3D.

Punto de equilibrio	$\text{Re}(\lambda_i)$	$\text{Im}(\lambda_i)$	Gráfica
Nodo inestable	$\lambda_{1,2,3} > 0$	$\lambda_{1,2,3} = 0$	
Nodo estable	$0 > \lambda_{1,2,3}$	$\lambda_{1,2,3} = 0$	
Punto silla (2 adentro, 1 afuera)	$\lambda_1 > 0 > \lambda_{2,3}$	$\lambda_{1,2,3} = 0$	
Punto silla (1 adentro, 2 afuera)	$\lambda_{2,3} > 0 > \lambda_1$	$\lambda_{1,2,3} = 0$	
Foco inestable	$\lambda_{1,2,3} > 0$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	
Foco estable	$0 > \lambda_{1,2,3}$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	
Foco silla (2 adentro, 1 afuera)	$\lambda_1 > 0 > \lambda_{2,3}$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	
Foco silla (1 adentro, 2 afuera)	$\lambda_{2,3} > 0 > \lambda_1$	$\lambda_1 = 0 \neq \lambda_2 = -\lambda_3$	

*Fuente:* elaboración propia con información de [123] e imágenes modificadas de [115].



## Bibliografía

---

1. Abrams, P. A. On classifying interactions between populations. *Oecologia* **73**, 272-281 (1987) [Citado en las pp. 12, 13, 15, 18, 98].
2. Allen, L. J. S. *An Introduction to Mathematical Biology* (Pearson Prentice Hall, 2007) [Citado en las pp. 29, 108, 110].
3. Arditi, R. y Ginzburg, L. R. *How Species Interact: Altering the Standard View on Trophic Ecology* (Oxford University Press, 2012) [Citado en la p. 11].
4. Arnol'd, V. I. y Cooke, R. *Ordinary Differential Equations* 3.<sup>a</sup> ed. (Springer, 1992) [Citado en las pp. 103, 106].
5. Arrowsmith, D. y Place, C. M. *Dynamical systems: differential equations, maps, and chaotic behaviour* (CRC Press, 1992) [Citado en la p. 106].
6. Bacaër, N. en *A Short History of Mathematical Population Dynamics* 35-39 (Springer London, Londres, 2011) [Citado en la p. 31].
7. Beattie, A. Myrmecotrophy: Plants fed by ants. *Trends in Ecology & Evolution* **4**, 172-176 (1989) [Citado en la p. 2].
8. Beattie, A. J. y Hughes, L. en *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (eds. Herrera, C. M. y Pellmyr, O.) 211-235 (Blackwell Science, 2002) [Citado en la p. 1].
9. Beattie, A. J. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms* (Cambridge University Press, 1985) [Citado en la p. 5].
10. Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. *Ecology: From Individuals to Ecosystems* 4.<sup>a</sup> ed. (Blackwell Publishing, 2006) [Citado en las pp. 11-14, 17, 35].



