

Universidad Tecnológica de la Mixteca Instituto de física y matemáticas Licenciatura en matemáticas aplicadas

UN MODELO MATEMÁTICO PARA LA INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR: ENGAÑO, APRENDIZAJE Y COSTO BIOLÓGICO

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Licenciado en Matemáticas Aplicadas

P R E S E N T A :

Edgar Abidán Padilla Luis

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Virgilio Vázquez Hipólito

Huajuapan de León, Oaxaca, diciembre 2021

Π

Dedicado a mi madre, Graciela Luis y a mi padre, Roberto Padilla.

Agradecimientos

A mi madre, por sus palabras concisas y el cariño que me ha dado, sin ella para guiarme por el buen camino este trabajo no hubiera sido posible. A mi padre, por sus grandes consejos, confianza y ejemplo que me ha dado, siempre alentándome a ser una mejor persona. A mis hermanos, por sus palabras de ánimos, sé que la diferencia de edades entre nosotros aveces hace difícil la mutua comprensión, pero estoy seguro que siempre contaré con ustedes, así como ustedes siempre contarán conmigo.

A Elizabeth, por todo el amor que me ha dado, por acompañarme en este proceso, animarme cuando lo necesitaba, solo tu tienes el don de decirme las palabras que necesito en el momento en que lo necesito, por eso y más, este trabajo también es tuyo.

A mi director de tesis, Dr. Virgilio Vázquez Hipólito, por su ayuda y paciencia en la realización de este trabajo. Por guiarme en esta área tan bella de las matemáticas.

A mis sinodales, Dr. Emmanuel Abdias Romano Castillo, Mtro. Tirso Miguel Ángel Ramírez Solano, Dr. Sergio Palafox Delgado, por el tiempo dedicado a la revisión de esta tesis y a sus acertadas observaciones para lograr un mejor trabajo.

A la Dra. Verónica Borja Macías y al Dr. Jesus Alejandro Hernandez Tello por compartir conmigo su pasión por las matemáticas.

A todos los profesores que me impartieron clases durante la carrera, gracias por soportarme.

A mis amigos, Iván, Luis Carlos, Yaretzi, Gustavo, Sonia, Tomy, Toño, Cali, José Luis, Elide, Adán, Heriberto y muchos más, que vivieron junto a mí buenos y malos momentos. Siempre los llevaré en mis recuerdos.

Prefacio

Hoy en día estamos en una era llena de desafíos, el cambio climático, el crecimiento demográfico, las enfermedades que se expanden como pandemias aunado a la falta de conciencia y la poca importancia que le damos a aportar soluciones hacen que el futuro sea poco alentador. Sin embargo, tengo la certeza que existen personas que seguirán desafiando las adversidades, para así poder prevalecer en este instante, en este espacio, al que llamamos hogar.

Las preguntas más recurrentes que he escuchado, por citar algunas, son: ¿Para qué estudiar matemáticas?, ¿Acaso con lo que sabemos hoy en día no es suficiente para resolver los problemas reales?, ¿Por qué seguir estudiando objetos y estructuras que nada tienen que ver con el mundo en el que vivimos? Tal vez para los que estudian matemáticas el dedicar tiempo, esfuerzo, hace que tras una serie de fracasos, el probar la veracidad de una proposición sea reconfortante. Sin embargo, para aquellos que requieran respuestas tangibles, la siguiente nota histórica (véase [4]) será de su agrado.

El 29 de mayo de 1945, después de la liberación de Bélgica durante la segunda guerra mundial, el departamento holandés de seguridad, encontró que un banquero había vendido a los alemanes el cuadro *Mujer en Adulterio* del famoso pintor holandés Jan Veermer. El banquero realmente era el representante de un pintor no conocido llamado H.A. Meegeren, el cual fue arrestado bajo los cargos de colaboración con el enemigo. Sin embargo, el 12 de julio de 1945 Van Meegeren sorprendió al mundo anunciando que el era el autor del cuadro vendido, más aún, el afirmaba que el famoso cuadro *Los discípulos de Emaús* así como otros cuatro cuadros más, eran obras suyas, es decir falsificaciones de las originales. Muchas personas pensaron que mentía Vermeer, Jesús entre los doctores, cuando estaba apunto de terminar el cuadro su sentencia de traición se anuló y solo se le acusaba de colaboración, al enterarse de esto, Meegeren se negó a terminar el cuadro y así no exponer su secreto para envejecer las pinturas. En aquella época un grupo de científicos demostró que Meegeren falsificó algunas obras, pero no pudieron determinar si la obra Los discípulos de Emaús era falsa, de tal forma que ese cuadro fue certificado como una obra auténtica la cual fue vendida en 170 00 dólares. Años después en 1967, un grupo de científicos de la Carnegie University Mellon, mediante el estudio de la inestabilidad los átomos de ciertos elementos radiactivos y el análisis de la ecuación diferencial

$$\frac{dN}{dt} = -\lambda N$$

donde λ es una constante positiva, la cual mide el decaimiento o decrecimiento de una sustancia y N denota el número de átomos presentes en el instante de tiempo t. Las personas involucradas en el estudio muestran que la obra Los discípulos de Emaús es una falsificación, también analizan El lavado de Pies, Mujer Leyendo Música y Mujer Tocando Mandolina determinando irrefutablemente que eran falsos, mientras que Tejedora de Encaje y Mujer Sonriente no pueden ser falsificaciones.

En la actualidad, las ecuaciones diferenciales ordinarias nos ofrecen una forma de estimar la propagación de una pandemia, estos estudios ayudan a los países para poder determinar acciones a tomar para enfrentar esta difícil situación. Por eso aliento a todas las personas que les gusta esta bella ciencia llamada matemáticas a seguir dedicando su tiempo y esfuerzo, estoy convencido que su trabajo está cambiando el mundo para bien.

Índice general

| Prefacio | VII |
|--|------|
| Introducción | XIII |
| 1. Preliminares de dinámica de poblaciones | 1 |
| 1.1. Modelos de interacción ecológica | 1 |
| 1.1.1. Competencia entre especies | 2 |
| 1.1.2. Mutualismo | 3 |
| 1.1.3. Presa-Depredador | 4 |
| 1.2. La polinización como una interacción tipo mutualismo | 4 |
| 1.3. Polinización por engaño | 6 |
| 2. Preliminares de sistemas dinámicos | 9 |
| 2.1. Definiciones y teoremas principales de sistemas dinámicos | 9 |
| 2.1.1. Sistemas lineales | 14 |
| 2.1.2. Dinámica no lineal | 21 |
| 3. Algunos modelos clásicos en dinámica de poblaciones | 29 |
| 3.1. Modelo de Malthus | 29 |
| 3.2. Modelo logístico | 31 |
| 3.3. Modelo presa-depredador | 32 |
| 4. Formulación del modelo matemático | 39 |
| 4.1. Un modelo matemático para la polinización | 39 |

| 4.2. Construcción de un nuevo modelo matemático para la polinización . | | | | | | | |
|--|-------|---------------------|--|----|--|--|--|
| | | 4.2.1. | Hipótesis del modelo | 43 | | | |
| | | 4.2.2. | Construcción del modelo | 44 | | | |
| 5. | Aná | Análisis del modelo | | | | | |
| | 5.1. | Teorer | na de existencia y unicidad de soluciones para el modelo | 47 | | | |
| | 5.2. | Sistem | a reducido | 50 | | | |
| | 5.3. | Anális | is de estabilidad del modelo | 52 | | | |
| 6. | Sim | ulacio | nes numéricas | 77 | | | |
| | 6.1. | Simula | aciones numéricas en \mathbb{R}^2 | 77 | | | |
| | 6.2. | Simula | aciones numéricas en \mathbb{R}^3 | 82 | | | |
| Co | onclu | siones | | 87 | | | |
| A. | Pyt | hon | | 89 | | | |

Índice de figuras

| 1.1. | Flores compitiendo por ser polinizadas | 3 |
|------|--|----|
| 1.2. | Lactobacillus paracasei | 3 |
| 1.3. | Diagrama de ecolocalización de murciélagos | 4 |
| 1.4. | Interacción mutualismo. | 5 |
| 1.5. | Orquídea Ophrys apifera | 7 |
| 2.1. | Diagrama fase del ejemplo 2.2 | 16 |
| 2.2. | Campo vectorial del ejemplo 2.2. | 17 |
| 2.3. | Diagrama fase del sistema desacoplado del ejemplo 2.3 | 19 |
| 2.4. | Diagrama fase del sistema original del ejemplo 2.3 | 20 |
| 3.1. | Curva logística de la población de <i>Paramecium</i> | 32 |
| 3.2. | Diagrama fase con parámetros $a = 20, b = 12, c = 4$ y $d = 4. \dots$ | 37 |
| 4.1. | Órbitas periódicas para: (a) $\beta(x_2) = 0$, (b) $\beta(x_2) = 0, 1x_2$, (c) $\beta \frac{2x_2^2}{3+5x_2^2}$ | |
| | y (d) $\beta(x_2) = \frac{2x_2^3}{1+3x_2^3}$ | 42 |
| 5.1. | Polinomio de grado 3 con una raíz positiva | 61 |
| 5.2. | División del plano por las curvas ceroclinas, en rojo las $x_3 - ceroclinas$, | |
| | en azul las x_2 – <i>ceroclinas</i> | 72 |
| 5.3. | Campo vectorial en la región $\Omega.$ | 73 |

| 6.1. | Diagrama fase del sistema (5.9) con diferentes condiciones iniciales y | |
|------|--|----|
| | el punto de equilibrio no trivial que es globalmente asintóticamente | |
| | estable. El órigen del plano se encuentra ubicado en la parte inferior | |
| | izquierda de la región Ω | 78 |
| 6.2. | Simulaciones para diferentes parámetros de epsilon: (a) ϵ = 0.0, (b) | |
| | $\epsilon = 3.0, (c) \epsilon = 5.4, (d) \epsilon = 7.85.$ | 80 |
| 6.3. | Simulaciones para diferentes valores de c: (a) $c = 0.0$, (b) $c = 4.0$, (c) | |
| | c = 7.0, (d) $c = 11.66$ | 81 |
| 6.4. | Simulaciones para diferentes valores de β : (a) $\beta = 0.0$, (b) $\beta = 2.0$, | |
| | (c) $c = 7.0$, (d) $\beta = 15.0$. | 82 |
| 6.5. | Curvas solución en \mathbb{R}^3 | 83 |
| 6.6. | Puntos de equilibrio variando ϵ con: $\epsilon=0.0,\epsilon=3.0,\epsilon=5.4,\epsilon=7.85$ | 84 |
| 6.7. | Puntos de equilibrio variando c con: $c = 0.0, c = 4.0, c = 7.0, c = 11.66$. | 85 |
| 6.8. | Puntos de equilibrio variando β con: $\beta = 0.0, \beta = 2.0, \beta = 7.0,$ | |
| | $\beta = 15.0.$ | 86 |

Introducción

La modelación matemática mediante ecuaciones diferenciales ordinarias tiene una larga historia y es aplicada en diversas áreas de las ciencias para resolver una gran variedad de problemas. En el libro de M. Braun [4], se plantea el análisis de interesantes problemas como son: el diagnóstico de la diabetes, el incremento en el porcentaje de tiburones presentes en el mar mediterráneo después de la primera guerra mundial, la diseminación de la gonorrea, entre otros. Podemos ver que las ecuaciones diferenciales ordinarias son utilizadas para resolver problemas de dinámica temporal en diversas áreas, una de ellas es la ecología, donde se estudia la dinámica poblacional. Ocuparemos las ecuaciones diferenciales ordinarias para proponer un modelo matemático para analizar las interacciones entre una especie de plantas y sus polinizadores.

Siguiendo el libro [24], la polinización es el proceso de transferencia de polen del estambre al estigma de la planta. La mayoría de las plantas dependen de un animal para llevar a cabo el proceso de la polinización. Debido a que los polinizadores no obtienen un beneficio directo del proceso de polinización, las plantas deben ofrecer alguna recompensa como polen, néctar y aceites, para atraer a sus animales polinizadores y poder realizar exitosamente el proceso de polinización. En muchos casos el proceso de polinización da como resultado una relación de beneficio mutuo entre las plantas y los animales que las polinizan, sin embargo, existen plantas que no ofrecen recompensa a los polinizadores. Darwin, en su obra [7] describe algunas orquídeas que engañan a los animales que la polinizan de formas sofisticadas, esto nos indica que existen plantas cuya relación con sus polinizadores no es de tipo mutualismo si no más bien tienen una relación de tipo parasitismo.

En 2010 Fishman [9] formula y analiza un modelo de dinámica de poblaciones de

múltiples generaciones para la interacción mutualista entre polinizadores y plantas. Fishman concluye que la coexistencia de las poblaciones de plantas y polinizadores depende de la eficiencia de ambas especies en convertir las interacciones en crecimiento de sus poblaciones. Sin embargo, existe un estado atractivo del sistema donde ambas densidades de población son cero.

En 2013 Wang [33], inspirado en el trabajo de Fishman, plantea y analiza un modelo planta-polinizador-ladrón, donde las plantas y los polinizadores están en una relación mutualista, las plantas y los ladrones están en una relación parasitaria y los polinizadores y ladrones consumen un recurso limitante común sin competencia interferente.

En 2016 Vázquez, en su tesis doctoral [32], plantea y analiza diversos modelos matemáticos en relación con el proceso de polinización. En el capítulo 3 propone y analiza un sistema de ecuaciones que modela la polinización por engaño contra el aprendizaje. En el capítulo 4, Vázquez generaliza el modelo propuesto en el capítulo 3, considera la interacción de dos especies: una población de plantas y una población de insectos. La población de plantas se divide en dos grupos: el primero en relación mutualismo con el insecto y el segundo en una interacción tipo parasitismo. Un término importante en su análisis es C, el cual denota el costo-beneficio de los polinizadores que surge de la interacción con las plantas, Vázquez demuestra que si C < 0, se garantiza la existencia de un único equilibrio que es globalmente estable, en este caso la relación mutualismo predomina sobre la relación parasitismo. Por otra parte, si C > 0se garantiza la existencia de un único punto de equilibrio para valores pequeños de C, en este caso la relación parasitismo predomina sobre la relación mutualismo. Si C > 0 y C es suficientemente grande, el sistema empieza a oscilar al rededor del nivel de equilibrio poniendo en peligro la sobrevivencia de las especies. También se muestra que si C es aún mayor aparecen soluciones periódicas.

En los últimos años la comunidad científica a puesto su atención en el declive de diversos polinizadores. En 2016 Carreck [5] analiza las causas del decaimiento de las abejas y otros polinizadores, algunas de ellas como el uso de pesticidas en prácticas agrícolas y el cambio climático son problemas que en gran medida se relacionan con la especie humana. En [23] presentan argumentos del por que, la polinización mediante abejas robot autónomas, es una técnica económicamente inviable en la actualidad y que presenta riesgos ecológicos y morales sustanciales.

El objetivo del trabajo de tesis es responder algunas preguntas ecológicas como: ¿Qué tan costoso es para las plantas producir recompensas para sus polinizadores?, ¿Que tan costoso es para las plantas el engaño del segundo grupo?, ¿Es posible la coexistencia de las especies bajo los supuestos de engaño y aprendizaje?, entre otras preguntas de tipo evolutivo para las plantas y sus polinizadores. Para ello se sigue la siguiente estructura.

El capítulo 1, es dedicado completamente a hablar sobre la dinámica poblacional desde un punto de vista ecológico, dando ejemplos sobre las interacciones existentes en la naturaleza, enfatizando en la polinización como un proceso mutualismo y la polinización por engaño.

En el capítulo 2, se presentan definiciones, teoremas y la teoría necesaria para el análisis del modelo. Primero abordando los sistemas dinámicos mediante dinámica lineal y después con el estudio de la dinámica no lineal.

En el capítulo 3, se dan ejemplos de modelos clásicos de dinámica de poblaciones, se empieza con el estudio del modelo de Malthus, después con el modelo logístico y finalmente con el modelo presa-depredador.

El capítulo 4 se inicia presentando un modelo matemático para la polinización, estudiado en [32], inspirados en este estudio se construye, mediante hipótesis ecológicas, un modelo completamente nuevo, se supone que la especie de plantas se divide en dos grupos, el primer grupo mantiene una relación mutualista con sus polinizadores y el segundo grupo mantiene una relación tipo parasitista, mediante el engaño, se supone que el primer grupo de plantas tiene costo biológico por la producción de polén o nectar y que los polinizadores aprenden a identificar el engaño de las plantas que no ofrecen recompensa.

En el capítulo 5, se analiza el modelo propuesto, mediante un cambio de variable se reduce el sistema de 3×3 a un sistema de 2×2 , se prueba la existencia y unicidad de soluciones, se analizan los puntos de equilibrio y se demuestra el resultado principal de la tesis: existencia y unicidad de un punto de equilibrio no trivial globalmente asintóticamente estable.

En el capítulo 6, se utilizan las herramientas del lenguaje de programación *Python 3*, para la simulación del sistema variando parámetros de interés ecológica y sus implicaciones evolutivas.

Capítulo 1

Preliminares de dinámica de poblaciones

Si sirves a la naturaleza, ella te servirá a ti. Confucio

En este capítulo se dará una breve introducción a la dinámica de poblaciones, se ejemplificará los tipos de interacciones que pueden presentarse en la naturaleza, enfatizando la relación que existe entre las plantas y sus polinizadores. Las imágenes mostradas en esta sección sirven de ilustración a los ejemplos y fueron tomadas de librerías de licencia libre o artículos científicos, los cuales son correctamente referenciados.

1.1. Modelos de interacción ecológica

En la naturaleza, la interacción entre dos poblaciones se presenta de diversas formas. Soberón [26], clasifica las interacciones en tres casos: las que benefician a una población (aumento demográfico), las que lo perjudican (decremento demográfico) y las que le son indiferentes (ausencia de cambio en las tasas de crecimiento). Cuando dos especies interactúan se puede resumir sus interacciones como se muestra en la tabla 1.1, donde el signo + representa un resultado beneficioso; el -, uno perjudicial, y el 0, un resultado indiferente. Considerando que las parejas: (+ 0) y (0 +); (- 0)y (0 -); (+ -) y (- +), se refieren al mismo tipo de relación, tenemos las siguientes

| | + | - | 0 |
|---|-----|-----|-----|
| + | ++ | + - | + 0 |
| - | - + | | - 0 |
| 0 | 0 + | 0 - | 0 0 |

Tabla 1.1: Interacciones entre individuos de dos especies.

clases de interacciones:

- 1. (- -) Competencia entre especies.
- 2. $(+\ +)$ Interacción mutualismo
- 3. (- +) Relación Presa-Depredador
- 4. (+ 0) Interacción beneficiosa para una especie e indiferente para la otra.
- 5. (-0) Interacción perjudicial para una especie e indiferente para la otra.