11. Benton, T. G. y Grant, A. Evolutionary fitness in ecology: comparing measures of fitness in stochastic, density-dependent environments. *Evolutionary ecology research* **2**, 769-789 (2000) [Citado en la p. 5].
12. Boucher, D. H., James, S. y Keeler, K. H. The Ecology of Mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**, 315-347 (1982) [Citado en las pp. 18, 19].
13. Boucher, D. H. en *The biology of mutualism: ecology and evolution* (ed. Boucher, D. H.) 1-28 (Oxford University Press, Nueva York, 1985) [Citado en la p. 14].
14. Boyce, W. E., DiPrima, R. C. y Meade, D. B. *Elementary Differential Equations and Boundary Value Problems* 11.<sup>a</sup> ed. (Wiley, 2017) [Citado en las pp. 34, 103, 122].
15. Bronstein, J. L. en *Mutualism* (ed. Bronstein, J. L.) 1-5 (Oxford University Press, Gran Bretaña, 2015) [Citado en las pp. 10, 13-16, 21, 39, 40].
16. Bronstein, J. L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 214-217 (1994) [Citado en la p. 18].
17. Bronstein, J. L. The costs of mutualism. *American Zoologist* **41**, 825-839 (2001) [Citado en la p. 20].
18. Bronstein, J. L., Alarcón, R. y Geber, M. The evolution of plant–insect mutualisms. *New Phytologist* **172**, 412-428 (2006) [Citado en la p. 18].
19. Callaway, R. M. *Positive interactions and interdependence in plant communities* (Springer, 2007) [Citado en la p. 15].
20. Castellanos, V. y Sánchez-Garduño, F. The existence of a limit cycle in a pollinator–plant–herbivore mathematical model. *Nonlinear Analysis: Real World Applications* **48**, 212-231 (2019) [Citado en las pp. 10, 27].
21. Chamberlain, S. A. y Holland, J. N. Quantitative synthesis of context dependency in ant–plant protection mutualisms. *Ecology* **90**, 2384-2392 (2009) [Citado en la p. 19].
22. Choate, B. y Drummond, F. Ants as biological control agents in agricultural cropping systems. *Terrestrial Arthropod Reviews* **4**, 157-180 (2011) [Citado en la p. 9].

23. Chomicki, G. y Renner, S. S. Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plant mutualisms after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytologist* **207**, 411-424 (2015) [Citado en la p. 5].
24. Clement, L. W., Köppen, S. C. W., Brand, W. A. y Heil, M. Strategies of a parasite of the ant–Acacia mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**, 953-962 (2008) [Citado en la p. 18].
25. Crist, T. O. Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecological News* **12**, 3-13 (2009) [Citado en la p. 1].
26. Currie, C. R. A Community of Ants, Fungi, and Bacteria: A Multilateral Approach to Studying Symbiosis. *Annual Review of Microbiology* **55**, 357-380 (2001) [Citado en la p. 21].
27. Davidson, D. W. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera research* **2**, 13-83 (1993) [Citado en la p. 15].
28. Del-Claro, K. *et al.* Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux* **63**, 207-221 (2016) [Citado en la p. 20].
29. Del Muro González, G. *Dinámica de algunos sistemas mutualistas* Tesis de licenciatura (Universidad Nacional Autónoma de México, 2004) [Citado en la p. 39].
30. Douglas, A. E. en *Mutualism* (ed. Bronstein, J. L.) 20-34 (Oxford University Press, Gran Bretaña, 2015) [Citado en la p. 21].
31. Elton, C. y Nicholson, M. The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* **11**, 215-244 (1942) [Citado en la p. 29].
32. Fedriani, J. M., Zywiec, M. y Delibes, M. Thieves or mutualists? Pulp feeders enhance endozoochore local recruitment. *Ecology* **93**, 575-587 (2012) [Citado en la p. 20].
33. Fishman, M. A. y Hadany, L. Plant–pollinator population dynamics. *Theoretical Population Biology* **78**, 270-277 (2010) [Citado en la p. 10].

34. Folgarait, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity & Conservation* **7**, 1221-1244 (1998) [Citado en la p. 1].
35. Frederickson, M. E. *et al.* The Direct and Ecological Costs of an Ant-Plant Symbiosis. *The American Naturalist* **179**, 768-778 (2012) [Citado en las pp. 17, 18, 20, 45, 48].
36. Gause, G. F. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* **79**, 16-17 (1934) [Citado en las pp. 32, 34, 35, 37, 38].
37. Getz, W. M. Biomass transformation webs provide a unified approach to consumer-resource modelling. *Ecology Letters* **14**, 113-124 (2011) [Citado en la p. 17].
38. Gómez-Acevedo, S., Rico-Arce, L., Delgado-Salinas, A., Magallón, S. y Eguiarte, L. E. Neotropical mutualism between Acacia and Pseudomyrmex: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**, 393-408 (2010) [Citado en la p. 5].
39. González-Teuber, M. y Heil, M. Pseudomyrmex ants and acacia host plants join efforts to protect their mutualism from microbial threats. *Plant Signaling & Behavior* **5**, 890-892 (2010) [Citado en la p. 2].
40. González-Teuber, M., Kaltenpoth, M. y Boland, W. Mutualistic ants as an indirect defence against leaf pathogens. *New Phytologist* **202**, 640-650 (2014) [Citado en la p. 2].
41. González-Teuber, M., Silva Bueno, J. C., Heil, M. y Boland, W. Increased Host Investment in Extrafloral Nectar (EFN) Improves the Efficiency of a Mutualistic Defensive Service. *PLOS ONE* **7**, 1-9 (2012) [Citado en la p. 44].
42. Gutiérrez Sánchez, J. L. y Sánchez-Garduño, F. *Matemáticas para las ciencias naturales Textos* **11** (Sociedad Matemática Mexicana, Ciudad de México, 1998) [Citado en las pp. 113, 116, 118].
43. Guzmán Velázquez, A. *Análisis y Diseño de Control en Modelos Matemáticos de Población* Tesis de maestría (Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, 2016) [Citado en las pp. 112, 113].

44. Haigh, J. y Smith, J. M. Can there be more predators than prey? *Theoretical Population Biology* **3**, 290-299 (1972) [Citado en las pp. 96, 97].
45. Hardin, G. The Competitive Exclusion Principle. *Science* **131**, 1292-1297 (1960) [Citado en la p. 35].
46. Harper, J. L. en *Plant canopies: their growth, form and function* (ed. Bronstein, J. L.) 105-128 (Cambridge University Press, 1989) [Citado en la p. 44].
47. Heil, M. Ecological costs of induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology* **5**, 345-350 (2002) [Citado en las pp. 5, 20, 95].
48. Heil, M. Let the best one stay: screening of ant defenders by Acacia host plants functions independently of partner choice or host sanctions. *Journal of Ecology* **101**, 684-688 (2013) [Citado en la p. 18].
49. Heil, M., Barajas-Barron, A., Orona-Tamayo, D., Wielsch, N. y Svatos, A. Partner manipulation stabilises a horizontally transmitted mutualism. *Ecology Letters* **17**, 185-192 (2014) [Citado en la p. 20].
50. Heil, M., Baumann, B., Krüger, R. y Linsenmair, K. E. Main nutrient compounds in food bodies of Mexican Acacia ant-plants. *Chemoecology* **14**, 45-52 (2004) [Citado en las pp. 2, 5].
51. Heil, M. y McKey, D. Protective Ant-Plant Interactions as Model Systems in Ecological and Evolutionary Research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 425-553 (2003) [Citado en las pp. 6, 95].
52. Heithaus, E. R., Culver, D. C. y Beattie, A. J. Models of Some Ant-Plant Mutualisms. *The American Naturalist* **116**, 347-361 (1980) [Citado en las pp. 10, 41].
53. Hernandez, M.-J. y Barradas, I. Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *Journal of Mathematical Biology* **46**, 571-594 (2003) [Citado en la p. 96].
54. Hill, R. W., Wyse, G. A. y Anderson, M. *Animal Physiology, 3rd Ed* 3.<sup>a</sup> ed. (Sinauer Associates, Inc., 2012) [Citado en la p. 27].
55. Hirsch, M. W. y Smale, S. *Differential Equations, Dynamical Systems, and Linear Algebra* (Academic Press, 1974) [Citado en la p. 112].