En las siguientes subsecciones se darán algunos ejemplos de las clases de interacción 1, 2 y 3. Las dos últimas clases (+ 0) y (- 0) incluyen algunas interacciones fascinantes desde el punto de vista de la historia natural (por ejemplo, las foresis o relaciones de transporte), las cuales no se abordarán por no ser de interés para esta tesis, sin embargo, Hofmann [14] lo describe en su libro.

1.1.1. Competencia entre especies

La competencia entre especies suele dar como resultado un crecimiento en la mortalidad (o disminución de la natalidad) en las poblaciones. Además, se manifiesta de muchas formas. Puede ser directa o indirecta, violenta y agresiva o sutil y refinada. Cuando la competencia se realiza entre una misma especie, recibe el nombre de competencia intraespecífica.

Un ejemplo de competencia intraespecífica ocurre entre las flores y sus polinizadores. Es frecuente que no haya suficientes polinizadores para llevar acabo este proceso, por lo cual las plantas deben competir entre ellas, produciendo más o mejor néctar para atraer a sus polinizadores. En la figura 1.1(Imagen tomada de [11]), podemos



Figura 1.1: Flores compitiendo por ser polinizadas.

apreciar como las flores compiten entre ellas por ser polinizadas.

1.1.2. Mutualismo

La interacción mutualismo, es una relación entre dos especies donde ambas resultan beneficiadas. Los beneficios que obtienen las especies en esta relación pueden ser: beneficios alimentarios (o tróficos), transportación de gametos (propáguelos o individuos adultos) y protección.

Tomemos por ejemplo a la flora y fauna intestinales de los animales, que ayudan a digerir compuestos que el animal en cuestión sería incapaz de asimilar por sí solo (por ejemplo, la celulosa de las plantas). Así la flora y fauna intestinal se alimenta de los compuestos que ingiere el animal y este a su vez se libra de deshechos que por si solo no podría. En la figura 1.2 (Imagen tomada de [21]), podemos ver una imagen



Figura 1.2: Lactobacillus paracasei.

del *Lactobacillus paracasei*, el cual está presente en el sistema digestivo humano y es de gran ayuda al procesar alimentos como la carne y la leche.

1.1.3. Presa-Depredador

Esta clase de interacción es una de las más estudiadas, por ende, e tiene una amplia gama de divisiones. Los signos (+ -), significa que la tasa de crecimiento de una especie aumenta, mientras que la tasa de la otra especie disminuye.

Un ejemplo, como se muestra en [30] ocurre entre los murciélagos y su presa. El murciélago emite sonidos de muy alta frecuencia que se reflejan en obstáculos frente a él (por ejemplo, los insectos que constituyen su alimento), así son detectados, las ondas que rebotan ofrecen información de la presa al murciélago. En la figura 1.3



Figura 1.3: Diagrama de ecolocalización de murciélagos.

(Imagen tomada de [1]) se presenta un diagrama de la ecolocalización usada por los murciélagos para cazar a sus presas.

1.2. La polinización como una interacción tipo mutualismo.

La polinización es un proceso fascinante para muchos investigadores, cabe aclarar que existen diversas formas de llevar acabo este proceso, los agentes encargados de transportar el polen de una flor a otra son tres: el viento, el agua y los animales, a este último se dominará polinización biótica. La polinización biótica, es decir la relación entre las plantas y sus polinizadores llevan miles de años evolucionando juntos y tal vez constituyen el ejemplo más claro de mutualismo.

En 2012 Sierra *et al* [25], nos hablan sobre las relaciones entre las flores y sus visitantes. En este artículo describen a las flores *melitofílicas* o "amantes de abejas". Estas flores son diurnas, relativamente grandes, de diversos colores, con forma de tazón y alguna plataforma acondicionada para el aterrizaje de sus polinizadores. En general presentan grandes cantidades de polen y néctar. Las abejas (Hymenoptera), son animales grandes y requieren de gran cantidad de energía para vivir. Su dieta es especializada y está dirigida al consumo de néctar y polen, el cual es utilizado en la alimentación de las larvas que se desarrollan en las colmenas. Las abejas detectan el color y son capaces de percibir el azul y amarillo, que son los colores de sus flores preferidas. Debido a que el néctar se encuentra en el fondo de la flor, las abejas han desarrollado largas lenguas especializadas para alcanzarlo. Otro ejemplo presentado es el de las flores canterofílicas 'o "amantes de los escarabajos", estas tienen forma de tazón con gran contenido de polen, lo cual facilita la manipulación de éste por los escarabajos. Además, presentan olores fuertes que sirven como atrayentes. Las flores canterofílicas deben haber aparecido tempranamente en la evolución, ya que los escarabajos constituyen uno de los grupos de insectos más antiguos y diversos del mundo.



Figura 1.4: Interacción mutualismo.

En la figura 1.4 (Imagen tomada de [20]) apreciamos la relación mutualismo más común existente, la polinización de las flores por medio de las abejas.

1.3. Polinización por engaño.

Empezaremos esta sección hablando sobre la polinización en las orquídeas. Darwin [7], realizó experimentos en diversas especies de orquídeas encontrando un hecho curioso, en algunas especies de orquídeas no había néctar disponible para ofrecer a sus polinizadores. Además, percibe que los tejidos que conforman las cavidades de estas plantas son muy suculentas y liberan una secreción cuando son lacerados. Así los polinizadores deben entrar en estas cavidades, lacerando los tejidos para obtener esta secreción e impregnándose de polen al entrar o salir de los orificios. Sprengel [28], propone que algunos tipos de orquídeas no producen néctar y que los polinizadores aprenden a reconocerlas como flores sin recompensa en pocos días de contacto, concluye que para llevar acabo el proceso de polinización las orquídeas deben engañar a sus polinizadores haciéndolos creer que ofrecen algún tipo de recompensa floral (tejido o secreción que pueden ser producidas en las flores para algún grupo de animales que las utilizan en una parte de su ciclo de vida). Un ejemplo de este sofisticado engaño lo estudia Ayasse [2]. La Ophrys apifera, es una orquídea terrestre europea que mimetizan a los individuos hembras de *Himenoptero* (un tipo de abejorro), los individuos machos intentan copular con las flores, cubriéndose de polen y llevando acabo el proceso de polinización.

Por otro lado, hay plantas que tienen dos clases de relación tanto mutualista como una relación que no ofrece recompensa. La *Begonia Gracilis* es un claro ejemplo de este tipo de planta. Chávez y Vázquez en [6] estudian la morfología de esta planta. Las flores masculinas producen polen como recompensa, sin embargo, las flores femeninas no ofrecen recompensa a sus visitantes, esto lo definen los ecólogos como polinización por engaño. Los polinizadores se ven atraídos por las anteras de las flores masculinas las cuales son mimetizadas por las flores femeninas, engañando así a los animales polinizadores y efectuando el proceso de polinización. Otro ejemplo de este tipo de relación se ve en [26], donde estudian a la *Carica Papaya* comúnmente conocida como papaya. Las plantas masculinas de la papaya producen néctar como recompensa a sus polinizadores pero las plantas femeninas no ofrecen recompensa alguna, por esto la polinización se efectúa por engaño. Las plantas femeninas emulan el olor de las plantas masculinas engañando a sus polinizadores, llevando acabo el proceso de polinización.



Figura 1.5: Orquídea Ophrys apifera.

En la figura 1.5 (Imagen tomada de [15]), se aprecia el parecido de la orquídea *Ophrys apifera*, el cual tiene semejanza a las hembras del abejorro *Himenoptero*.

Capítulo 2

Preliminares de sistemas dinámicos

Un viaje de mil millas comienza con el primer paso. Lao-Tsé

En este capítulo se presentan los principales teoremas y definiciones que se usarán para analizar el modelo matemático planteado, la teoría presentada puede encontrarse en: Perko [22], Edelstein-Keshet [8], Strogatz [29], Murray [19], Boyce D' Prima[3] y Friedberg [27]. Aunque en esta tesis se dan los conceptos básicos a emplear, se recomienda al lector tener conocimientos previos de Álgebra Lineal, Cálculo Vectorial, Ecuaciones Diferenciales Ordinarias y Análisis Matemático.

2.1. Definiciones y teoremas principales de sistemas dinámicos

De manera informal, un sistema dinámico es una manera de describir la evolución de todos los puntos de un espacio S con respecto al tiempo, el espacio S puede ser euclidiano o algún otro tipo de espacio, en nuestro caso vamos a considerar a S como el espacio euclidiano \mathbb{R}^n . Dada una posición inicial $x \in \mathbb{R}^n$, un sistema dinámico nos dice donde se encuentra x en una unidad de tiempo después, dos unidades después, etc. Denotaremos estás nuevas posiciones de x como x_1, x_2 y así sucesivamente, en el tiempo cero, x está localizado en x_0 . En general la trayectoria del sistema dinámico denotada por x(t) se considera discreto si los valores de t son enteros y si el tiempo es medido continuamente con $t \in \mathbb{R}$, tenemos un sistema dinámico continuo. La respuesta que produce x(t) es una sucesión de puntos o una curva en \mathbb{R}^{n+1} que representa la historia de "vida" de x cuando el tiempo corre de $-\infty$ a ∞ .

Dado $x \in \mathbb{R}^n$, el mapeo $\phi_t : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ que toma x en x(t) se define para cada t, es razonable esperar que ϕ_t tenga a ϕ_{-t} como su inversa, también que ϕ_0 sea la función identidad $\phi_0(x) = x$ y que cumpla con la característica $\phi_t(\phi_s(x)) = \phi_{t+s}(x)$. Así empezaremos el estudio de los sistemas dinámicos, definiendo formalmente un sistema dinámico.

Definición 2.1. Un sistema dinámico suave en \mathbb{R}^n es una función continuamente diferenciable $\phi : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ donde $\phi(t, x) = \phi_t(x)$ satisface:

- 1. $\phi_0 : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}$ es la función identidad
- 2. $(\phi_t \circ \phi_s)(x) = \phi_{t+s}(x).$

Ejemplo 2.1. Si A es una matriz de $n \times n$ entonces la función $\phi_t(x_0) = e^{At}x_0$ define un sistema dinámico suave en \mathbb{R}^n .

Comprobaremos los puntos de la definición:

1. $\phi_0(x_0) = e^{A0}x_0 = Ix_0 = x_0.$

2.
$$(\phi_t \circ \phi_s)(x_0) = (\phi_t(\phi_s(x_0)) = e^{At}\phi_s(x_0) = e^{At}e^{As}x_0 = e^{A(t+s)}x_0 = \phi_{t+s}(x_0).$$

Luego ϕ es un sistema dinámico suave.

Observemos que en el ejemplo 2.1 se relacionan los sistemas de ecuaciones diferenciales, en su forma matricial,

$$x' = Ax \tag{2.1}$$

con los sistemas dinámicos suaves, donde $x' : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$. En general, un sistema dinámico siempre produce un campo vectorial en \mathbb{R}^n , por lo que dado ϕ_t si definimos a

$$F(x) = \frac{d\phi_t(x)}{dt}|_{t=0},$$
(2.2)

tenemos que para $x \in \mathbb{R}^n$, F(x) es un vector en \mathbb{R}^n tangente a la curva $\phi_t(x)$ en t = 0. Por lo tanto, cualquier sistema dinámico suave da lugar a una ecuación diferencial. En términos de ecuaciones diferenciales, si $\phi_t : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ es un sistema dinámico y $x \in \mathbb{R}^n$. Sean $x(t) = \phi_t(x)$ y $F : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ definida como en (2.2), podemos reescribir a (2.2) como:

$$x' = F(x). \tag{2.3}$$

Se deduce que x(t) ó $\phi_t(x)$ es una curva solución de (2.3), que satisface la condición inicial $x(0) = x_0$.

Inversamente, la ecuación diferencial x' = F(x) genera un sistema dinámico suave siempre que el mapeo $\phi_t : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ del flujo esté bien definida y sea continuamente diferenciable para todo tiempo t.

Estudiaremos la dinámica de poblaciones mediante ecuaciones diferenciales ordinarias, para esto primero daremos un breve repaso a las definiciones y resultados principales a emplear.

Sea $f : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, para $x \in \mathbb{R}^n$ utilizaremos la notación vectorial

$$f(x) = (f_1(x), f_2(x), \dots, f_n(x)) = (f_1(x_1, \dots, x_n), f_2(x_1, \dots, x_n), \dots, f_n(x_1, \dots, x_n))$$

para estudiar sistemas de la forma

$$x' = f(x),$$

donde $f: E \to \mathbb{R}^n$ con $x \in \mathbb{R}^n$ y $E \subset \mathbb{R}^n$ abierto.

Definición 2.2. Supóngase que $f \in C(E)$, donde E es un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n . Se dice que x(t) es **una solución de la ecuación diferencial** (2.3) en un intervalo I, si x(t) es diferenciable en I y si para todo $t \in I$, se tiene que $x(t) \in E$ y

$$x'(t) = f(x(t)).$$

Además, si $x_0 \in E$, se dice que x(t) es una solución del problema de valor inicial (PVI)

$$x' = f(x),$$

 $x(t_0) = x_0,$
(2.4)

en un intervalo I, si se cumple que $t_0 \in I$, $x(t_0) = x_0 \ y \ x(t)$ es una solución de la ecuación diferencial (2.3).

La siguiente definición, asegura que, en un conjunto invariante, una solución del sistema (2.3) estará contenida en este tipo de conjuntos para todo tiempo t.

Definición 2.3. Dados un conjunto abierto $E \subset \mathbb{R}^n$, $f \in C^1(E)$ y $\phi_t : E \to E$ el flujo del sistema (2.3) definido para todo $t \in \mathbb{R}$. Un conjunto $S \subset E$ es llamado invariante con respecto al flujo ϕ_t si $\phi_t(S) \subset S$ para todo $t \in \mathbb{R}$. S es llamado positivamente invariante si $t \ge 0$ y negativamente invariante si $t \le 0$.

Un primer resultado importante en la teoría de ecuaciones diferenciales ordinarias, es el teorema de existencia y unicidad, el cual asegura una única solución de un problema de valor inicial.

Definición 2.4. Dado E subconjunto abierto de \mathbb{R}^n , una función $f : E \to \mathbb{R}^n$ se dice que satisface la **condición de Lipschitz** en E, si existe una constante positiva k tal que para todo $x, y \in E$ se satisface que

$$|| f(x) - f(y) || \le k || x - y ||.$$

La función f se dice **localmente Lipschitz** en E, si para cada punto $x_0 \in E$ tiene una vecindad O en E tal que la restricción de f en O es Lipschitz.

Las funciones de Lipschitz nos ayudarán a demostrar los siguientes lemas.

Lema 2.1. Sea E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n y $f : E \to \mathbb{R}^n$. Si $f \in C^1(E)$, entonces f es localmente Lipschitz en E.

Necesitaremos también la definición de una sucesión de Cauchy y mostrar que los intervalos cerrados son normados completos para demostrar el teorema de existencia y unicidad de soluciones.

Definición 2.5. Dado V un espacio lineal normado. La sucesión $\{u_k\} \subset V$ es llamada sucesión de Cauchy si para todo $\epsilon > 0$ existe $N \in \mathbb{N}$ tal que para todo $k, m \ge N$ implica que $|| u_k - u_m || < \epsilon$. El espacio es llamado completo si toda sucesión de Cauchy converge a un elemento en V.

Teorema 2.1. Sea $a \in \mathbb{R}^n$. Si I = [-a, a], entonces C(I) es un espacio normado completo.

Lema 2.2. Suponga que $u_k : J \to \mathbb{R}^n$, con k = 0, 1, 2, ..., es una sucesión de funciones continuas definidas en algún intervalo cerrado J que satisface dado $\epsilon > 0$, si existe N > 0 tal que para cualesquiera p, q > N

$$\max_{t \in J} \parallel u_p(t) - u_q(t) \parallel < \epsilon,$$

entonces existe una función continua $u: J \to \mathbb{R}^n$ tal que

$$\max_{t \in J} |u_k(t) - u(t)| \to 0 \ cuando \ k \to \infty.$$

Estos lemas son la base para demostrar el teorema de existencia y unicidad el cual se enuncia a continuación.

Teorema 2.2. (Existencia y unicidad de soluciones)

Sea E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n que contiene al punto x_0 . Si $f \in C^1(E)$, entonces existe a > 0 tal que el problema de valor inicial (2.4) tiene una solución única x(t)en el intervalo [-a, a].

Ahora enunciaremos resultados que nos relacionan la dependencia de las condiciones iniciales y la dependencia de parámetros.

Lema 2.3. Suponga que g(t) es una función continua de valores reales que satisface $g(t) \ge 0 \ y$

$$g(t) \le c + k \int_0^t g(s) ds$$

para toda $t \in [0, a]$ donde c y k son constantes positivas, entonces se sigue que para todo $t \in [0, a]$

$$g(t) \le ce^{kt}.$$

Teorema 2.3. (Dependencia respecto a las condiciones iniciales)

Dado E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n que contiene a x_0 . Si $f \in C^1(E)$, entonces existe a > 0 y $\delta > 0$ tal que para todo $y \in B_{\delta}(x_0)$, el problema de valor inicial

$$x' = f(x),$$
$$x(t_0) = x_0,$$

tiene una única solución $\mu(t, y)$ con $\mu \in C^1(G)$, donde $G = [-a, a] \times B_{\delta}(x_0) \subset \mathbb{R}^{n+1}$. Además para cada $y \in B_{\delta}(x_0)$, se tiene que $\mu(t, y)$ es dos veces continuamente diferenciable para todo $t \in [-a, a]$.

El siguiente resultado se deduce inmediatamente del teorema 2.3.

Teorema 2.4. (Dependencia respecto a los parámetros)

Sea E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^{n+m} que contiene al punto (x_0, μ_0) donde $x_0 \in \mathbb{R}^n$ $y \mu_0 \in \mathbb{R}^m$. Suponga que $f \in C^1(E)$, entonces existen a > 0 y $\delta > 0$ tal que para toda $y \in B_{\delta}(x_0)$ y $\mu \in B_{\delta}(\mu_0)$. El problema de valor inicial:

$$x' = f(x, \mu_0),$$
$$x(0) = y,$$

tiene una única solución, $u(t, y, \mu)$ con $u \in C^1(G)$, donde:

$$G = [-a, a] \times B_{\delta}(x_0) \times B_{\delta}(\mu).$$

2.1.1. Sistemas lineales

Consideremos un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias en su forma matricial 2.1

$$x' = Ax.$$

Donde $x \in \mathbb{R}^n$, A es una matriz de $n \times n$ y

$$x' = \frac{dx}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \\ \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} \end{pmatrix}.$$

Las soluciones de este sistema lineal están dadas por

$$x(t) = e^{At}x(0).$$

El método de separación de variables puede ser usado para resolver ecuaciones diferenciales de primer orden

$$x' = ax.$$

En general la solución de esta ecuación está dada por $x(t) = ce^{at}$, donde c = x(0), el valor de la función x(t) en el tiempo t = 0. Para ilustrar las soluciones para un sistema de ecuaciones diferenciales veamos el siguiente ejemplo.