56. Hofbauer, J. y Sigmund, K. *The Theory of Evolution and Dynamical Systems: Mathematical Aspects of Selection* (Cambridge University Press, 1988) [Citado en la p. 112].
57. Holland, J. N. en *Mutualism* (ed. Bronstein, J. L.) 1-5 (Oxford University Press, Gran Bretaña, 2015) [Citado en la p. 37].
58. Holland, J. N. y DeAngelis, D. L. Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecific interactions. *Ecology Letters* **12**, 1357-1366 (2009) [Citado en las pp. 19-21].
59. Holland, J. N. y DeAngelis, D. L. A consumer–resource approach to the density-dependent population dynamics of mutualism. *Ecology* **91**, 1286-1295 (2010) [Citado en las pp. 20, 22, 23, 96, 97, 100].
60. Holland, J. N., Ness, J. H., Boyle, A. y Bronstein, J. L. en *Ecology of Predator-Prey Interactions* (eds. Barbosa, P. y Castellanos, I.) 17-33 (Oxford University Press, Nueva York, 2005) [Citado en las pp. 6, 20-22].
61. Hölldobler, B. y Wilson, E. O. *The Ants* (Springer-Verlag, 1990) [Citado en las pp. 1, 2].
62. Holling, C. S. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist* **91**, 385-398 (1959) [Citado en las pp. 27, 94].
63. Holling, C. S. Principles of Insect Predation. *Annual Review of Entomology* **6**, 163-182 (1961) [Citado en las pp. 27, 94].
64. Hutchinson, G. E. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**, 415-427 (1957) [Citado en la p. 35].
65. Israel, G. On the Contribution of Volterra and Lotka to the Development of Modern Biomathematics. *History and Philosophy of the Life Sciences* **10**, 37-49 (1988) [Citado en la p. 24].
66. Janzen, D. H. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* **20**, 249-275 (1966) [Citado en las pp. 3, 5, 7, 8, 44].
67. Janzen, D. H. Fire, Vegetation Structure, and the Ant X Acacia Interaction in Central America. *Ecology* **48**, 26-35 (1967) [Citado en la p. 44].

- 
68. Janzen, D. H. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* **47**, 315-558 (1967) [Citado en las pp. 2, 3, 5, 44, 95, 96].
69. Janzen, D. H. Evolution of polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *The Journal of Animal Ecology* **42**, 727-750 (1973) [Citado en la p. 3].
70. Janzen, D. H. *Pseudomyrmex nigropilosa*: A Parasite of a Mutualism. *Science* **188**, 936-937 (1975) [Citado en la p. 18].
71. Johnson, N. C., Graham, J.-H. y Smith, F. A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum\*. *New Phytologist* **135**, 575-585 (1997) [Citado en la p. 19].
72. Jones, I. M. y Koptur, S. Quantity over quality: light intensity, but not red/far-red ratio, affects extrafloral nectar production in *Senna mexicana* var. *chapmanii*. *Ecology and Evolution* **5**, 4108-4114 (2015) [Citado en la p. 19].
73. Jones, I. M. *et al.* Changing light conditions in pine rockland habitats affect the intensity and outcome of ant–plant interactions. *Biotropica* **49**, 83-91 (2017) [Citado en la p. 19].
74. Jones, I. M., Koptur, S. y von Wettberg, E. J. The use of extrafloral nectar in pest management: overcoming context dependence. *Journal of Applied Ecology* **54**, 489-499 (2017) [Citado en la p. 9].
75. Kang, Y., Clark, R., Makiyama, M. y Fewell, J. Mathematical modeling on obligate mutualism: Interactions between leaf-cutter ants and their fungus garden. *Journal of Theoretical Biology* **289**, 116-127 (2011) [Citado en la p. 10].
76. Kostitzin, V. A. *Mathematical Biology* (George G. Harrap y Company Ltd., 1939) [Citado en la p. 96].
77. Larsen, K. J., Staehle, L. M. y Dotseth, E. J. Tending ants (Hymenoptera: Formicidae) regulate *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) population dynamics. *Environmental entomology* **30**, 757-762 (2001) [Citado en la p. 19].

78. Lemos, N. A. *Analytical mechanics* (Cambridge University Press, 2018) [Citado en la p. 118].
79. Levin, S. A. Community Equilibria and Stability, and an Extension of the Competitive Exclusion Principle. *The American Naturalist* **104**, 413-423 (1970) [Citado en la p. 35].
80. Lotka, A. J. Contribution to the Theory of Periodic Reactions. *The Journal of Physical Chemistry* **14**, 271-274 (1909) [Citado en la p. 24].
81. Lotka, A. J. Analytical Note on Certain Rhythmic Relations in Organic Systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **6**, 410-415 (1920) [Citado en las pp. 24, 31].
82. Lotka, A. J. Evolution and Irreversibility. *Science Progress in the Twentieth Century (1919-1933)* **14**, 406-417 (1920) [Citado en la p. 24].
83. Lotka, A. J. Undamped oscillations derived from the Law of Mass Action. *Journal of the American Chemical Society* **42**, 1595-1599 (1920) [Citado en la p. 24].
84. Lotka, A. J. *Elements of Physical Biology* (Williams & Wilkins Company, 1925) [Citado en la p. 24].
85. MacArthur, R. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical population biology* **1**, 1-11 (1970) [Citado en la p. 20].
86. MacArthur, R. y Levins, R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **51**, 1207 (1964) [Citado en la p. 96].
87. May, R. M. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology* **5**, 297-332 (1974) [Citado en la p. 35].
88. Mayer, V. E., Frederickson, M. E., McKey, D. y Blatrix, R. Current issues in the evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *New Phytologist* **202**, 749-764 (2014) [Citado en la p. 18].
89. McLeod, S. R. Is the Concept of Carrying Capacity Useful in Variable Environments? *Oikos* **79**, 529-542 (1997) [Citado en la p. 32].

- 
90. Moog, J., Saw, L. G., Hashim, R. y Maschwitz, U. The triple alliance: how a plant-ant, living in an ant-plant, acquires the third partner, a scale insect. *Insectes Sociaux* **52**, 169-176 (2005) [Citado en la p. 9].
  91. Morris, J. R., Vandermeer, J. y Perfecto, I. A Keystone Ant Species Provides Robust Biological Control of the Coffee Berry Borer Under Varying Pest Densities. *PLOS ONE* **10**, 1-15 (2015) [Citado en la p. 9].
  92. Nedorezov, L. V. The dynamics of the lynx–hare system: an application of the Lotka–Volterra model. *Biophysics* **61**, 149-154 (2016) [Citado en las pp. 29, 30].
  93. Nelsen, M. P., Ree, R. H. y Moreau, C. S. Ant–plant interactions evolved through increasing interdependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**, 12253-12258 (2018) [Citado en la p. 5].
  94. Ness, J. H. A mutualism’s indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* **113**, 506-514 (2006) [Citado en la p. 18].
  95. Nikravesh, S. K. Y. *Nonlinear Systems Stability Analysis: Lyapunov-Based Approach* (CRC Press, 2013) [Citado en la p. 112].
  96. Odum, E. y Barret, G. *Fundamentos de Ecología* 5.<sup>a</sup> ed. (Cengage Learning, 2006) [Citado en las pp. 11-13, 40].
  97. Orona-Tamayo, D. y Heil, M. Stabilizing Mutualisms Threatened by Exploiters: New Insights from Ant–Plant Research. *Biotropica* **45**, 654-665 (2013) [Citado en la p. 18].
  98. Paracer, S. y Ahmadjian, V. *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations* 2.<sup>a</sup> ed. (Oxford University Press, USA, 2000) [Citado en la p. 21].
  99. Pemberton, R. W. Fossil extrafloral nectaries, evidence for the ant-guard antiherbivore defense in an oligocene Populus. *American Journal of Botany* **79**, 1242-1246 (1992) [Citado en la p. 5].
  100. Peng, R., Christian, K. y Reilly, D. *Green Ants as Biological Control Agents in Agroforestry* inf. téc. 09/139 (Rural Industries Research y Development Corporation, Canberra, Australia, 2009) [Citado en las pp. 6, 9].