Ejemplo 2.2. Considere el sistema desacoplado

En su forma matricial el sistema está dado por

$$x' = Ax,$$

donde $x' = \begin{pmatrix} x'_1 \\ x'_2 \end{pmatrix}$, $A = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$ y $x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$. En este caso se puede observar que A es una matriz diagonal. Luego aplicando el método de separación de variables

obtenemos que las soluciones están dadas por

$$x_1(t) = c_1 e^{-t},$$

 $x_2(t) = c_2 e^{2t},$

 $o \ equivalent emente$

$$x(t) = \begin{pmatrix} e^{-t} & 0\\ 0 & e^{2t} \end{pmatrix} c, \qquad (2.6)$$

donde c = x(0).



Figura 2.1: Diagrama fase del ejemplo 2.2.

Definición 2.6. El retrato fase o diagrama fase de un sistema de ecuaciones diferenciales dada por (2.1) con $x \in \mathbb{R}^n$, es el conjunto de todas las curvas soluciones de (2.1) en el espacio \mathbb{R}^n .

La figura 2.1 ofrece una representación geométrica del ejemplo 2.2. El sistema

dinámico definido por (2.5) es el mape
o $\phi: \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ definido por (2.6), es decir, el sistema dinámico está determinado por

$$\phi(t,c) = \begin{pmatrix} e^{-t} & 0\\ 0 & e^{2t} \end{pmatrix} c.$$

| 7 | 7 | 7 | 7 | 1 | 1 | 1 | X2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | / | |
|---|---|---|---------|---------|-----------|-------------|----|----------------------------|------------------|---------------------------------------|-----------|----|-------------|-----------------------|--|
| 1 | 1 | 1 | 1 | t | t | t | t | t | t | 1 | ۲ | ١ | 1 | 1 | |
| 1 | 1 | 1 | 1 | t | t | t | ł | t | t | 1 | ۲ | ١ | ١ | 1 | |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | + | ŧ | ł | ŧ | ٠ | ۲ | ۲ | ١ | 1 | 1 | |
| 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 4 | ł | ٠ | ٠ | | * | • | | 1 | |
| | | * | | | | 4 | + | | | • | • | * | | * | |
| + | - | - | - | • | | · | | • | • | • | • | - | - | * | |
| + | - | ÷ | | 995.9 | | | 0 | | | 1000 | | | - | <i>x</i> ₁ | |
| * | • | • | • | • | • | • | | , | | • | - | - | * | * | |
| * | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | * | * | • | • | • | 1 | , | , | , | , | * | * | * | |
| | | | | | • | • | ļ | ; | , | , | , | , | , | , | |
| • | : | | * * | • | • | • | | , , , | , , , | , , , | • | ;; | | | |
| | | | • • • • | • • • • | • • • | • • • | | , , , , | , , , , | · · · · · · · · · · · · · · · · · · · | * * * * | | * * * * | | |
| | | | | | • • • • • | • • • • • | | , , , , , , | · · · + + + + | | * * * * * | | * * * * * * | | |

Figura 2.2: Campo vectorial del ejemplo 2.2.

Si dibujamos cada vector con su punto inicial en el punto $x \in \mathbb{R}^2$, obtendremos una representación geométrica del campo vectorial. Nótese que para cada punto x en el espacio \mathbb{R}^2 las curvas soluciones son tangente a los vectores en el campo vectorial, esto se ilustra en la figura 2.2.

La técnica algebraica de diagonalización puede ser usada para reducir el sistema lineal (2.1) a un sistema lineal desacoplado. El siguiente teorema nos permitirá resolver sistemas lineales.

Teorema 2.5. Si los eigenvalores $\lambda_1, \lambda_2, \ldots, \lambda_n$, de una matriz A de $n \times n$ son reales y distintos, entonces cualquier conjunto de sus correspondientes eigenvectores $\{v_1, v_2, \cdots, v_n\}$ forman una base para \mathbb{R}^n y la matriz $P = [v_1, v_2, \cdots, v_n]$ es invertible y

$$P^{-1}AP = diag[\lambda_1, \lambda_2, \cdots, \lambda_n].$$

El teorema 2.5 nos dice que si una transformación lineal, $T : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, está representada por una matriz A de $n \times n$ respecto a la base canónica $\{e_1, e_2, \dots, e_n\}$ para \mathbb{R}^n , entonces con respecto a cualquier base de eigenvectores $\{v_1, v_2, \dots, v_n\}, T$ es representada por la matriz diagonal de eigenvalores $diag[\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n]$. El siguiente corolario nos indica como ocupar el teorema para encontrar las soluciones de un sistema lineal.

Corolario 2.1. Bajo las hipótesis del teorema 2.5, la solución del sistema lineal 2.1, está dado por

$$x(t) = PD(t)Px(0), \qquad (2.7)$$

donde $D(t) = diag[e^{\lambda_1 t}, e^{\lambda_2 t}, \cdots, e^{\lambda_n t}].$

Ejemplo 2.3. Considere el sistema

$$x_1' = -x_1 - 3x_2,$$

$$x_2' = 2x_2.$$

La matriz asociada a este sistema está dada por $A = \begin{pmatrix} -1 & -3 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$, los eigenvalores de A son $\lambda_1 = -1$ y $\lambda_2 = 2$. Un par de respectivos eigenvectores son $v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ y $v_2 = \begin{pmatrix} -1 \\ 1 \end{pmatrix}$, la matriz P y su inversa son $P = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ y $P^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$, así $P^{-1}AP = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}$. Luego el sistema desacoplado obtenido es

$$y_1' = -y_1,$$

 $y_2' = 2y_2.$

Cuyas soluciones son $y_1(t) = c_1 e^{-t} y y_2(t) = c_2 e^{2t}$. Luego por el corolario 2.1, las soluciones del sistema original están dadas por

$$x(t) = P \begin{pmatrix} e^{-t} & 0\\ 0 & e^{2t} \end{pmatrix} P^{-1}c,$$

donde c = x(0).



Figura 2.3: Diagrama fase del sistema desacoplado del ejemplo 2.3.

En la figura 2.4 se aprecia el retrato fase del sistema desacoplado y en la figura 2.4 se observa el retrato fase del original el cual puede ser obtenido mediante la trasformación x = Py.

Definición 2.7. Sea A una matriz de $n \times n$ que tiene k eigenvalores negativos, $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k \ y \ n-k$ eigenvalores positivos, $\lambda_k, \lambda_{k+1}, \dots, \lambda_n \ y$ sea $\{v_1, v_2, \dots, v_{k-1}, v_k, v_{k+1}, \dots, v_n\}$ los correspondientes eigenvectores. Si los eigenvalores son distintos entonces se denotan el **subespacio estable** y el **subespacio inestable** como E^s y E^u , respectivamente y se definen por:

$$E^{s} = gen\{v_{1}, v_{2}, \cdots, v_{k-1}\},\$$
$$E^{u} = gen\{v_{k}, v_{k+1}, \cdots, v_{n}\}.$$



Figura 2.4: Diagrama fase del sistema original del ejemplo 2.3.

La definición de subespacios estables e inestables, nos dicen que el subespacio estable apunta hacia el origen y el subespacio inestable apunta hacia el infinito. La figura 2.2 del ejemplo 2.2, sugiere que el eje x_1 es el subespacio estable y el eje x_2 el subespacio inestable.

Las siguientes definiciones nos ayudarán a entender cualitativamente a los sistemas
de ecuaciones diferenciales lineales.

Definición 2.8. Si todos los valores propios de la matriz A del sistema 2.1, tienen parte real distinta de cero, entonces el flujo $e^{At} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ se llama flujo hiperbólico y se dice que 2.1 es un sistema lineal hiperbólico.

Los sistemas de los ejemplos 2.2 y 2.3 son sistemas lineales hiperbólicos.

Definición 2.9. Si todos los valores propios de la matriz A del sistema 2.1 tienen parte real negativa (positiva) entonces el origen es un **sumidero** (pozo) para el sistema 2.1.

En el ejemplo 2.2 y el ejemplo 2.3 el origen no es ni sumidero ni pozo. Este tipo de puntos se llaman punto silla y se definirá en la siguiente subsección.

2.1.2. Dinámica no lineal

Para modelar la dinámica de poblaciones ocupamos ecuaciones de la forma (2.3), sin embargo en este apartado se supondrá que f(x) es una función no lineal, por lo que su estudio será de manera local.

Primero daremos algunos resultados de análisis matemático, los cuales nos ayudan a caracterizar la matriz jacobina de tal forma que podamos estudiar el sistema no lineal cerca de sus puntos de equilibrio.

Los resultados de este apartado se ejemplificarán en los siguientes capítulos.

Definición 2.10. La función, $f : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, es diferenciable en x_0 , con $x_0 \in \mathbb{R}^n$. Si existe una transformación lineal, $Df(x_0) \in L(\mathbb{R}^n)$, que satisface:

$$\lim_{\|h\| \to 0} \frac{f(x_0 + h) - f(x_0) - Df(x_0)h}{\|h\|} = 0.$$

La transformación lineal $Df(x_0)$ es llamada **diferencial** de f en x_0 .

Teorema 2.6. Si $f : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ es diferenciable en x_0 , entonces las derivadas parciales $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$, con i, j = 1, ..., n, todas existen en x_0 y para todo $x \in \mathbb{R}^n$,

$$Df(x_0)x = \sum_{j=1}^n \frac{\partial f}{\partial x_j}(x_0)x_j.$$

Si f es diferenciable, la diferencial Df está dada por la matriz jacobiana de $n \times n$

$$Df = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_j}\right].$$

Definición 2.11. Sean $V_1 \ y \ V_2$ dos espacios lineal normados con sus respectivas normas $\|\cdot\|_1 \ y \|\cdot\|_2$, decimos que $f: V_1 \to V_2$ es **continua en x_0**, con $x_0 \in V_1$, si para todo $\epsilon > 0$ existe $\delta > 0$ tal que si $x \in V_2 \ y$

$$|| x - x_0 ||_1 < \delta \text{ implica que } || f(x) - f(x_0) ||_2 < \epsilon.$$

Se dice que f es continua en E, con $E \subset V_1$ si es continua en cada punto $x \in E$.

Definición 2.12. Sea $f: E \to \mathbb{R}^n$ diferenciable en E, se dice que $f \in C^1(E)$ si la diferencial $Df: E \to L(\mathbb{R}^n)$ es continua en E.

Teorema 2.7. Supóngase que E es un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n y que $f : E \to \mathbb{R}^n$, se tiene que $f \in C^1(E)$ si y sólo si las derivadas parciales $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ i, j = 1, ..., n existen y son continuas en E.

Las siguientes definiciones son de ayuda para el estudio cualitativo de los sitemas de ecuaciones diferenciales.

Definición 2.13. Un punto $\bar{x} \in \mathbb{R}^n$ es un **punto de equilibrio** de x' = f(x) si $f(\bar{x}) = 0$.

Definición 2.14. Un punto de equilibrio \bar{x} es hiperbólico si todos los valores propios de la matriz $Df_{\bar{x}}$ tienen parte real distinta de cero.

Definición 2.15. Un punto de equilibrio \bar{x} de x' = f(x) se llama:

- 1. Sumidero o pozo, si todos los valores propios de la matriz $Df_{\bar{x}}$ tiene parte real negativa.
- 2. Fuente, si todos los valores propios tienen parte real positiva.
- 3. Silla, si es un punto de equilibrio hiperbólico y $Df_{\bar{x}}$ tiene al menos un valor propio con parte real negativa y al menos un valor propio positivo.

El estudio de los puntos de equilibrios juega un papel central en las ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones. Sin embargo, un punto de equilibrio debe satisfacer un cierto criterio de estabilidad.

Definición 2.16. Sea $\bar{x} \in \mathbb{R}^n$, un punto de equilibrio de la ecuación diferencial (2.3), \bar{x} es un **equilibrio estable** si para todo $\epsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que para todo $x \in B_{\delta}(x_0)$ y $t \ge 0$ se tiene que $x(t) \in B_{\epsilon}(x_0)$, \bar{x} es un **equilibrio inestable** si no es estable.

Definición 2.17. Sea \bar{x} un punto de equilibrio de la ecuación diferencial (2.3), se dice que \bar{x} es asintóticamente estable, si es estable y

$$\lim_{t \to \infty} x(t) = \bar{x}.$$

Dado que deseamos conocer la estabilidad de un punto de equilibrio, debemos entender que es lo que sucede cerca de este equilibrio, para esto observemos que si \bar{x} es un punto de equilibrio del sistema (2.3) y definiendo $x = \bar{x} + y$, entonces la variable $y = x - \bar{x}$ denota pequeñas perturbaciones en el punto fijo. Luego por expansión de Taylor junto de \bar{x} obtenemos que:

$$y' = x' = f(\bar{x} + y) = f(\bar{x}) + Df_{\bar{x}}y + O(||y^2||).$$

Finalmente, como \bar{x} es un punto de equilibrio deducimos que:

$$y' = Df_{\bar{x}}y + O(||y^2||).$$
(2.8)

La ecuación (2.8) describe el comportamiento de las soluciones cerca de \bar{x} , por lo que parece razonable el estudio del sistema lineal asociado

$$y' = Df_{\bar{x}}y. \tag{2.9}$$

Por lo tanto, la cuestión de estabilidad de \bar{x} implica los siguientes pasos:

- 1. Determinar si la solución y = 0 de (2.9) es estable.
- 2. Mostrar que la estabilidad o inestabilidad de la solución y = 0 implica estabilidad o inestabilidad del sistema (2.3).

Observemos que para $y(0) = y_0$ las soluciones del sistema (2.9) está dada por

$$y(t) = e^{Df_{\bar{x}}} y_0. (2.10)$$

Así y(t) es asintóticamente estable si todos los valores propios de la matriz $Df_{\bar{x}}$ tienen parte real negativa. Este resultado se menciona en el siguiente teorema.

Teorema 2.8. Suponga que \bar{x} es un punto de equilibrio del sistema (2.3). Si todos los valores propios de $Df_{\bar{x}}$ tienen parte real negativa, entonces el punto de equilibrio \bar{x} del sistema no lineal (2.3) es asintóticamente estable.

Enunciaremos las siguientes definiciones de análisis matemático, las cuales son de ayuda para demostrar el teorema de Hartman-Grobman, este teorema responde la cuestión del paso 2.

Definición 2.18. Sea X un espacio métrico y A, B subconjuntos de X, un homeomorfismo, de A a B es una función, $h : A \to B$, continua e inyectiva tal que h^{-1} es continua.

En este caso diremos que $A ext{ y } B$ son homeomorfos o topológicamente equivalentes.

Definición 2.19. Dos sistemas autónomos de ecuaciones diferenciales como (2.3) y (2.9) son **topológicamente equivalentes** en una vecindad del origen si existe un

homeomorfismo H que mapea un conjunto abierto U que contiene al origen en un conjunto V que contiene al origen y H mapea las trayectorias de (2.3) en (2.9). Además, H debe preservar orientación, es decir, si una trayectoria va de x_1 a x_2 en U entonces el mapeo de la trayectoria en V debe ir de $H(x_1)$ a $H(x_2)$. Si el homeomorfismo preserva parametrizaciones entonces los sistemas (2.3) y (2.9) son **topológicamente conjugados**.

El siguiente teorema muestra que cerca de un punto de equilibrio hiperbólico \bar{x} , el sistema (2.3) tiene la misma estructura cualitativa que el sistema (2.9).

Teorema 2.9. (Teorema de Hartman-Grobman) Sea O un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n que contiene el origen, sea $F \in C^1(0)$ y $\phi(t)$ el flujo del sistema no lineal (2.3). Supóngase que F(0) = 0 y que la matriz A = DF(0) no tiene valores con parte real cero. Si existe un homemorfismo H de un conjunto U que contiene al origen a un conjunto V que contiene al origen tal que para cada $x_0 \in U$ existe un intervalo $I_0 \subset \mathbb{R}$ que contiene al cero tal que,

$$H\phi_t(x_0) = e^{At}H(x_0),$$

para todo $t \in I_0$, es decir, U y V son topológicamente conjugados, entonces un punto de equilibrio hiperbólico de (2.3) es o bien asintóticamente estable o inestable.

Así al estudiar el sistema lineal (2.9) cerca de un punto de equilibrio, podemos obtener resultados para el sistema (2.3).

Una vez estudiado localmente a un punto de equilibrio, nos interesa conocer su comportamiento de forma global, para esto existen diversos métodos de estudio, uno de ellos es mediante funciones de Liapunov, estas funciones aseguran los comportamientos globales de los puntos de equilibrio mediante el siguiente teorema.

Teorema 2.10. Sea \bar{x} un punto de equilibrio del sistema (2.3) y $L : O \to \mathcal{R}$ una función diferenciable definida en el conjunto abierto O que contiene a \bar{x} . Si se cumple que:

a) $L(\bar{x}) = 0$ y L(x) > 0 para todo $x \neq \bar{x}$;

b) $L'(x) \leq 0$ para todo $x \in O - \bar{x}$.

Entonces \bar{x} es estable. Si además L satisface que:

c) L'(x) < 0 para todo $x \in O - \bar{x}$.

Entonces \bar{x} es asintóticamente estable.

Otra forma de estudiar los comportamientos globales de los puntos de equilibrio es mediante el criterio de Bendixon-Dulac. Empecemos definiendo las órbitas periódicas.

Definición 2.20. Un ciclo u órbita periódica de (2.3) es una curva solución cerrada de (2.3) que no es un punto de equilibrio.

Ahora definiremos los conjuntos $\omega - limite$ y $\alpha - limite$, para posteriormente definir los ciclos límites.

Definición 2.21. Sea $f \in C^1(E)$, donde E es un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n . Un punto $p \in E$ es un **punto** $\boldsymbol{\omega} - limite$ de la trayectoria $\phi(\cdot, x)$ del sistema (2.3), si existe una sucesión $t_n \to \infty$ tal que

$$\lim_{n \to \infty} \phi(t_n, x) = p.$$

Un punto $q \in E$ es un **punto** α - limite de la trayectoria $\phi(\cdot, x)$ del sistema (2.3), si existe una sucesión $t_n \to -\infty$ tal que

$$\lim_{n \to \infty} \phi(t_n, x) = q.$$

El conjunto de todos los puntos ω – limite es llamado conjunto ω – limite. El conjunto de todos los puntos α – limite es llamado conjunto α – limite.

Definición 2.22. Un ciclo límite, Γ , de un sistema dinámico es una órbita periódica de (2.3) que es también un conjunto ω – limite o un conjunto α – limite.

Los ciclos límites en la dinámica de poblaciones modelan fenómenos interesantes, sin embargo, nos interesa descartar la existencia de ciclos límites para asegurar la estabilidad global de un sistema de ecuaciones diferenciales. Debido a la particularidad del modelo que se propondrá en el capítulo 4 los siguientes resultados en \mathbb{R}^2 nos serán de utilidad.