101. Perfecto, I. y Vandermeer, J. The effect of an ant-hemipteran mutualism on the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in southern Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **117**, 218-221 (2006) [Citado en la p. 9].
102. Perko, L. *Differential Equations and Dynamical Systems, Third Edition* 3.<sup>a</sup> ed. (Springer, 2006) [Citado en las pp. 106, 112, 118].
103. Poulin, R. y Grutter, A. S. Cleaning Symbioses: Proximate and Adaptive Explanations. *BioScience* **46**, 512-517 (1996) [Citado en la p. 22].
104. Puentes, A. y Björkman, C. Costs and benefits of omnivore-mediated plant protection: effects of plant-feeding on *Salix* growth more detrimental than expected. *Oecologia* **184**, 485-496 (2017) [Citado en la p. 20].
105. Rai, B., Freedman, H. I. y Addicott, J. F. Analysis of three species models of mutualism in predator-prey and competitive systems. *Mathematical Biosciences* **65**, 13-50 (1983) [Citado en la p. 39].
106. Raine, N. E., Gammans, N., Macfadyen, I. J., Scrivner, G. K. y Stone, G. N. Guards and thieves: antagonistic interactions between two ant species coexisting on the same ant-plant. *Ecological Entomology* **29**, 345-352 (2004) [Citado en la p. 4].
107. Rickson, F. R. Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian Bodies of *Acacia cornigera*. *American Journal of Botany* **56**, 195-200 (1969) [Citado en la p. 2].
108. Rickson, F. R. The ultrastructure of *Acacia cornigera* L. Beltian Body tissue. *American Journal of Botany* **62**, 913-922 (1975) [Citado en la p. 2].
109. Rico-Gray, V. y Oliveira, P. S. *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions* (University of Chicago Press, 2007) [Citado en las pp. 2, 5, 7-9, 11, 96].
110. Sánchez-Garduño, F. y Breña-Medina, V. F. Searching for Spatial Patterns in a Pollinator–Plant–Herbivore Mathematical Model. *Bulletin of Mathematical Biology* **73**, 1118-1153 (2011) [Citado en la p. 10].

111. Sánchez-Garduño, F., Castellanos, V. y Quilantán, I. Dynamics of a nonlinear mathematical model for three interacting populations. *Boletín de la Sociedad Matemática Mexicana* **20**, 147-170 (2014) [Citado en la p. 101].
112. Sánchez-Garduño, F., Castellanos, V., Quilantán, I. y Velázquez-López, G. d. C. Matemática en la distribución espacial de poblaciones. *Miscelánea Matemática*, 75-101 (2009) [Citado en la p. 10].
113. Sánchez-Garduño, F., Miramontes, P. y Marquez-Lago, T. T. Role reversal in a predator-prey interaction. *Royal Society Open Science* **1**, 140186 (2014) [Citado en la p. 96].
114. Santos, A. T. F. y Leal, L. C. My plant, my rules: bodyguard ants of plants with extrafloral nectaries affect patterns of pollinator visits but not pollination success. *Biological Journal of the Linnean Society* **126**, 158-167 (2018) [Citado en la p. 18].
115. Scheuermann, G. y Tricoche, X. en *Visualization Handbook* (eds. Hansen, C. D. y Johnson, C. R.) 341-356 (Butterworth-Heinemann, Burlington, 2005) [Citado en la p. 123].
116. Seigler, D. S. y Ebinger, J. E. New combinations in the genus *Vachellia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. *Phytologia* **87**, 139-178 (2005) [Citado en la p. 2].
117. Short, L. y Horne, J. F. M. *Toucans, barbets, and honeyguides: Ramphastidae, Capitonidae and Indicatoridae* (Oxford University Press, 2001) [Citado en la p. 21].
118. Soberon, J. M. y Rio, C. M. D. The dynamics of a plant-pollinator interaction. *Journal of Theoretical Biology* **91**, 363-378 (1981) [Citado en la p. 10].
119. Solomon, M. E. The Natural Control of Animal Populations. *Journal of Animal Ecology* **18**, 1-35 (1949) [Citado en la p. 27].
120. Strogatz, S. H. *Nonlinear dynamics and Chaos: with applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering* (Addison-Wesley Pub, 1994) [Citado en las pp. 33, 34, 108].
121. Takeuchi, Y. *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems* (World Scientific, 1996) [Citado en las pp. 38, 48, 103, 105, 112].