Teorema 2.11. (El teorema de Poincaré-Bendixson para \mathbb{R}^2) Suponga que $f \in C^1(E)$, donde E es un subconjunto de \mathbb{R}^2 y que (2.3) tienen una trayectoria Γ con Γ^+ contenida en un subconjunto compacto F de E. Si (2.3) tiene solamente un número finito de puntos de equilibrio en F, entonces $\omega(\Gamma)$ es un punto de equilibrio, una órbita periódica o $\omega(\Gamma)$ consiste solo de un número finito de puntos críticos, P_1, P_2, \ldots, P_n , de (2.3) y un número finito de órbitas cuyos conjuntos α -limite y ω -limite pertenecen a $\{P_1, P_2, \ldots, P_n\}$.

Descartaremos órbitas periódicas mediante el siguiente criterio

Teorema 2.12. (Criterio de Dulac) Dado $f \in C^1(E)$, donde E es una región simplemente conexa de \mathbb{R}^2 . Si existe una función $B \in C^1(E)$ tal que $\nabla \cdot (Bf)$ no es idénticamente cero y no cambia de signo en E, entonces el sistema (2.3) asociado a f no tiene órbita periódicas.

El criterio de Dulac en conjunto con el siguiente teorema (véase [18]) nos aseguran la estabilidad global del sistema (2.3).

Teorema 2.13. Sea (\bar{x}, \bar{y}) un punto de equilibrio $y \phi_t(x, y)$ una solución para el sistema (2.3). Suponga que $\nabla \cdot (Bf) \neq 0 \in E \subset \mathbb{R}^2$ y que ω – limite es no vacío, entonces

$$\lim_{t \to \infty} \phi_t(x, y) = (\bar{x}, \bar{y}).$$

El análisis de las curvas ceroclinas es una herramienta muy útil para analizar sistemas de ecuaciones diferenciables no lineales. En [13] se explica como sigue.

Definición 2.23. Para un sistema de la forma

$$\begin{aligned} x_1' &= f_1(x_1, \dots, x_n), \\ &\vdots \\ x_n' &= f_n(x_1, \dots, x_n), \end{aligned}$$

la x_j -ceroclina es el conjunto de puntos donde x'_j se anula, así que la x_j -ceroclina es el conjunto de puntos determinados al hacer $f_j(x_1, \ldots, x_n) = 0$.

En el caso n = 2

$$x_1' = f_1(x_1, x_2),$$

$$x_2' = f_2(x_1, x_2).$$

Sobre la x_1 -ceroclina, tenemos que $x'_1 = 0$, por lo que los campos vectoriales apuntan hacia arriba o hacia abajo, y estos son los únicos puntos en los que esto sucede. Por lo que la x_1 -ceroclina divide a \mathbb{R}^2 en regiones donde los campos vectoriales apuntan, ya sea a la izquierda o a la derecha. Similarmente, la x_2 -ceroclina, divide a \mathbb{R}^2 en regiones donde el campo vectorial apunta ya sea arriba o abajo. La intersección de las ceroclinas produce los puntos de equilibrio. En cualquiera de las regiones entre las ceroclinas, el campo vectorial no es ni vertical ni horizontal, por lo que debe apuntar en una de las cuatro direcciones: noreste, noroeste, sureste o suroeste.

Capítulo 3

Algunos modelos clásicos en dinámica de poblaciones

En los mismos ríos entramos y no entramos, pues somos y no somos los mismos Heráclito de Éfeso

Siguiendo un orden histórico, en este capítulo debatiremos modelos que se han propuesto para el estudio de las poblaciones. El estudio de los primeros dos modelos pueden encontrarse en [4], mientras que el estudio del tercer modelo lo podemos encontrar en [19]. Cabe aclarar que el estudio de una población parece imposible ser descrita por una ecuación diferencial ordinaria, ya que el número de individuos se mide por números enteros, así el tamaño de una población no puede ser expresada en términos de una ecuación diferencial con respecto al tiempo. Sin embargo, dado que las poblaciones son muy grandes e incrementa de uno en uno, se tiene que el cambio es muy pequeño comparado al tamaño de la población, por lo que puede abordarse su estudio con EDO's.

3.1. Modelo de Malthus

Malthus [17] propone lo que hoy conocemos como modelo de Malthus o ley de Malthus, en el cual modela el crecimiento de una población de forma exponencial. Debido a que afirmaba que el incremento de individuos estaba regido por una progresión geométrica, este modelo es funcional solo si la población inicial es pequeña. Denotemos por x(t) la población de una especie dada en el tiempo t y representemos por r a la tasa de nacimiento per cápita. Si esta población está aislada, es decir, si no existe migración o inmigración, entonces podemos describir su dinámica mediante

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t), \tag{3.1}$$

si suponemos a r constante, es decir, que no depende ni del tiempo ni de la población, entonces la ecuación (3.1) se conoce como la ley de Malthus para el crecimiento de una población. Se puede verificar con facilidad que la ley de Malthus cumple con el teorema de existencia y unicidad.

Supongamos que la población de una especie dada es x_0 en el tiempo t_0 , entonces se satisface el siguiente problema de valor inicial

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t),$$

$$x(t_0) = x_0,$$
(3.2)

cuya solución es:

$$x(t) = x_0 e^{r(t-t_0)}.$$

Ejemplo 3.1. Según el Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) [12] la población de México en el año 1960 era de 34923129 habitantes y en 1970 era de 48225238, en [4] se hace mención de que la población humana aumento con una tasa promedio de 2% anual durante el periodo 1960 – 1970. Si hacemos $x_0 = 34923129$, $t_0 = 1960$ y r = 0.02 obtendremos, que la solución al PVI (3.2) es:

$$x(t) = (34923129)e^{0.02(t-1965)},$$

al sustituir t = 1970 tenemos que x(t) = 42655206, podemos observar que el resultado del modelo no dista demasiado de los datos reales. La población de México en el año 2015 según el INEGI es de 119938473, bajo las mismas condiciones obtenemos que x(t) = 104914877, lo cual difiere con los datos reales de 15023595 habitantes. Esto nos indica que la precisión del modelo disminuye cuando los periodos de tiempo son prolongados o cuando la población es demasiado grande.

El siguiente modelo agrega un término de competencia que frena el crecimiento exponencial.

3.2. Modelo logístico

Cuando las poblaciones son demasiado grandes, el crecimiento exponencial no puede ser preciso, esto se debe a que no se toma en cuenta la competencia entre los individuos ya sea por espacio vital, recursos naturales o alimentos. Verhulst en 1837 dio a conocer el modelo logístico, el cual agrega un término de competencia a la ecuación (3.1). Una elección para este término es $-\mu x^2$, donde μ es el término de competencia intraespecífica, así la ecuación (3.1) es modificada a:

$$\frac{dx}{dt} = rx - \mu x^2,\tag{3.3}$$

y el PVI (3.2) se modifica a:

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx - \mu x^2,$$

$$x(t_0) = x_0,$$
(3.4)

la cual tiene como solución:

$$x(t) = \frac{rx_0}{\mu x_0 + (r - \mu x_0)e^{-r(t-t_0)}}.$$

Observemos que cuando $t \to \infty$ se tiene que $x(t) = \frac{r}{\mu}$, a este término se le conoce como capacidad de carga del ecosistema, notemos que independientemente de la condición inicial la población tiende al valor límite $\frac{r}{\mu}$.

Ejemplo 3.2. En 1964 Gause [10] realizó experimentos con el protozoario Paramecium Caudatun. El experimento consistió en colocar cinco ejemplares de Paramecium en un tuvo de ensayo con 0.5cm³ de nutrientes y se contó el numero de individuos durante seis días, se encontró que la población del protozoario crecía a una tasa de 230.9%, al cuarto día el tuvo de ensayo se saturó con 375 individuos. Si suponemos que la población de individuos crece de acuerdo a la ley logística, entonces r = 2.309 $y \ \mu = \frac{2.309}{375}$. Además, si suponemos que $x_0 = 5$ y $t_0 = 0$ obtendremos que la solución al PVI (3.4) es:

$$x(t) = \frac{2.309(5)}{\frac{2.309}{375}(5) + (2.309 - \frac{2.309}{375}(5))e^{-2.309t}} = \frac{375}{1 + 74e^{-2.309t}}$$



Figura 3.1: Curva logística de la población de *Paramecium*.

La figura 3.1 (véase [4]) muestra como crece la población de Paramecium, en ella podemos ver una curva en forma de "S", la cual es la característica de una curva logística. Además, se observa que a partir del cuarto día la población se vuelve constante, es decir, el modelo describe eficientemente al experimento realizado por Gause.

3.3. Modelo presa-depredador

En la década de los veinte Volterra [31] y Lokta [16] propusieron de forma independiente las ecuaciones que hoy conocemos como modelo Lokta-Volterra ó modelo presa-depredador. Lokta propuso sus ecuaciones mediante la observación de reacciones químicas, por otra parte, Volterra se inspiró en un problema sobre pesquería, dichas ecuaciones resultaron ser idénticas.

Para realizar el análisis sobre la dinámica poblacional en el modelo presa-depredador supondremos que existen una población de presas y una población de depredadores que habitan el mismo ecosistema y que estas poblaciones se rigen bajo las siguientes hipótesis:

- 1. La población de la presa es homogénea.
- 2. La población de la presa está aislada.
- 3. La población de la presa tiene suficiente recurso para vivir.
- 4. La población de depredadores es homogénea.
- 5. La población de depredadores está aislada.
- La población de depredadores depende exclusivamente de la presa para sobrevivir.
- 7. Solo se considera el cambio temporal.

Sean x(t) y y(t) las poblaciones de presa y depredador respectivamente al tiempo t, de las premisas podemos inferir lo siguiente:

- La hipótesis 7 nos indica que el estudio de la dinámica poblacional será mediante ecuaciones diferenciales ordinarias.
- Las hipótesis 1 y 4 nos dicen que las poblaciones se encuentran distribuidas en el ecosistema de forma homogénea.
- Las hipótesis 2 y 5 sugiere que no pueden existir inmigración o emigración de ambas poblaciones del ecosistema.
- La hipótesis 3 plantea un crecimiento exponencial en ausencia del depredador.

• La hipótesis 6 plantea un decrecimiento exponencial en ausencia de la presa.

Un modelo donde se carece de interacciones entre las especies esta dado por

$$\begin{aligned} x'(t) &= ax(t), \\ y'(t) &= -by(t). \end{aligned} \tag{3.5}$$

El parámetro a representa la tasa de nacimiento per cápita de la presa y b la tasa de mortalidad del depredador, además se supone que a, b > 0.

Dado que las poblaciones de presa y depredador habitan en un mismo ecosistema se tiene que el sistema (3.5) no modela la interacción entre estas especies. Podemos modelar la interacción entre las especies agregando los términos cx(t)y(t) y dx(t)y(t)al sistema (3.5). El parámetro c es el éxito en la caza del depredador, que afecta a la presa. Similarmente, el parámetro d es el éxito en la casa del depredador que lo beneficia al depredador. Considerando estos términos obtenemos las siguientes ecuaciones

$$x'(t) = ax(t) - cx(t)y(t),$$

$$y'(t) = -by(t) + dx(t)y(t).$$
(3.6)

 $\operatorname{con}\,a,b,c,d>0.$

El sistema (3.6) se conocen como modelo presa-depredador, para simplificar los siguientes cálculos, escribiremos el sistema (3.6) de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} x' &= ax - cxy, \\ y' &= -by + dxy. \end{aligned} \tag{3.7}$$

Análisis de estabilidad del modelo presa-depredador

Primero obtendremos los puntos de equilibrio del sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (3.7) los cuales están dados por:

$$\bar{x}_1 = \begin{pmatrix} 0\\ 0 \end{pmatrix}$$
 y $\bar{x}_2 = \begin{pmatrix} \frac{b}{d}\\ \frac{a}{c} \end{pmatrix}$.

la matriz jacobiana está dada por:

$$DFx = \begin{pmatrix} a - cy & -cx \\ dy & -b + dx \end{pmatrix},$$

al evaluar la matriz jacobiana en los puntos de equilibrio obtenemos que

$$DF\bar{x}_1 = \begin{pmatrix} a & 0\\ 0 & -b \end{pmatrix}$$

У

$$DF\bar{x}_2 = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{cb}{d} \\ \frac{ad}{c} & 0 \end{pmatrix}.$$

Esto nos indica que el punto de equilibrio \bar{x}_1 es un punto hiperbólico, más aún \bar{x}_1 es un punto silla.

Diagonalizando $DF\bar{x}_2$ obtenemos que los valores propios están dados por

$$\lambda_1 = \sqrt{abi},$$
$$\lambda_2 = -\sqrt{abi},$$

esto nos indica que el punto de equilibrio no es hiperbólico, en consecuencia, debemos proceder de otra forma para mostrar su estabilidad.

Para demostrar la estabilidad del punto no hiperbólico $\bar{x_2}$ ocuparemos la teoría de Liapunov utilizando el teorema 2.10.

Sea $V:\mathbb{R}\times\mathbb{R}\to\mathbb{R}$ una función tal que

$$V(x,y) = d\left(x - \frac{b}{d} - \frac{b}{d}\ln\frac{dx}{b}\right) + c\left(y - \frac{a}{c} - \frac{a}{c}\ln\frac{cy}{a}\right).$$

Veamos que cumple las condiciones del teorema 2.10, notemos que

$$V\left(\frac{b}{d}, \frac{a}{c}\right) = d\left(\frac{b}{d} - \frac{b}{d} - \frac{b}{d}\ln\frac{d\left(\frac{b}{d}\right)}{b}\right) + c\left(\frac{a}{c} - \frac{a}{c} - \frac{a}{c}\ln\frac{c\left(\frac{a}{c}\right)}{a}\right)$$
$$= d\left(\frac{b}{d} - \frac{b}{d} - \frac{b}{d}\ln 1\right) + c\left(\frac{a}{c} - \frac{a}{c} - \frac{a}{c}\ln 1\right)$$
$$= d\left(\frac{b}{d} - \frac{b}{d}\right) + c\left(\frac{a}{c} - \frac{a}{c}\right)$$
$$= 0.$$

Para demostrar que V(x) > 0 para todo $x \neq \bar{x}_2$, veamos que \bar{x}_2 es un mínimo de la función V. Para esto debemos comprobar que la matriz hessiana, H(V), de V es definida positiva, es decir, $x^t H(V)x > 0$ para todo $x \in \mathbb{R}^n \setminus \{0\}$. La matriz hessiana de V está dada por:

$$H(V) = \begin{pmatrix} \frac{b}{x^2} & 0\\ 0 & \frac{a}{y^2} \end{pmatrix},$$

luego tenemos que

$$H\left(V\left(\frac{b}{d},\frac{a}{c}\right)\right) = \begin{pmatrix} \frac{d^2}{b} & 0\\ 0 & \frac{c^2}{a} \end{pmatrix}.$$

Sea $(x, y)^t \in \mathbb{R}^2$ obtenemos:

$$x^{t}H\left(V\left(\frac{b}{d},\frac{a}{c}\right)\right)x = (x,y)\begin{pmatrix}\frac{d^{2}}{b} & 0\\ 0 & \frac{c^{2}}{a}\end{pmatrix}\begin{pmatrix}x\\y\end{pmatrix} = \frac{x^{2}d^{2}}{b} + \frac{y^{2}c^{2}}{a} > 0.$$

Por lo tanto, se cumple la condición a) del teorema 2.10. Ahora notemos que:

$$V' = \frac{\partial V}{\partial x}x' + \frac{\partial V}{y}y'$$
$$= \left(d - \frac{b}{x}\right)x' + \left(c - \frac{a}{y}\right)y'.$$

Evaluando en $\bar{x_2}$ obtenemos que:

$$V'\left(\frac{b}{d},\frac{a}{c}\right) = \left(d - \frac{b}{\frac{b}{d}}\right)x' + \left(c - \frac{a}{\frac{a}{c}}\right)y' = (d - d)x' + (c - c)y' = 0.$$

Por lo tanto, se cumple la condición b) del teorema 2.10. Así $\bar{x_2}$ es un punto de equilibrio estable. Dado que $DF\bar{x_2}$ tiene valores propios imaginarios puros se concluye que $\bar{x_2}$ es un centro.

Análisis de ceroclinas del modelo depredador-presa

Para el sistema (3.7) tenemos que las x-ceroclina se obtiene cuando ax - cxy = 0, es decir, cuando x = 0 ó $y = \frac{a}{c}$. Por otra parte, las y-ceroclina se obtiene cuando -by + dx = 0 es decir cuando $x = \frac{b}{d}$ ó y = 0. En la figura 3.2 mediante el uso del software matemático wxMaxima, se presenta el diagrama fase del modelo presa depredador en el cual podemos apreciar: los puntos de equilibrio $\bar{x_1} y \bar{x_2}$, las ceroclinas y algunas órbitas que muestran que en efecto el punto de equilibrio $\bar{x_2}$ es un centro.



Figura 3.2: Diagrama fase con parámetros a = 20, b = 12, c = 4 y d = 4.

Capítulo 4

Formulación del modelo matemático

Nada en este mundo debe ser temido... solo entendido. Ahora es el momento de comprender más, para que podamos temer menos. Marie Curie

Tomando como base un modelo matemático para la polinización planteado por Vazquéz [32], en el cual involucran parámetros que miden: el engaño, el beneficio que ofrece la planta y los efectos sobre el aprendizaje del insecto. Propondremos un modelo matemático, que describa la interacción de dos grupos de una especie de plantas y una población de insectos. El primer grupo tiene una relación mutualismo con los insectos mientras que el segundo se encuentra en una relación tipo parasitismo. Los ingredientes principales del modelo serán: el engaño de la planta al insecto, el aprendizaje del insecto después de varias visitas fallidas, el costo biológico que sufre el insecto al ser engañado y el costo biológico que sufre la planta por producir recompensa.

4.1. Un modelo matemático para la polinización

En el capítulo 4 de su tesis doctoral (véase [32]), Vázquez propone un modelo matemático para la interacción entre plantas y sus polinizadores. Considera la interacción de dos especies, una población de plantas y una población de insectos. La población de plantas se divide en dos grupos: el primero en relación mutualismo con el insecto y el segundo en una interacción de parasitismo. Al primer grupo se le denota por $x_1(t)$, al segundo grupo se le denota por $x_2(t)$ y a la población de insectos por $x_3(t)$ para todo tiempo t no negativo.

Las principales hipótesis del modelo son:

- La población de plantas depende exclusivamente del insecto para la propagación de su polen.
- 2. La competencia intraespecífica entre las plantas es intensa comparada con la tasa de muerte natural.
- En ausencia de la planta, la población de los insectos tiene un crecimiento logístico.
- Los polinizadores perciben el número de visitas fallidas a las plantas y en consecuencia ajustan su compartamiento.

Bajo estas hipótesis Vázquez plantea el siguiente modelo

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= -\mu x_1(x_1 + x_2) + \frac{a(1 - \sigma)x_3(x_1 + x_2)}{1 + \alpha x_1 + \beta(x_2) + \gamma x_3}, \\ \frac{dx_2}{dt} &= -\mu x_2(x_1 + x_2) + \frac{a\sigma x_3(x_1 + x_2)}{1 + \alpha x_1 + \beta(x_2) + \gamma x_3}, \\ \frac{dx_3}{dt} &= x_3(r_3 - \mu_3 x_3) + \frac{bx_1 x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta(x_2) + \gamma x_3} - \frac{cx_2 x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta(x_2) + \gamma x_3}. \end{aligned}$$

En la siguiente tabla se especifica el significado de cada parámetro.

| μ | Tasa de competencia intraespecífica entre plantas. |
|------------|---|
| a | Eficacia de las plantas en la interacción planta-polinizador. |
| σ | Fracción de nuevos descendientes que pasan a ser de x_2 . |
| α | Medida de cuántas plantas un insecto puede visitar efectivamente. |
| $\beta(x)$ | Reacción del polinizador al engaño de la planta. |
| γ | Modela alguna forma de comunicación intraespecifíca entre polinizado- |
| | res para indicar que la planta ha sido visitada. |
| b | Beneficio biológico que el insecto obtiene de la planta x_1 . |
| С | Costo biológico que sufre el polinizador por parte de x_2 |
| | |

Podemos ver que la hipótesis 1 del modelo se describe mediante los términos

$$-\mu x_1(x_1+x_2)$$

у

$$-\mu x_2(x_1+x_2),$$

lo cual es interesante, ya que al desarrollar el término $\mu x_1(x_1+x_2) = \mu x_1 x_1 + \mu x_1 x_2$ nos indica que las plantas que ofrecen recompensa compiten tanto con platas que ofrecen recompensa como con plantas que no lo hacen, de hecho, no podría ser de otro forma ya que la hipótesis 2 afirma que la competencia es intensa. Una interpretación similar se da al término $\mu x_2(x_1 + x_2) = \mu x_2 x_1 + \mu x_2 x_2$.

La hipótesis 4 queda descrita por el término

$$x_3(r_3 - \mu_3 x_3)$$

al desarrollar este término obtenemos que $x_3(r_3 - \mu_3 x_3) = r_3 x_3 - \mu_3 x_3^2$, el cual es una forma clásica de modelar el crecimiento logístico, además podemos apreciar que la capacidad de carga del ecosistema para los insectos está dado por $k_3 = \frac{r_3}{\mu_3}$.

Para modelar las interacciones entre las especies entre x_1 y x_3 se añaden dos factores, $a(1-\sigma)(x_1+x_2)x_3$ y $\frac{1}{1+\alpha x_1+\beta(x_2)+\gamma x_3}$. El primer factor se compone de $a(x_1+x_2)x_3$, el cual refleja el número de encuentros entre plantas e insectos y $(1-\sigma)$

que denota la fracción de nuevos descendientes de plantas que se integran a x_1 . El segundo factor refleja fenómenos de saturación, por ejemplo, el hecho de que las recompensas ofrecidas por las plantas son finitas y que los insectos solo pueden visitar un número finito de plantas. De manera similar se añaden los factores $a\sigma(x_1+x_2)x_3$ y $\frac{1}{1+\alpha x_1+\beta(x_2)+\gamma x_3}$ para las interacciones entre x_2 y x_3 aquí σ mide la fracción de nuevos descendientes de las plantas que pasan a ser parte de x_2 .

La dinámica del insecto queda completamente determinada al agregar dos sumando, el primero $\frac{bx_1x_3}{1+\alpha x_1+\beta(x_2)+\gamma x_3}$ y $-\frac{cx_2x_3}{1+\alpha x_1+\beta(x_2)+\gamma x_3}$, el primer sumando denota la relación mutualismo y el segundo la relación tipo parasitismo.



Figura 4.1: Órbitas periódicas para: (a) $\beta(x_2) = 0$, (b) $\beta(x_2) = 0, 1x_2$, (c) $\beta \frac{2x_2^2}{3+5x_2^2}$ y (d) $\beta(x_2) = \frac{2x_2^3}{1+3x_2^3}$.

Definiendo a $C = c\sigma - b(1 - \sigma)$, Vázquez demuestra que si C < 0, se garantiza la existencia de un único equilibrio que es globalmente estable, en este caso la relación mutualismo predomina sobre la relación parasitismo. Por otra parte, si C > 0 se garantiza la existencia de un único punto de equilibrio para valores pequeños de C. En este caso la relación parasitismo predomina sobre la relación mutualismo. Si C > 0 se y C es suficientemente grande, el sistema empieza a oscilar al rededor del nivel de

equilibrio poniendo en peligro la sobrevivencia de las especies. También se muestra que si C es aún mayor, aparecen soluciones periódicas.

La figura 4.1 (figura tomada de [32]), nos muestra algunas simulaciones numéricas para distintas funciones β , en ella se aprecian la existencia de órbitas periódicas.

4.2. Construcción de un nuevo modelo matemático para la polinización

Tomando de base el modelo presentado en la sección 4.1, propondremos un nuevo modelo matemático que describa la interacción entre una especie de plantas y sus polinizadores, suponiendo que existen factores como aprendizaje, engaño y un costo biológico por la producción de recompensas por parte de las plantas.

4.2.1. Hipótesis del modelo

Primero consideremos la interacción entre una población de plantas y una población de insectos. La población de plantas se divide en dos grupos: el primero en relación mutualismo con el insecto y el segundo en una interacción tipo parasitismo. Además, se supone que las especies tienen fuentes alternativas para conseguir alimento o factores que ayuden a aumentar su población.

Consideraremos que existe un costo biológico que afecta a la dinámica del primer grupo de plantas el cual es causado por la producción de polen o néctar, en adición se propone que los insectos tienen la capacidad de aprender y ajustar su comportamiento de acuerdo a su aprendizaje.

En resumen nuestro, modelo esta regido por las siguientes hipótesis:

- 1. El primer grupo de plantas tiene una relación mutualista con los insectos.
- 2. Existe un costo biológico que afecta a la dinámica de poblaciones, el cual es causado por la producción de polen o néctar.

- El segundo grupo de plantas tiene una relación de tipo parasitismo con los insectos.
- Los insectos perciben el número de inspecciones infructuosas y en consecuencia ajustan su comportamiento.
- 5. Ambas especies tienen un crecimiento logístico.

4.2.2. Construcción del modelo

En ausencia de insectos, de la hipótesis 5 modelaremos el crecimiento logístico mediante las siguientes ecuaciones, para x_1 tenemos

$$\frac{dx_1}{dt} = r_1(x_1 + x_2) - \mu_1(x_1 + x_2)^2 \tag{4.1}$$

donde r_1 es la tasa de nacimiento per cápita del primer grupo de plantas y μ_1 su tasa de competencia intraespecífica. Al desarrollar el término obtenemos que

$$r_1(x_1 + x_2) - \mu_1(x_1 + x_2)^2 = r_1x_1 + r_1x_2 - \mu_1x_1^2 - 2\mu_1x_1x_2 - \mu_1x_2^2,$$

observemos que la expresión $r_1x_1+r_1x_2$ nos indica que tanto el primer y segundo grupo de plantas pueden tener descendencia a individuos del primer grupo de plantas. La expresión, $-\mu_1x_1^2 - 2\mu_1x_1x_2 - \mu_1x_2^2$, nos dice que un individuo del primer grupo de plantas compite con los individuos del primer y segundo grupo de la especie de planta, dado que las plantas del segundo grupo pueden tener como descendientes a plantas del primer grupo, la competencia entre las plantas que no ofrecen recompensa afectará a la dinámica del grupo de plantas en relación mutualismo con los insectos. De manera similar para x_2 modelamos su crecimiento logístico mediante

$$\frac{dx_2}{dt} = r_2(x_1 + x_2) - \mu_2(x_1 + x_2)^2, \qquad (4.2)$$

donde r_2 es la tasa de nacimiento percápita del primer grupo de plantas y μ_2 su tasa de competencia intraespecífica. La interpretación de los términos $r_2(x_1+x_2)-\mu_2(x_1+x_2)^2$

es análoga al que se hizo para para x_1 , es importante observar que nuestro modelo supone que los dos grupos que conforman a la especie de plantas poseen distintas tasas de nacimiento y competencia.

Para x_3 , modelamos el crecimiento logístico mediante

$$r_3 x_3 - \mu_3 x_3^2, \tag{4.3}$$

donde r_3 es la tasa de nacimiento per cápita de los insectos y μ_3 la tasa de competencia intraespecífica.

La interacción entre el primer grupo de plantas y los insectos la modelaremos añadiendo a 4.1 el término $\frac{(1-\sigma)ax_1x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3}$, el cual está conformado por dos factores. El primer factor, $(1 - \sigma)ax_1x_3$, esta compuesto por ax_1x_3 el cual refleja el número de encuentros efectivos entre el primer grupo de plantas y los insectos, es decir, los encuentros que aumentan la población del primer grupo de plantas, a es la tasa de encuentros efectivos entre planta e insectos y $(1 - \sigma)$ mide la fracción de nuevos descendientes de las plantas del primer grupo. El segundo factor, $\frac{1}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3}$, modela fenómenos de saturación, estos fenómenos aparecen debido a que la recompensa que ofrecen la plantas es finita y que los insectos solo pueden visitar un número finito de planta. El denominador de esta fracción se compone por: α ; el cual mide la capacidad del insecto de visitar la primera clase de plantas, β ; el cual mide el aprendizaje del insecto, esté parámetro está respaldado por la hipótesis 4 del modelo, γ ; mide la capacidad del insecto de visitar la segunda clase de plantas. De la hipótesis 2, se le añade a la ecuación 4.1 el término $-\epsilon x_1$, el parámetro ϵ determina el costo biológico que sufre el primer grupo de plantas, causado por la producción de polen o néctar, tal es el caso de la *papaya carica* como lo menciona Soberón en [26].

La interacción entre el segundo grupo de plantas se modelará añadiendo a la ecuación 4.2 el término, $\frac{\sigma a x_2 x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3}$, de manera similar a la dinámica del primer grupo de plantas el factor $\sigma a x_2 x_3$ está dividido por $a x_2 x_3$ la interacción efectiva entre el segundo grupo de plantas y los insectos, σ es la fracción de nuevos descendientes de las plantas del segundo grupo. El factor, $\frac{1}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3}$, modela fenómenos de

saturación.

Finalmente, de las hipótesis 1 y 2, las interacciones entre insectos y la especie de plantas se modelará añadiendo a la ecuación 4.3 los sumandos $\frac{bx_1x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3}$ y $-\frac{cx_2x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3}$, los términos bx_1x_3 y cx_2x_3 miden los encuentros entre los insectos y la primera y segunda clase de plantas, respectivamente. El primer término modela la interacción mutualismo, mientras que el segundo término modela la interacción tipo parasitismo, los parámetros b y c son las tasas de encuentros efectivos entre los insectos y el primer y segundo grupo de plantas, respectivamente.

Por lo tanto, bajo las hipótesis dadas, el modelo matemático para la interacción entre las plantas x_1 , x_2 y los insectos x_3 está dado por

$$\frac{dx_1}{dt} = r_1(x_1 + x_2) - \mu_1(x_1 + x_2)^2 + \frac{(1 - \sigma)ax_1x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3} - \epsilon x_1,
\frac{dx_2}{dt} = r_2(x_1 + x_2) - \mu_2(x_1 + x_2)^2 + \frac{\sigma ax_2x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3},
\frac{dx_3}{dt} = r_3x_3 - \mu_3x_3^2 + \frac{bx_1x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3} - \frac{cx_2x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3}.$$
(4.4)

Donde r_1 , μ_1 , σ , a, ϵ , r_2 , μ_2 , r_3 , μ_3 , b, c, α , β y γ son positivos. El modelo matemático (4.4) es un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales y para su estudio ocuparemos la teoría cualitativa de las ecuaciones diferenciales ordinarias.

Capítulo 5

Análisis del modelo

La estabilidad no es inmovilidad. Klemens Von Metternich

En este capítulo se demostrará que el modelo planteado en el capítulo anterior cumple con el teorema de existencia y unicidad de soluciones. Además, mediante un cambio de variable se reducirá el sistema de 3×3 a un sistema de 2×2 . En el sistema reducido, se mostrará la existencia de un conjunto positivamente invariante y se analizará la estabilidad local y global del sistema, mostrando que bajo ciertas condiciones existe coexistencia entre las plantas y su polinizador.

5.1. Teorema de existencia y unicidad de soluciones para el modelo

Dado cualquier modelo matemático es muy importante ver que cumpla con las condiciones del teorema 2.4 (para asegurar la existencia y unicidad de un PVI), el cual involucra una condición inicial y la dependencia de los parámetros. Para ello observemos que su hipótesis principal nos dice que el sistema debe ser de clase C^1 . El teorema 2.7 nos asegura que nuestro sistema es de clase C^1 si y sólo si las derivadas parciales existen y son continuas, por lo tanto, es necesario calcular las derivadas parciales del sistema (4.4), considerando tanto las variables como los parámetros. Para ello ocupemos la notación (2.3).

 Sean

$$f_1(x_1, x_2, x_3) = r_1(x_1 + x_2) - \mu_1(x_1 + x_2)^2 + \frac{(1 - \sigma)ax_1x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3} - \epsilon x_1,$$

$$f_2(x_1, x_2, x_3) = r_2(x_1 + x_2) - \mu_2(x_1 + x_2)^2 + \frac{\sigma ax_2x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3},$$

$$f_3(x_1, x_2, x_3) = r_3x_3 - \mu_3x_3^2 + \frac{bx_1x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3} - \frac{cx_2x_3}{1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3}.$$

Así $f(x_1, x_2, x_3) = (f_1(x_1, x_2, x_3), f_2(x_1, x_2, x_3), f_3(x_1x_2, x_3)).$

Teorema 5.1. El sistema (4.4) cumple con el teorema 2.4 sobre \mathbb{R}^3 .

Demostración:

Las derivadas parciales del sistema respecto a las variables y los parámetros están dadas por:

$$\begin{array}{l} \bullet \ \frac{\partial f_1}{\partial x_1} = r_1 - 2\mu_1(x_1 + x_2) + \frac{a(1-\sigma)(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)x_3 - a\alpha(1-\sigma)x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} - \epsilon \\ \bullet \ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} = r_2 - 2\mu_2(x_1 + x_2) - \frac{a\alpha\sigma x_2x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \bullet \ \frac{\partial f_3}{\partial x_1} = \frac{b(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)x_3 - b\alpha x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} + \frac{\alpha\alpha x_2x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \bullet \ \frac{\partial f_1}{\partial x_2} = r_1 - 2\mu_2(x_1 + x_2) - \frac{a\beta(1-\sigma)x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \bullet \ \frac{\partial f_2}{\partial x_2} = r_2 - 2\mu_2(x_1 + x_2) + \frac{a\sigma(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)x_3 - a\sigma\beta x_2x_3}{(1\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \bullet \ \frac{\partial f_3}{\partial x_2} = -\frac{b\beta x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} - \frac{c(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)-c\beta x_2x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \bullet \ \frac{\partial f_1}{\partial x_3} = \frac{a(1-\sigma)(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)x_1 - a(1-\sigma)\gamma x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \bullet \ \frac{\partial f_2}{\partial x_3} = r_3 - 2\mu_3 x_3 + \frac{b(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)x_1 - b\gamma x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} + \frac{c(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)x_2 - c\gamma x_2x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \end{array}$$

•
$$\frac{\partial f_1}{\partial r_1} = x_1 + x_2$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial r_1} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_3}{\partial r_1} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_1}{\partial r_2} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial r_2} = x_1 + x_2$$

•
$$\frac{\partial f_3}{\partial r_2} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_1}{\partial r_3} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial r_3} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial r_3} = x_3$$

•
$$\frac{\partial f_1}{\partial \mu_1} = -(x_1 + x_2)^2$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_1} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_1} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_2} = -(x_1 + x_2)^2$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_2} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_2} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_3}{\partial \mu_2} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_3}{\partial \mu_2} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_1}{\partial \mu_3} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_3} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_2}{\partial \mu_3} = 0$$

•
$$\frac{\partial f_3}{\partial \mu_3} x_3^2$$

$$\begin{array}{l} \begin{array}{l} \begin{array}{l} \displaystyle \frac{\partial f_1}{\partial a} = \frac{(1-\sigma)x_1x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial a} = \frac{\sigma x_1x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_3}{\partial a} = 0 \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_1}{\partial b} = 0 \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial b} = 0 \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_3}{\partial b} = \frac{x_1x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_1}{\partial c} = 0 \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial c} = 0 \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial c} = -\frac{x_2x_3}{1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_1}{\partial \alpha} = -\frac{a(1-\sigma)\alpha x_1x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial \alpha} = -\frac{a\sigma \alpha x_2 x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_3}{\partial \alpha} = -\frac{(bx_1-cx_2)\alpha x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial \beta} = -\frac{a\sigma \beta x_2 x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial \beta} = -\frac{a(1-\sigma)\beta x_1 x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial \beta} = -\frac{a(1-\sigma)\beta x_1 x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_3}{\partial \beta} = -\frac{(bx_1-cx_2)\beta x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_1}{\partial \gamma} = -\frac{a(1-\sigma)\gamma x_1 x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_2}{\partial \gamma} = -\frac{a\sigma \gamma x_2 x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \\ \displaystyle \frac{\partial f_3}{\partial \gamma} = -\frac{(bx_1-cx_2)\gamma x_3}{(1+\alpha x_1+\beta x_2+\gamma x_3)^2} \\ \end{array}$$

•
$$\frac{\partial f_1}{\partial \sigma} = -\frac{ax_1 x_3}{(1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3)^2}$$
 • $\frac{\partial f}{\partial \epsilon} = -x_1$
• $\frac{\partial f_2}{\partial \sigma} = \frac{ax_2 x_3}{(1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3)^2}$ • $\frac{\partial f}{\partial \epsilon} = 0$
• $\frac{\partial f_3}{\partial \sigma} = 0$ • $\frac{\partial f}{\partial \epsilon} = 0$

Observemos que todas las derivadas parciales calculadas son continuas, ya que son sumas y productos de funciones continuas, además el término $1 + \alpha x_1 + \beta x_2 + \gamma x_3$ es siempre positivo, por lo tanto, el sistema (4.4) cumple con el teorema de existencia y unicidad. Q.E.D.