122. Terrell, W. J. *Stability and Stabilization: An Introduction* (Princeton University Press, 2009) [Citado en la p. 112].
123. Theisel, H., Rössl, C. y Weinkauff, T. en *Shape Analysis and Structuring* (eds. DeFloriani, L. y Spagnuolo, M.) 215-240 (Springer, 2008) [Citado en la p. 123].
124. Tillberg, C. V. Friend or foe? A behavioral and stable isotopic investigation of an ant-plant symbiosis. *Oecologia* **140**, 506-515 (2004) [Citado en la p. 20].
125. Turchin, P. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis* (Princeton university press, 2003) [Citado en la p. 27].
126. Turner, J. R. y Speed, M. P. How weird can mimicry get? *Evolutionary Ecology* **13**, 807-827 (1999) [Citado en la p. 21].
127. V. J. Tepedino Brosi A. Bradley, T. L. G. Might Flowers of Invasive Plants Increase Native Bee Carrying Capacity? Intimations From Capitol Reef National Park, Utah. *Natural Areas Journal* **28**, 44 - 50 -7 (2008) [Citado en la p. 32].
128. Vandermeer, J. H. y Boucher, D. H. Varieties of mutualistic interaction in population models. *Journal of Theoretical Biology* **74**, 549-558 (1978) [Citado en las pp. 37, 38].
129. Volterra, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 558-560 (1926) [Citado en la p. 24].
130. Volterra, V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *ICES Journal of Marine Science* **3**, 3-51 (1928) [Citado en las pp. 31, 32, 34].
131. Wangersky, P. J. Lotka-Volterra Population Models. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**, 189-218 (1978) [Citado en la p. 24].
132. Ward, P. S. en *Ant-Plant Interactions* (eds. Huxley, C. R. y Cutler, D. F.) 335-352 (Oxford University Press, Óxford, 1991) [Citado en la p. 4].
133. Ward, P. S. y Branstetter, M. G. The acacia ants revisited: convergent evolution and biogeographic context in an iconic ant/plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**, 20162569 (2017) [Citado en la p. 5].

134. Weisstein, E. W. *Characteristic Polynomial* <http://mathworld.wolfram.com/CharacteristicPolynomial.html>. From MathWorld—A Wolfram Web Resource. 2019 [Citado en la p. 111].
135. Weisstein, E. W. *Metric Space* <http://mathworld.wolfram.com/MetricSpace.html>. From MathWorld—A Wolfram Web Resource. 2019 [Citado en la p. 107].
136. Weisstein, E. W. *Routh-Hurwitz Theorem* <http://mathworld.wolfram.com/Routh-HurwitzTheorem.html>. From MathWorld—A Wolfram Web Resource. 2019 [Citado en la p. 110].
137. Wilder, S. M., Suarez, A. V. y Eubanks, M. D. The use of simulation modeling to evaluate the mechanisms responsible for the nutritional benefits of food-for-protection mutualisms. *Ecological Modelling* **221**, 1505-1511 (2010) [Citado en la p. 10].
138. Wolfram. *The Design of the NDSolve Framework* <https://reference.wolfram.com/language/tutorial/NDSolveDesign.html>. From Wolfram Language & Documentation Center. 2019 [Citado en la p. 48].
139. Wootton, J. T. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**, 443-466 (1994) [Citado en las pp. 12, 15].