5.2. Sistema reducido

Dado que σ es la proporción de plantas del segundo grupo y $x_1 + x_2$ es la densidad total de la especie de plantas, se cumple lo siguiente:

$$\sigma(x_1 + x_2) = x_2, \tag{5.1}$$

equivalentemente:

$$x_1 = \frac{1 - \sigma}{\sigma} x_2. \tag{5.2}$$

Al sustituir (5.2) en (4.4) obtenemos las siguientes ecuaciones:

$$x_{1}' = r_{1} \left(\frac{1-\sigma}{\sigma} + 1\right) x_{2} - \mu_{1} \left(\frac{1-\sigma}{\sigma} + 1\right)^{2} x_{2}^{2} + \frac{\frac{(1-\sigma)^{2}}{\sigma} a x_{2} x_{3}}{1 + \left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right) x_{2} + \gamma x_{3}} - \epsilon \frac{1-\sigma}{\sigma} x_{2},$$
(5.3)

$$x_{2}' = r_{2} \left(\frac{1-\sigma}{\sigma} + 1\right) x_{2} - \mu_{2} \left(\frac{1-\sigma}{\sigma} + 1\right)^{2} x_{2}^{2} + \frac{\sigma a x_{2} x_{3}}{1 + \left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right) x_{2} + \gamma x_{3}}, \tag{5.4}$$

$$x_{3}' = r_{3}x_{3} - \mu_{3}x_{3}^{2} + \frac{b\frac{1-\sigma}{\sigma}x_{2}x_{3}}{1 + \left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)x_{2} + \gamma x_{3}} - \frac{cx_{2}x_{3}}{1 + \left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)x_{2} + \gamma x_{3}}.$$
 (5.5)

Sumando (5.3) y (5.4) obtenemos:

$$x_1' + x_2' = \frac{1}{\sigma}(r_1 + r_2)x_2 - \frac{1}{\sigma^2}(\mu_1 + \mu_2)x_2^2 + \frac{\frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\sigma}ax_2x_3}{1 + (\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3} - \epsilon\frac{1-\sigma}{\sigma}x_2.$$
 (5.6)

Mediante (5.1) podemos deducir que:

$$x_1' + x_2' = \frac{1}{\sigma} x_2',\tag{5.7}$$

sustituyendo (5.7) en (5.6) tenemos la siguiente ecuación:

$$x_{2}' = (r_{1} + r_{2})x_{2} - \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}x_{2}^{2} + \frac{((1 - \sigma)^{2} + \sigma^{2})ax_{2}x_{3}}{1 + (\alpha\frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_{2} + \gamma x_{3}} - \epsilon(1 - \sigma)x_{2}.$$
 (5.8)

Las ecuaciones (5.5) y (5.8) conforman el sistema reducido:

$$\begin{aligned} x_2' &= (r_1 + r_2)x_2 - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}x_2^2 + \frac{((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)ax_2x_3}{1 + (\alpha\frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3} - \epsilon(1 - \sigma)x_2, \\ x_3' &= r_3x_3 - \mu_3x_3^2 + \frac{(b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c)x_2x_3}{1 + (\alpha\frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3}. \end{aligned}$$
(5.9)

Es fácil ver que el sistema 5.9 cumple con el teorema 2.4 ya que solo contiene sumas y productos de polinomios y el denominador de los cocientes no se indetermina. Por lo tanto, la mayor parte del análisis se harán sobre el modelo (5.9), para obtener resultados en el modelo (4.4) basta ocupar la ecuación (5.2), ya que de esta ecuación se relacionan x_1 y x_2 .

Mediante los siguientes cambios de variables, (Dada la importancia de estos renombramientos, nos referiremos a ellos como las sustituciones (5.2))

$$r = r_1 + r_2, \qquad E = \epsilon(1 - \sigma),$$

$$\mu = \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}, \qquad P = b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c,$$

$$S = ((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)a, \qquad B = \alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta,$$

nótese que r, μ, S, E, B son positivos. Así, el sistema (5.9) queda expresado como:

$$x_{2}' = (r - E)x_{2} - \mu x_{2}^{2} + \frac{Sx_{2}x_{3}}{1 + Bx_{2} + \gamma x_{3}},$$

$$x_{3}' = r_{3}x_{3} - \mu_{3}x_{3}^{2} + \frac{Px_{2}x_{3}}{1 + Bx_{2} + \gamma x_{3}}.$$
(5.10)

Estas ecuaciones nos facilitarán todos los cálculos, por lo tanto ocuparemos al

sistema (5.10) cuando sea conveniente.

5.3. Análisis de estabilidad del modelo

Empezaremos obteniendo los puntos de equilibrio del sistema (5.9). Sea $E(x_2^*, x_3^*)$ un punto de equilibrio de (5.9), si ambos, x_2^* y x_3^* son diferentes de cero, llamamos al equilibrio $E(x_2^*, x_3^*)$ no trivial, en otro caso lo llamamos trivial. Claramente el punto $E_0(0, 0)$ es un equilibrio trivial.

Si $x_2 = 0$ y $x_3 \neq 0$ obtendremos que $x'_3 = 0$ si y sólo si $0 = r_3 x_3 - \mu_3 x_3^2$, esto implica que $x_3 = \frac{r_3}{\mu_3}$, así obtenemos el equilibrio trivial $E_1(0, \frac{r_3}{\mu_3})$.

De manera similar, si $x_3 = 0$ y $x_2 \neq 0$ obtendremos que $x'_2 = 0$ si y sólo si $0 = (r_1 + r_2)x_2 - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}x_2^2 - \epsilon(1 - \sigma)x_2$, por lo cual $x_2 = \frac{\sigma[(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)]}{\mu_1 + \mu_2}$, luego el siguiente punto de equilibrio trivial es, $E_2(\frac{\sigma[(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)]}{\mu_1 + \mu_2}, 0)$.

Para encontrar el equilibrio no trivial, consideremos que $x_3 \neq 0$ y $x_2 \neq 0$, de la definición 2.13, tenemos que el sistema (5.9) queda como

$$0 = (r_1 + r_2) - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2 + \frac{((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)ax_3}{1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3} - \epsilon(1 - \sigma),$$

$$0 = r_3 - \mu_3 x_3 + \frac{(b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c)x_2}{1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3}.$$
(5.11)

El sistema (5.11) le llamaremos sistema de equilibrio. Equivalentemente mediante (5.10) el sistema de equilibrio queda como

$$0 = r - \mu x_2 + \frac{Sx_3}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} - E,$$

$$0 = r_3 - \mu_3 x_3 + \frac{Px_2}{1 + Bx_2 + \gamma x_3}.$$
(5.12)

Multiplicando las ecuaciones del sistema (5.12) por $1 + Bx_2 + \gamma x_3$ obtenemos:

$$0 = r(1 + Bx_2 + \gamma x_3) - \mu(1 + Bx_2 + \gamma x_3)x_2 + Sx_3 - E(1 + Bx_2 + \gamma x_3),$$

$$0 = r_3(1 + Bx_2 + \gamma x_3) - \mu_3(1 + Bx_2 + \gamma x_3)x_3 + Px_2(1 + Bx_2 + \gamma x_3).$$

Mediante manipulación algebraica llegamos a:

$$0 = (r - E) + [B(r - E) - \mu]x_2 + [(r - E)\gamma + S]x_3 - \mu\gamma x_2 x_3 - B\mu x_2^2,$$

$$0 = r_3 + [Br_3 + P]x_2 + [r_3\gamma - \mu_3]x_3 - B\mu_3 x_2 x_3 - \mu_3\gamma x_3^2.$$
(5.13)

Ocupando los siguientes renombramientos

$$c_{1} = r - E; \qquad c_{2} = r_{3};$$

$$l_{1} = B(r - E) - \mu; \qquad l_{3} = Br_{3} + P;$$

$$l_{2} = (r - E)\gamma + S; \qquad l_{4} = r_{3}\gamma - \mu_{3};$$

$$m_{1} = \mu\gamma; \qquad m_{2} = B\mu_{3};$$

$$n_{1} = B\mu; \qquad n_{2} = \mu_{3}\gamma.$$

El sistema (5.13) queda de la siguiente forma:

$$0 = c_1 + l_1 x_2 + l_2 x_3 - m_1 x_2 x_3 - n_1 x_2^2,$$

$$0 = c_2 + l_3 x_2 + l_4 x_3 - m_2 x_2 x_3 - n_2 x_3^2.$$

Despejando x_3 de la primera ecuación y x_2 de la segunda ecuación obtenemos

$$x_3 = \frac{c_1 + l_1 x_2 - n_1 x_2^2}{m_1 x_2 - l_2} \tag{5.14}$$

у

$$x_2 = \frac{c_2 + l_4 x_3 - n_2 x_3^2}{m_2 x_3 - l_3}.$$
(5.15)

El siguiente teorema nos da condiciones para que los equilibrios no triviales se encuentren en el cuadrante positivo.

Teorema 5.2. Sea (x_2, x_3) un punto de equilibrio no trivial del sistema 5.9. Si se satisfacen las siguientes desigualdes $\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} < x_2 < \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2+\sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma}$ $y \frac{r_3}{\mu_3} < x_3 < \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}$ entonces (x_2, x_3) es positivo.

Demostración:

Supongamos que $\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} < x_2 < \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2+\sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma} y \frac{r_3}{\mu_3} < x_3 < \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}$, de la ecuación (5.14) observemos que

$$\begin{aligned} c_1 + l_1 x_2 - n_1 x_2^2 &= (r - E) + [B(r - E) - \mu] x_2 - B\mu x^2 \\ &= (r - E)[1 + Bx_2] - \mu x_1 [1 + Bx_2] \\ &= [1 + Bx_2][(r - E) - \mu x_2] \\ &= [1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2][((r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)) - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2] \\ &= (1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2)(\mu_1 + \mu_2) \left[\frac{\sigma[(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)]}{\mu_1 + \mu_2} - x_2 \right], \end{aligned}$$

de la desigualdad $\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} < x_2$ se tiene que $c_1+l_1x_2-n_1x_2^2 < 0$. Notemos que

$$\begin{split} m_{1}x_{2} - l_{2} &= \mu\gamma x_{2} - \left[(r - E)\gamma + S \right] \\ &= \mu\gamma \left[x_{2} - \frac{(r - E)\gamma + S}{\mu\gamma} \right] \\ &= \mu\gamma \left[x_{2} - \left(\frac{r - E}{\mu} + \frac{S}{\mu\gamma} \right) \right] \\ &= \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma} \gamma \left[x_{2} - \left(\frac{(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma)}{\frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}} + \frac{a((1 - \sigma^{2}) + \sigma^{2})}{\frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}\gamma} \right) \right] \\ &= \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma} \gamma \left[x_{2} - \left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma)]}{\mu_{1} + \mu_{2}} + \frac{a((1 - \sigma^{2}) + \sigma^{2})\sigma}{\mu_{1} + \mu_{2}} \right) \right], \end{split}$$

 $y \ como \ x_2 < \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2+\sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma} \ tenemos \ que \ m_1x_2 - l_2 < 0, \ asi \ x_3 > 0.$ De la ecuación (5.15) observemos que

$$c_{2} + l_{4}x_{3} - n_{2}x_{3}^{2} = r_{3} + (r_{3}\gamma - \mu_{3})x_{3} - \mu_{3}\gamma x_{3}^{2}$$
$$= r_{3}(1 + \gamma x_{3}) - \mu_{3}x_{3}(1 + \gamma x_{3})$$
$$= \mu_{3}(1 + \gamma x_{3})(\frac{r_{3}}{\mu_{3}} - x_{3}),$$

ya que $\frac{r_3}{\mu_3} < x_3$ obtenemos que $c_2 + l_4 x_3 - n_2 x_3^2 < 0$. Finalmente notemos que

$$\begin{split} m_2 x_3 - l_3 = & B\mu_3 x_3 - (Br_3 + P) \\ = & B\mu_3 \left[x_3 - \frac{Br_3 + P}{B\mu_3} \right] \\ = & B\mu_3 \left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{P}{B\mu_3} \right) \right] \\ = & \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta \right) \mu_3 \left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b \frac{1 - \sigma}{\sigma} - c}{(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) \mu_3} \right) \right] \\ = & \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta \right) \mu_3 \left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1 - \sigma) - c\sigma}{(\alpha(1 - \sigma) + \beta \sigma) \mu_3} \right) \right], \end{split}$$

dado que $x_3 < \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}$ se tiene que $m_2x_3 - l_3 < 0$, luego $x_2 > 0$. Por lo tanto (x_2, x_3) es positivo. Q.E.D.

Nos interesa demostrar la existencia y unicidad de un equilibrio no trivial, para esto observemos que sustituyendo (5.14) en (5.15) obtenemos

$$x_{2} = \frac{c_{2} + l_{4} \left(\frac{c_{1} + l_{1}x_{2} - n_{1}x_{2}^{2}}{m_{1}x_{2} - l_{2}}\right) - n_{2} \left(\frac{c_{1} + l_{1}x_{2} - n_{1}x_{2}^{2}}{m_{1}x_{2} - l_{2}}\right)^{2}}{m_{2} \left(\frac{c_{1} + l_{1}x_{2} - n_{1}x_{2}^{2}}{m_{1}x_{2} - l_{2}}\right) - l_{3}}.$$
(5.16)

Desarrollando la ecuación (5.16) llegamos a

$$x_{2} = \frac{c_{2}(m_{1}x_{2} - l_{2})^{2} + l_{4}(c_{1} + l_{1}x_{2} - n_{1}x_{2}^{2})(m_{1}x_{2} - l_{2}) - n_{2}(c_{1} + l_{1}x_{2} - n_{1}x_{2}^{2})^{2}}{m_{2}(c_{1} + l_{1}x_{2} - n_{1}x_{2}^{2})(m_{1}x_{2} - l_{2}) - l_{3}(m_{1}x_{2} - l_{2})^{2}},$$

multiplicando la ecuación por $m_2(c_1 + l_1x_2 - n_1x_2^2)(m_1x_2 - l_2) - l_3(m_1x_2 - l_2)^2$ tenemos

$$[m_2(c_1 + l_1x_2 - n_1x_2^2)(m_1x_2 - l_2) - l_3(m_1x_2 - l_2)^2]x_2$$

= $c_2(m_1x_2 - l_2)^2 + l_4(c_1 + l_1x_2 - n_1x_2^2)(m_1x_2 - l_2) - n_2(c_1 + l_1x_2 - n_1x_2^2)^2,$

de aquí que

$$\begin{split} 0 &= -\left[c_1m_1m_2x_2^2 - l_1m_1m_2x_2^3 - n_1m_1m_2x^4 - c_1l_2m_2x_2 - l_1l_2m_2x_2^2 \\ &+ l_2n_1m_2x_2^3 - l_3m_1^2x_2^2 + 2l_2l_3m_1x_2^2 - l_2^2l_3x_2\right] + c_2m_1x_2^2 - 2c_2m_1l_2x_2 \\ &+ c_2l_2^2 + c_1l_4m_1x_2 + l_1l_4m_1x_2^2 - l_4m_1n_1x_2^3 - l_2l_4c_1 - l_1l_2l_4x_2 + l_2l_4n_1x_2^2 \\ &- c_1^2n_2 - 2c_1l_1n_2x_2 - l_1^2n_2x_2^2 + 2c_1n_1n_2x_2^2 + 2l_1n_1n_2x_2^3 - n_1^2n_2x_2^4, \end{split}$$

factorizando

$$\begin{aligned} 0 = & (c_2 l_2^2 - c_1 l_2 l_4 - c_1^2 n_2) \\ &+ (c_1 l_2 m_2 - 2 c_2 m_1 l_2 + c_1 m_1 l_4 - l_1 l_2 l_4 - 2 c_1 l_1 n_2 + l_2^2 l_3) x_2 \\ &+ (l_1 l_2 m_2 - c_1 m_1 m_2 + c_2 m_1^2 - 2 m_1 l_2 l_3 + l_1 l_4 m_1 + l_2 l_4 n_1 - l_1^2 n_2 + 2 c_1 n_1 n_2) x_2^2 \\ &+ (m_1^2 l_3 - l_1 m_1 m_2 - l_2 m_2 n_1 - l_4 m_1 n_1 + 2 l_1 n_1 n_2) x_2^3 \\ &+ (m_1 m_2 n_1 - n_1^2 n_2) x_2^4. \end{aligned}$$

Ahora sean:

$$\begin{split} q_0 &= c_2 l_2^2 - c_1 l_2 l_4 - c_1^2 n_2; \\ q_1 &= c_1 l_2 m_2 - 2 c_2 m_1 l_2 + c_1 m_1 l_4 - l_1 l_2 l_4 - 2 c_1 l_1 n_2 + l_2^2 l_3; \\ q_2 &= l_1 l_2 m_2 - c_1 m_1 m_2 + c_2 m_1^2 - 2 m_1 l_2 l_3 + l_1 l_4 m_1 + l_2 l_4 n_1 - l_1^2 n_2 + 2 c_1 n_1 n_2; \\ q_3 &= l_3 m_1^2 - l_1 m_1 m_2 - l_2 m_2 n_1 - l_4 m_1 n_1 + 2 l_1 n_1 n_2; \\ q_4 &= m_1 m_2 n_1 - n_1^2 n_2. \end{split}$$

El objetivo es probar la existencia de las raíces reales del polinomio

$$p_1(x) = q_0 + q_1 x_2 + q_2 x_2^2 + q_3 x_2^3 + q_4 x_2^4.$$
(5.17)

De esta forma probaremos que existen equilibrios no triviales del modelo. Primero analizaremos el polinomio (5.17), tenemos que

$$q_4 = m_1 m_2 n_1 - n_1^2 n_2 = n_1 [m_1 m_2 - n_1 n_2] = [\mu B] [\mu \gamma \mu_3 B - \mu B \mu_3 \gamma] = 0,$$
por lo que el polinomio de grado 4 se reduce a un polinomio de grado 3.

$$p(x_2) = q_0 + q_1 x_2 + q_2 x_2^2 + q_3 x_2^3.$$
(5.18)

Esto nos asegura la existencia de al menos una solución real.

Los siguientes lemas serán de utilidad para demostrar que el polinomio $p(x_2)$ tiene una única raíz positiva.

Lema 5.1. Si $r_1 + r_2 > \epsilon$, entonces $q_0 > 0$.

Demostración:

Desarrollando q_0 de (5.18) obtenemos

$$\begin{split} q_0 =& c_2 l_2^2 - c_1 l_2 l_4 - c_1^2 n_2 \\ =& r_3 ((r-E)\gamma + S)^2 - (r-E)((r-E)\gamma + S)(r_3\gamma - \mu_3) - (r-E)^2 (\mu_3\gamma) \\ =& ((r-E)\gamma + S)[r_3((r-E)\gamma + S) - (r-E)(r_3\gamma - \mu_3)] - (r-E)^2 \mu_3\gamma \\ =& ((r-E)\gamma + S)[(r-E)r_3\gamma + r_3S - (r-E)r_3\gamma + (r-E)\mu_3] - (r-E)^2 \mu_3\gamma \\ =& ((r-E)\gamma + S)[r_3S + (r-E)\mu_3] - (r-E)^2 \mu_3\gamma \\ =& (r-E)r_3S\gamma + r_3S^2 + ((r-E)\gamma + S)(r-E)\mu_3 - (r-E)^2 \mu_3\gamma \\ =& (r-E)r_3S\gamma + r_3S^2 + (r-E)[((r-E)\gamma + S)\mu_3 - (r-E)\mu_3\gamma] \\ =& (r-E)r_3S\gamma + r_3S^2 + (r-E)[(r-E)\mu_3\gamma + S\mu_3 - (r-E)\mu_3\gamma] \\ =& (r-E)r_3S\gamma + r_3S^2 + (r-E)S\mu_3 \\ =& (r-E)s[r_3\gamma + \mu_3] + r_3S^2. \end{split}$$

Regresando a nuestros parámetros originales tenemos

$$(r-E)S[r_3\gamma+\mu_3]+r_3S^2 = [(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)][a((1-\sigma)^2+\sigma^2)][r_3\gamma+\mu_3]+r_3[a((1-\sigma)^2+\sigma^2)]^2 + \frac{1}{2} +$$

Luego, por la hipótesis $r_1 + r_2 > \epsilon$ se tiene que $q_0 > 0$. Q.E.D.

Lema 5.2. Si $\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{(\mu_1+\mu_2)} > \frac{2\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma} y b \frac{1-\sigma}{\sigma} > c$, entonces $q_2 < 0$.

Demostración:

 $Desarrollando q_2 de (5.18) obtenemos$

$$\begin{split} & q_2 = l_1 l_2 m_2 - c_1 m_1 m_2 + c_2 m_1^2 - 2m_1 l_2 l_3 + l_1 l_4 m_1 + l_2 l_4 n_1 - l_1^2 n_2 + 2c_1 n_1 n_2 \\ & = (B(r-E) - \mu)((r-E)\gamma + S)(Br_3 + P) + (B(r-E) - \mu)(r_3\gamma - \mu_3)(\mu\gamma)^2 \\ & - 2(\mu\gamma)((r-E)\gamma + S)(r_3\gamma - \mu_3)(B\mu) - (B(r-E) - \mu)^2(\mu_3\gamma) + 2(r-E)(B\mu)(\mu_3\gamma) \\ & = B^2(r-E)^2 \mu_3\gamma - B(r-E)\mu\mu_3\gamma + B^2(r-E)S\mu_3 - BS\mu\mu_3 - B(r-E)\mu\mu_3\gamma \\ & + r_3 \mu^2 \gamma^2 - 2B(r-E)r_3 \mu\gamma^2 - 2Br_3 S\mu\gamma - 2(r-E)P\mu\gamma^2 - 2PS\mu\gamma \\ & + B(r-E)r_3 \mu\gamma^2 - B(r-E)\mu\mu_3\gamma - r_3 \mu^2 \gamma^2 + \mu^2 \mu_3\gamma + B(r-E)r_3 \mu\gamma^2 + Br_3 S\mu\gamma \\ & - B(r-E)\mu\mu_3\gamma - BS\mu\mu_3 - B^2(r-E)^2 \mu_3\gamma + 2B(r-E)\mu\mu_3\gamma - \mu^2 \mu_3\gamma \\ & + 2B(r-E)\mu\mu_3\gamma \\ & = B^2(r-E)S\mu_3 - 2BS\mu\mu_3 - Br_3 S\mu\gamma - 2(r-E)P\mu\gamma^2 - 2PS\mu\gamma \\ & = BS\mu_3[B(r-E) - 2\mu] - [Br_3 S\mu\gamma + 2(r-E)P\mu\gamma^2 + 2PS\mu\gamma] \\ & = BS\mu_3[B(r-E) - 2\mu] - \mu\gamma[Br_3S + 2P[(r-E)\gamma + S]] \\ & = B^2S\mu\mu_3 \left[\frac{r-E}{\mu} - \frac{2}{B}\right] - \mu\gamma[Br_3S + 2P[(r-E)\gamma + S]] \\ & = \left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)^2 \left((1-\sigma)^2 + \sigma^2\right) \left(\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}\right) \mu_3 \left[\frac{(r_1 + r_2) - \epsilon(1-\sigma)}{\sigma} - \frac{2}{\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta}\right] \\ & - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} \gamma \left[\left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)r_3((1-\sigma)^2 + \sigma^2) + 2(b\frac{1-\sigma}{\sigma} - c) \left[((r_1 + r_2)\right)^2 + br_3 + br_3$$

$$\begin{aligned} &-\epsilon(1-\sigma))\gamma + (1-\sigma)^2 + \sigma^2)\big]\big]\\ &= \left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)^2 \left((1-\sigma)^2 + \sigma^2\right) \left(\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}\right) \mu_3 \left[\frac{\sigma[(r_1+r_2) - \epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1 + \mu_2} - \frac{2\sigma}{\alpha(1-\sigma) + \beta\sigma}\right] \\ &- \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}\gamma \left[\left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right) r_3((1-\sigma)^2 + \sigma^2) + 2(b\frac{1-\sigma}{\sigma} - c)\left[((r_1+r_2) - \epsilon(1-\sigma))\gamma + (1-\sigma)^2 + \sigma^2)\right]\right] \end{aligned}$$

y por la hipótesis $\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{(\mu_1+\mu_2)} > \frac{2\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma}$ y $b\frac{1-\sigma}{\sigma} > c$ se tiene que $q_2 < 0$. Q.E.D.

Lema 5.3. Si $\frac{((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{\gamma^2}\mu_3 > \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)^2}(\mu_1+\mu_2)$, entonces $q_3 < 0$.

Demostración:

Desarrollando q_3 de (5.18) obtenemos

$$\begin{split} q_{3} &= (Br_{3} + P)(\mu\gamma)^{2} - (B(r - E) - \mu)(\mu\gamma)(B\mu_{3}) - ((r - E)\gamma + S)(B\mu_{3})(B\mu) \\ &- (r_{3}\gamma - \mu_{3})(\mu\gamma)(B\mu) + 2(B(r - E) - \mu)(B\mu)(\mu_{3}\gamma) \\ &= Br_{3}\mu^{2}\gamma^{2} + P\mu^{2}\gamma^{2} - B^{2}(r - E)\mu\mu_{3}\gamma + B\mu^{2}\mu_{3}\gamma - B^{2}(r - E)\mu\mu_{3}\gamma - B^{2}S\mu\mu_{3} \\ &- Br_{3}\mu^{2}\gamma^{2} + B\mu^{2}\mu_{3}\gamma + 2B^{2}(r - E)\mu\mu_{3}\gamma - 2B\mu^{2}\mu_{3}\gamma \\ &= P\mu^{2}\gamma^{2} - B^{2}S\mu\mu_{3} \\ &= \mu[P\mu\gamma^{2} - B^{2}S\mu_{3}] \\ &= \mu\gamma^{2}\left[P\mu - \frac{B^{2}S\mu_{3}}{\gamma^{2}}\right] \\ &= \frac{\mu\gamma^{2}B^{2}\left[\frac{P\mu}{B^{2}} - \frac{S\mu_{3}}{\gamma^{2}}\right] \\ &= \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}\gamma^{2}\left[\frac{\left(b(1 - \sigma) - c\sigma\right)\frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma^{2}} - \frac{((1 - \sigma)^{2} + \sigma^{2})\mu_{3}}{\gamma^{2}}\right] \\ &= \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}\gamma^{2}\left[\frac{\left(b(1 - \sigma) - c\sigma\right)(\mu_{1} + \mu_{2})}{(\alpha(1 - \sigma) + \beta\sigma)^{2}} - \frac{((1 - \sigma)^{2} + \sigma^{2})\mu_{3}}{\gamma^{2}}\right] \\ &= \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}\gamma^{2}\left[\frac{(b(1 - \sigma) - c\sigma)(\mu_{1} + \mu_{2})}{(\alpha(1 - \sigma) + \beta\sigma)^{2}} - \frac{((1 - \sigma)^{2} + \sigma^{2})\mu_{3}}{\gamma^{2}}\right] \\ &= \frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma}\gamma^{2}\left[\frac{(b(1 - \sigma) - c\sigma)(\mu_{1} + \mu_{2})}{(\alpha(1 - \sigma) + \beta\sigma)^{2}} - \frac{((1 - \sigma)^{2} + \sigma^{2})\mu_{3}}{\gamma^{2}}\right]. \end{split}$$

Luego, por la hipótesis $\frac{((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{\gamma^2}\mu_3 > \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)^2}(\mu_1+\mu_2)$ se tiene que $q_3 < 0$. Q.E.D.

Los siguientes teoremas aseguran la existencia y unicidad de un punto de equilibrio no trivial

Teorema 5.3. (Existencia y unicidad del punto de equilibrio no trivial.) Bajo las hipótesis del teorema 5.2, si además se satisfacen las siguientes desigualdades $\frac{((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{\gamma^2}\mu_3 > \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)^2}(\mu_1+\mu_2), (r_1+r_2) > \epsilon y \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{(\mu_1+\mu_2)} > \frac{2\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma}$ entonces existe un único punto de equilibrio no trivial en el cuadrante positivo.

Demostración:

Supongamos que $\frac{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)^2}{(\mu_1+\mu_2)\gamma^2} > \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{((1-\sigma)^2+\sigma^2)a\mu_3}$, por el lema 5.3 tenemos que $q_3 < 0$. Luego

$$\lim_{x_2 \to \infty} p(x_2) = \lim_{x_2 \to \infty} \left(q_0 + q_1 x_2 + q_2 x_2^2 + q_3 x_2^3 \right) = \lim_{x_2 \to \infty} \left(\frac{q_0}{x_2^3} + \frac{q_1}{x_2^2} + \frac{q_2}{x_2} + q_3 \right) x_2^3$$

$$= q_3 \infty = -\infty.$$

Ya que $r_1 + r_2 > \epsilon$ por el lema 5.1 $q_0 > 0$, tras aplicar el teorema del valor intermedio se deduce que $p(x_2)$ tiene al menos una raíz real positiva.

Para la unicidad supongamos que $\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{(\mu_1+\mu_2)} > \frac{2\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma}$, del lema 5.2 obtenemos que $q_2 < 0$, además, como $q_3 < 0$ se tiene que $-\frac{q_2}{q_3} < 0$, esto nos indica que la gráfica del polinomio $p(x_2)$ es cóncava en $(-\frac{q_2}{3q_3}, \infty)$. En consecuencia, el polinomio $p(x_2)$ solo tendrá una única raíz real positiva.

Encontrar las raíces del polinomio $p(x_2)$ es equivalente a resolver las ecuaciones (5.14) y (5.15), por lo tanto se concluye que solo existe un único punto de equilibrio positivo no trivial. Q.E.D.

El teorema 5.3 nos asegura la existencia de un único punto de equilibrio no trivial que satisface las hipótesis del teorema 5.2, en lo consecutivo nos referiremos a este equilibrio como $E_3(x_2^*, x_3^*)$. En la figura 5.1 se aprecia un polinomio de grado 3 que cumple con las condiciones del teorema 5.3.

Empezaremos el análisis de estabilidad de los puntos de equilibrio mediante su sistema lineal asociado, denotemos por

$$g(x_2, x_3) = (r_1 + r_2)x_2 - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}x_2^2 + \frac{((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)ax_2x_3}{1 + (\alpha\frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3} - \epsilon(1 - \sigma)x_2,$$

$$h(x_2, x_3) = r_3x_3 - \mu_3x_3^2 + \frac{(b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c)x_2x_3}{1 + (\alpha\frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3}.$$
(5.19)

Al sistema (5.9), calculando las derivadas parciales obtenemos:

$$\frac{\partial g}{\partial x_2} = (r_1 + r_2) - \epsilon (1 - \sigma) - 2 \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2 + \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2][1 + \gamma x_3] x_3}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3)^2},$$
$$\frac{\partial g}{\partial x_3} = \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2][1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2] x_2}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3)^2},$$



Figura 5.1: Polinomio de grado 3 con una raíz positiva.

•
$$\frac{\partial h}{\partial x_2} = \frac{[b\frac{1-\sigma}{\sigma}-c][1+\gamma x_3]x_3}{(1+(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2+\gamma x_3)^2},$$

$$\bullet \quad \frac{\partial h}{\partial x_3} = r_3 - 2\mu_3 x_3 + \frac{[b\frac{1-\sigma}{\sigma}-c][1+(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2]x_2}{(1+(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2+\gamma x_3)^2}$$

El jacobiano del sistema (5.9) esta dado por

$$Df = \begin{pmatrix} (r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma) - 2\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2 + \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2][1 + \gamma x_3]x_3}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3)^2} & \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2][1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2]x_2}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3)^2} \\ \frac{[b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c][1 + \gamma x_3]x_3}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3)^2} & r_3 - 2\mu_3 x_3 + \frac{[b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c][1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2]x_2}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2 + \gamma x_3)^2} \end{pmatrix}.$$

Teorema 5.4. Si $r_1 + r_2 > \epsilon$, entonces $E_0(0,0)$ es un punto fuente.

Demostración:

Supongamos que $r_1 + r_2 > \epsilon$, evaluando E_0 en la matriz jacobiana tenemos que

$$Df_{E_0} = \begin{pmatrix} (r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma) & 0\\ 0 & r_3 \end{pmatrix},$$

los eigenvalores de la matriz Df_{E_0} están dados por:

• $\lambda_1 = (r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma) = ((r_1 + r_2) - \epsilon) + \epsilon \sigma) y$

• $\lambda_2 = r_3$.

Ya que $r_1 + r_2 > \epsilon$ se tiene que los eigenvalores son positivos, de la definición 2.15 se sigue que E_0 es un punto fuente. Q.E.D.

Este teorema nos dice que el origen es un punto inestable, lo cual era de esperarse, ya que una hipótesis del modelo asegura que ambas especies tienen crecimiento logístico.

Teorema 5.5. Si $r_1 + r_2 > \epsilon$, entonces el punto de equilibrio $E_1\left(0, \frac{r_3}{\mu_3}\right)$ es un punto silla.

Demostración:

Evaluando E_1 en la matriz jacobiana obtenemos

$$Df_{E_1} = \begin{pmatrix} (r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma) + \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2](1 + \gamma \frac{r_3}{\mu_3})\frac{r_3}{\mu_3}}{(1 + \gamma \frac{r_3}{\mu_3})^2} & 0\\ \frac{(b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c)[1 + \gamma \frac{r_3}{\mu_3}]\frac{r_3}{\mu_3}}{(1 + \gamma \frac{r_3}{\mu_3})^2} & r_3 - 2\mu_3\frac{r_3}{\mu_3} \end{pmatrix}$$
$$= \begin{pmatrix} (r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma) + \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2]\frac{r_3}{\mu_3}}{1 + \gamma \frac{r_3}{\mu_3}} & 0\\ \frac{(b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c)\frac{r_3}{\mu_3}}{1 + \gamma \frac{r_3}{\mu_3}} & -r_3 \end{pmatrix}.$$

Los valores propios de la matriz Df_{E_1} son:

•
$$\lambda_1 = [(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)] + \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2]\frac{r_3}{\mu_3}}{1 + \gamma\frac{r_3}{\mu_3}} y$$

•
$$\lambda_2 = -r_3$$
.

Dado que $r_1 + r_2 > \epsilon$ se tiene que $\lambda_1 > 0$ y como $\lambda_2 < 0$, de la definición 2.15 se concluye que E_1 es un punto silla. Q.E.D.

Teorema 5.6. Si $(r_1+r_2) > \epsilon$, entonces el punto de equilibrio $E_2\left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma))]}{\mu_1+\mu_2}, 0\right)$ es un punto silla.

Demostración:

 $Evaluando E_2 en la matriz jacobiana obtenemos$

$$Df_{E_{2}} = \begin{pmatrix} (r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma) - 2\frac{\mu_{1} + \mu_{2}}{\sigma} \frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}} & \frac{a(\sigma^{2} + (1 - \sigma)^{2})\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)} \\ 0 & r_{3} + \frac{\left[b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c\right]\left[\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right]}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}{1 + \left(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta\right)\left(\frac{\sigma[(r_{1} + r_{2}) - \epsilon(1 - \sigma))]}{\mu_{1} + \mu_{2}}\right)}}}$$

Los valores propios de la matriz Df_{E_2} están dados por:

•
$$\lambda_1 = -[(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)] y$$

•
$$\lambda_2 = r_3 + \frac{\left[b\frac{1-\sigma}{\sigma}-c\right]\left[\frac{\sigma\left[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)\right)\right]}{\mu_1+\mu_2}\right]}{1+\left(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta\right)\left(\frac{\sigma\left[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)\right)\right]}{\mu_1+\mu_2}\right)}.$$

Luego, por la hipótesis $r_1 + r_2 > \epsilon$ se obtiene que $\lambda_1 < 0$, y como $\lambda_2 > 0$, se concluye de la definición 2.15 que E_2 es un punto silla. Q.E.D.

Recordemos que el punto de equilibrio $E_3(x_2^*, x_3^*)$ satisface las condiciones del teorema 5.3. Observemos que la matriz jacobiana evaluada en E_3 está dada por

$$Df_{E_3} = \begin{pmatrix} (r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma) - 2\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2^* + \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2][1 + \gamma x_3^*] x_3^*}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^* + \gamma x_3^*)^2} & \frac{a[(1 - \sigma)^2 + \sigma^2][1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^*] x_2^*}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^* + \gamma x_3^*)^2} & \frac{b[\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c][1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^*] x_2^*}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^* + \gamma x_3^*)^2} & r_3 - 2\mu_3 x_3^* + \frac{b[\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c][1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^*] x_2^*}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2^* + \gamma x_3^*)^2} & \cdot \end{pmatrix}$$

Mediante las sustituciones 5.2. El jacobiano se expresa como sigue

$$Df_{E_3} = \begin{pmatrix} r - E - 2\mu x_2^* + \frac{S[1 + \gamma x_3^*]x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} & \frac{S[1 + Bx_2^*]x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \\ \frac{P[1 + \gamma x_3^*]x_3^*}{(1 + B + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*)^2} & r_3 - 2\mu_3 x_3^* + \frac{P[1 + Bx_2^*]x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}, \end{pmatrix}$$

dado que E_3 satisface las ecuaciones (5.12), despejando r y r_3 de (5.12) y sutituyendo

en Df_{E_3} tenemos que

$$Df_{E_3} = \begin{pmatrix} -\mu x_2^* + \frac{-Sx_3^*(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)+S[1+\gamma x_3^*]x_3^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} & \frac{S[1+Bx_2^*]x_2^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \\ \frac{P[1+\gamma x_3^*]x_3^*}{(1+B+\beta)x_2^*+\gamma x_3^*)^2} & -\mu_3 x_3^* + \frac{-Px_2^*(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)+P[1+Bx_2^*]x_2^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \end{pmatrix}$$
$$= \begin{pmatrix} -\mu x_2^* - \frac{BSx_2^*x_3^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} & \frac{S[1+Bx_2^*]x_2^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \\ \frac{P[1+\gamma x_3^*]x_3^*}{(1+B+x_2^*+\gamma x_3^*)^2} & -\mu_3 x_3^* - \frac{P\gamma x_2^*x_3^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \end{pmatrix}.$$

La ecuación característica está dada por

$$\begin{split} 0 &= (-\mu x_2^* - \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} - \lambda)(-\mu_3 x_3^* - \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} - \lambda) \\ &- (\frac{P[1 + \gamma x_3^*] x_3^*}{(1 + B + x_2^* + \gamma x_3^*)^2})(\frac{S[1 + Bx_2^*] x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) \\ &= \lambda^2 + (\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})\lambda \\ &+ (\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) \\ &- (\frac{P[1 + \gamma x_3^*] x_3^*}{(1 + B + x_2^* + \gamma x_3^*)^2})(\frac{S[1 + Bx_2^*] x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) \\ &- (\frac{P[1 + \gamma x_3^*] x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})(\frac{S[1 + Bx_2^*] x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})\lambda \\ &+ (\mu x_2^*)(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) + (\frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})((\mu_3 x_3^*) \\ &+ (\frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + B + x_2^* + \gamma x_3^*)^2})(\frac{S[1 + Bx_2^*] x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) \\ &- (\frac{P[1 + \gamma x_3^*] x_3^*}{(1 + B + x_2^* + \gamma x_3^*)^2})(\frac{S[1 + Bx_2^*] x_2^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) \\ &= \lambda^2 + (\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) + \mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})\lambda \\ &+ \mu x_2^*(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}) + \mu_3 x_3^*(\frac{SBx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})\lambda \\ &+ \mu \mu_3 x_2^* x_3^* + \frac{P\mu \gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})\lambda \\ &+ \mu \mu_3 x_2^* x_3^* + \frac{P\mu \gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \frac{BS\mu_3 x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} - \frac{PSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \lambda x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \lambda x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2})\lambda \\ &+ \mu \mu_3 x_2^* x_3^* + \frac{P\mu \gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \frac{BS\mu_3 x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} - \frac{PSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \lambda x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \lambda x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_$$

Ahora, sean

$$a_1 = \mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2}$$

у

$$a_{0} = \mu \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*} + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + B x_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}} + \frac{B S \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*^{2}}}{(1 + B x_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}} - \frac{P S x_{2}^{*} x_{3}^{*}}{(1 + B x_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3}},$$

entonces la ecuación característica queda como

$$\lambda^2 + a_1 \lambda + a_0 = 0. (5.20)$$

•

Los siguientes lemas serán de ayuda para probar la estabilidad del punto de equilibrio no trivial E_3 .

Lema 5.4. Dado el punto equilibrio no trivial $E_3(x_2^*, x_3^*)$. Si $(1 + (\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*) > \sqrt[3]{\frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{(\mu_1+\mu_2)\mu_3}}$, entonces $a_0 > 0$.

Demostración:

Supongamos que $(1 + (\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma})x_2^* + \gamma x_3^*) > \sqrt[3]{\frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{(\mu_1+\mu_2)\mu_3}}$, de la ecuación 5.3 tenemos que

$$a_{0} = \mu \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*} + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}} + \frac{B S \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*^{2}}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}} - \frac{P S x_{2}^{*} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3}}$$

$$= x_{2}^{*} x_{3}^{*} \left(\mu \mu_{3} - \frac{P S}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3}} \right) + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}} + \frac{B S \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*^{2}}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3}} \left(\mu \mu_{3} (1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3} - P S \right) + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}}$$

$$= \frac{\mu \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}} \left((1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3} - P S \right) + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}}$$

$$= \frac{\mu \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3}} \left((1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3} - \frac{P S}{\mu \mu_{3}} \right) + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}}$$

$$+ \frac{B S \mu_{3} x_{2}^{*} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3}} \left((1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{3} - \frac{P S}{\mu \mu_{3}} \right) + \frac{P \mu \gamma x_{2}^{*^{2}} x_{3}^{*}}{(1 + Bx_{2}^{*} + \gamma x_{3}^{*})^{2}}$$

Observemos que el signo de a_0 depende de $\left((1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^3 - \frac{PS}{\mu\mu_3}\right)$, regresando a los parámetros originales tenemos que

$$(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^3 - \frac{PS}{\mu\mu_3} = (1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*)^3 - \frac{(b\frac{1 - \sigma}{\sigma} - c)((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)}{\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}\mu_3}$$
$$= (1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*)^3 - \frac{(b(1 - \sigma) - c\sigma)((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)}{(\mu_1 + \mu_2)\mu_3}.$$

$$Luego, \ como \ (1 + (\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*) > \sqrt[3]{\frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2 + \sigma^2)}{(\mu_1 + \mu_2)\mu_3}} \ se \ tiene \ que \ (1 + (\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*)^3 > \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2 + \sigma^2)}{(\mu_1 + \mu_2)\mu_3}, \ asi \ a_0 > 0.$$

Lema 5.5. Dado el punto de equilibrio no trivial $E_3(x_2^*, x_3^*)$. Si $\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2^* > \mu_3 x_3^* y$ $\frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\gamma} > \frac{b(1-\sigma) - c\sigma}{\alpha(1-\sigma) + \beta\sigma} > \frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\gamma} - \frac{(b(1-\sigma) - c\sigma)((1-\sigma)^2 + \sigma^2)}{\mu_3(\alpha(1-\sigma) + \beta\sigma)\gamma(1 + (\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*)x_3^*}, entonces a_1^2 > 4a_0.$

Demostración:

 $Desarrollando a_1^2 tenemos$

$$\begin{aligned} a_1^2 &= \left(\left(\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right) + \left(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right) \right)^2 \\ &= \left(\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 + 2 \left(\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right) \\ &\left(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 + \left(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 \\ &= \left(\mu x_2^* + \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 + 2 \mu \mu_3 x_2^* x_3^* + 2 \mu x_2^* \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 \\ &+ 2 \mu_3 x_3^* \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + 2 \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \\ &+ \left(\mu_3 x_3^* + \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 \\ &= \mu^2 x_2^{*^2} + 2 \mu x_2^* \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \left(\frac{BSx_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 + 2 \mu \mu_3 x_2^* x_3^* \\ &+ 2 \frac{P\mu \gamma x_2^{*^2} x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + 2 \frac{BS\mu_3 x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + 2 \frac{BPS\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^4} \\ &+ \mu_3^2 x_3^{*^2} + 2 \mu_3 x_3^* \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} + \left(\frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1 + Bx_2^* + \gamma x_3^*)^2} \right)^2 \end{aligned}$$

$$=\mu^{2}x_{2}^{*^{2}} + 2\frac{BS\mu x_{2}^{*^{2}}x_{3}^{*}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} + \frac{B^{2}S^{2}x_{2}^{*^{2}}x_{3}^{*^{2}}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{4}} + 2\mu\mu_{3}x_{2}^{*}x_{3}^{*}$$
$$+ 2\frac{P\mu\gamma x_{2}^{*^{2}}x_{3}^{*}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} + 2\frac{BS\mu_{3}x_{2}^{*}x_{3}^{*^{2}}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} + 2\frac{BPS\gamma x_{2}^{*^{2}}x_{3}^{*^{2}}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}}$$
$$+ \mu_{3}^{2}x_{3}^{*^{2}} + 2\frac{P\mu_{3}\gamma x_{2}^{*}x_{3}^{*^{2}}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} + \frac{P^{2}\gamma^{2}x_{2}^{*^{2}}x_{3}^{*^{2}}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{4}},$$

por otra parte, desarrollando $4a_0$ tenemos que

$$4a_{0} = 2\mu\mu_{3}x_{2}^{*}x_{3}^{*} + 2\frac{P\mu\gamma x_{2}^{*2}x_{3}^{*}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} + 2\frac{BS\mu_{3}x_{2}^{*}x_{3}^{*2}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} - 2\frac{PSx_{2}^{*}x_{3}^{*}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{3}} + 2\mu\mu_{3}x_{2}^{*}x_{3}^{*} + 2\frac{P\mu\gamma x_{2}^{*2}x_{3}^{*}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} + 2\frac{BS\mu_{3}x_{2}^{*}x_{3}^{*2}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{2}} - 2\frac{PSx_{2}^{*}x_{3}^{*}}{(1+Bx_{2}^{*}+\gamma x_{3}^{*})^{3}},$$

dado que $\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2^* > \mu_3 x_3^*$ de las sustituciones (5.2) se sigue que

$$\mu x_2^* > \mu_3 x_3^*$$
$$(\mu x_2^* - \mu x_3^*)^2 > 0$$
$$\mu^2 x_2 x_2^* - 2\mu \mu_3 x_2^* x_3^* + \mu_3^2 x_3^{*^2} > 0$$
$$\mu^2 x_2 x_2^* + \mu_3^2 x_3^{*^2} > 2\mu \mu_3 x_2^* x_3^*$$

del hecho que $\frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} > \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma}$ tenemos dos desigualdades y ocupando las sustituciones (5.2) obtenemos

$$\frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\gamma} > \frac{b(1-\sigma) - c\sigma}{\alpha(1-\sigma) + \beta\sigma}$$
$$\frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\gamma} > \frac{b\frac{1-\sigma}{\sigma} - c}{\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta}$$
$$\frac{S}{\gamma} > \frac{P}{B}$$
$$SB > P\gamma$$

$$2\frac{\mu x_2^{*^2} x_3^{*^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2}SB > 2\frac{\mu x_2^{*^2} x_3^{*^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2}P\gamma$$
$$2\frac{SB\mu x_2^{*^2} x_3^{*^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} > 2\frac{P\gamma \mu x_2^{*^2} x_3^{*^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2}$$

finalmente como $\frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma} > \frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} - \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{\mu_3(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\gamma(1+(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*} \ y \ ocupando las sustituciones (5.2)$

$$\frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma} > \frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} - \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3\gamma(1+(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*} \\ \frac{b\frac{1-\sigma}{\sigma}-c}{\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta} > \frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} - \frac{(b\frac{1-\sigma}{\sigma}-c)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)\mu_3\gamma(1+(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*} \\ \frac{P}{B} > \frac{S}{\gamma} - \frac{PS}{B\mu_3\gamma(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*} \\ P\gamma > BS - \frac{PS}{\mu_3x_3(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)} \\ 2\frac{\mu_3x_2^*x_3^{2^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \left(P\gamma\right) > 2\frac{\mu_3x_2^*x_3^{2^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \left(BS - \frac{PS}{B\mu_3(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*}\right) \\ 2\frac{P\mu_3\gamma x_2^*x_3^{2^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} > 2\frac{BS\mu_3x_2^*x_3^{2^2}}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} - 2\frac{PSx_2^*x_3^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^3} \\ \end{cases}$$

se sigue que $a_1^2 > 4a_0$.

Q.E.D.

Teorema 5.7. Dado $E_3(x_2^*, x_3^*)$, el punto de equilibrio no trivial, bajo las hipótesis del teorema 5.3. Si $(1 + (\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*) > \sqrt[3]{\frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{(\mu_1+\mu_2)\mu_3}}, \frac{\mu_1+\mu_2}{\sigma}x_2^* > \mu_3 x_3^* y$ $\frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} > \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma} > \frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} - \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{\mu_3(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\gamma(1+(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*}, entonces E_3 es$ localmente asintóticamente estable.

Demostración:

Supongamos que se cumplen $(1 + (\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)x_2^* + \gamma x_3^*) > \sqrt[3]{\frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{(\mu_1+\mu_2)\mu_3}}, \frac{\mu_1+\mu_2}{\sigma}x_2^* > \mu_3 x_3^* y \frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} > \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma} > \frac{(1-\sigma)^2+\sigma^2}{\gamma} - \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)((1-\sigma)^2+\sigma^2)}{\mu_3(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\gamma(1+(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma}+\beta)x_2^*+\gamma x_3^*)x_3^*}.$ Evaluando $E_3(x_2^*, x_3^*)$ en la matriz jacobiana obtenemos

$$Df_{E_3} = \begin{pmatrix} -\mu x_2^* - \frac{BSx_2^* x_3^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} & \frac{S[1+Bx_2^*]x_2^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2} \\ \frac{P[1+\gamma x_3^*]x_3^*}{(1+B+x_2^*+\gamma x_3^*)^2} & -\mu_3 x_3^* - \frac{P\gamma x_2^* x_3^*}{(1+Bx_2^*+\gamma x_3^*)^2}, \end{pmatrix}$$

el polinomio característico de esta matriz está dado por (5.20), así los eigenvalores quedan determinados por

$$\lambda = \frac{-a_1 \pm \sqrt{a_1^2 - 4a_0}}{2} = \frac{-a_1}{2} \pm \frac{\sqrt{a_1^2 - 4a_0}}{2}$$

Del lema 5.5 tenemos que $a_1^2 > 4a_0$, además, por el lema 5.4 se obtiene que $a_1 < \sqrt{a_1^2 - 4a_0}$, por lo tanto, los eigenvalores son negativos. Luego de la definición 2.15, E_3 , es un sumidero, más aún por el teorema 2.8 tenemos que E_3 es localmente asintóticamente estable. Q.E.D.

El teorema 5.7 afirma que el punto de equilibrio no trivial es localmente asintóticamente estable. Este resultado biológicamente es muy importante, ya que garantiza que ambas poblaciones tenderán al nivel del equilibrio al transcurrir el tiempo si las poblaciones empiezan "muy cerca"de este punto. Aunque el resultado del teorema 5.7 es importante, tiene la debilidad que solamente es local. Nos interesa un resultado global, para probar esto primero un análisis sobre las ceroclinas, ocuparemos las ecuaciones 5.10 y la definición 2.23.

Para la $x_2 - ceroclina$ tenemos

$$\begin{split} 0 =& x_2 [(r-E) - \mu x_2 + \frac{Sx_3}{1 + Bx_2 + \gamma x_3}] \\ = & \frac{x_2}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[(r-E)(1 + Bx_2 + \gamma x_3) - \mu (1 + Bx_2 + \gamma x_3) x_2 + Sx_3 \right] \\ = & \frac{x_2}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[(r-E) + B(r-E) x_2 + (r-E) \gamma x_3 - \mu x_2 - B\mu x_2^2 - \mu \gamma x_2 x_3 + Sx_3 \right] \\ = & \frac{x_2}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[(r-E) + (B(r-E) - \mu) x_2 - B\mu x_2^2 + ((r-E)\gamma + S) x_3 - \mu \gamma x_2 x_3 \right] \\ = & \frac{x_2}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[(r-E) + (B(r-E) - \mu) x_2 - B\mu x_2^2 + [((r-E)\gamma + S) - \mu \gamma x_2] x_3 \right] \\ = & \frac{x_2}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[(r-E) + (B(r-E) - \mu) x_2 - B\mu x_2^2 - [\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S) - \mu \gamma x_2] x_3 \right] \\ = & \frac{x_2 (\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S))}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[\frac{(r-E) + (B(r-E) - \mu) x_2 - B\mu x_2^2}{\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S)} - x_3 \right] \\ = & \frac{x_2 (\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S))}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[\frac{(r-E) [1 + Bx_2] - \mu x_2 [1 + Bx_2]}{\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S)} - x_3 \right] \\ = & \frac{x_2 (\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S))}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[\frac{\mu \left[\frac{r-E}{\mu} - x_2 \right] [1 + Bx_2]}{\mu \gamma x_2 - ((r-E)\gamma + S)} - x_3 \right] \\ = & \frac{x_2 (\mu \gamma \left[x_2 - \frac{(r-E)(\gamma + S)}{\mu \gamma} \right]}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[\frac{\mu \left[\frac{r-E}{\mu} - x_2 \right] [1 + Bx_2]}{\mu \gamma \left[x_2 - \frac{(r-E)(\gamma + S)}{\mu \gamma} \right]} - x_3 \right] \\ = & \frac{x_2 (\mu \gamma \left[x_2 - \frac{(r-E)(\gamma + S)}{\mu \gamma} \right]}{1 + Bx_2 + \gamma x_3} \left[\frac{\left[\frac{r-E}{\mu} - x_2 \right] [1 + Bx_2]}{\mu \gamma \left[x_2 - \frac{(r-E)(\gamma + S)}{\mu \gamma} \right]} - x_3 \right] \\ \end{array}$$

Además, las $x_2 - ceroclina$ están dadas por la recta $x_2 = 0$ y por la curva $x_3(x_2) = \frac{\left[\frac{r-E}{\mu} - x_2\right][1+Bx_2]}{\gamma\left[x_2 - \left(\frac{r-E}{\mu} + \frac{S}{\mu\gamma}\right)\right]}$. Por otro lado, tenemos que

$$x_{2} - \left(\frac{r-E}{\mu} + \frac{S}{\mu\gamma}\right) = x_{2} - \left(\frac{(r_{1}+r_{2}) - \epsilon(1-\sigma)}{\frac{\mu_{1}+\mu_{2}}{\sigma}} + \frac{(1-\sigma)^{2} + \sigma^{2}}{\frac{\mu_{1}+\mu_{2}}{\sigma}\gamma}\right)$$
$$= x_{2} - \left(\frac{\sigma[(r_{1}+r_{2}) - \epsilon(1-\sigma)]}{\mu_{1}+\mu_{2}} + \frac{\sigma((1-\sigma)^{2} + \sigma^{2})}{(\mu_{1}+\mu_{2})\gamma}\right)$$

Luego, del teorema 5.2 tenemos que, $x_2 - \left(\frac{r-E}{\mu} + \frac{S}{\mu\gamma}\right) < 0$, además

$$\frac{r-E}{\mu} - x_2 = \frac{(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)}{\frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma}} - x_2 = \frac{\sigma[(r_1 + r_2) - \epsilon(1 - \sigma)]}{\mu_1 + \mu_2} - x_2$$

y por el teorema 5.2 tenemos que, $\frac{r-E}{\mu} - x_2 < 0$. Esto nos indica que la curva $x_3 = \frac{\left[\frac{r-E}{\mu} - x_2\right]\left[1+Bx_2\right]}{\gamma\left[x_2 - \left(\frac{r-E}{\mu} + \frac{S}{\mu\gamma}\right)\right]}$ divide al cuadrante positivo en dos regiones, la región a la derecha de la curva cumple que $x'_2 < 0$, es decir, el campo vectorial apuntará hacia la izquierda, mientras que la región a la izquierda de la curva cumple que $x'_2 > 0$, en esta región el campo vectorial apuntará hacia la derecha.

Para la $x_3 - ceroclina$ tenemos que

$$\begin{split} 0 &= x_3 \left[r_3 - \mu_3 x_3 + \frac{P x_2}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \right] \\ &= \frac{x_3}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[r_3 (1 + B x_2 + \gamma x_3) - \mu_3 x_3 (1 + B x_2 + \gamma x_3) + P x_2 \right] \\ &= \frac{x_3}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[r_3 + B r_3 x_2 + r_3 \gamma x_3 - \mu_3 x_3 - B \mu_3 x_2 x_3 - \mu_3 \gamma x_3^2 + P x_2 \right] \\ &= \frac{x_3}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[r_3 + (r_3 \gamma - \mu_3) x_3 - \mu_3 \gamma x_3^2 + [(B r_3 + P) - B \mu_3 x_3] x_2 \right] \\ &= \frac{x_3}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[r_3 + (r_3 \gamma - \mu_3) x_3 - \mu_3 \gamma x_3^2 - [B \mu_3 x_3 - (B r_3 + P)] x_2 \right] \\ &= \frac{x_3 [B \mu_3 x_3 - (B r_3 + P)]}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[\frac{r_3 + (r_3 \gamma - \mu_3) x_3 - \mu_3 \gamma x_3^2}{B \mu_3 x_3 - (B r_3 + P)} - x_2 \right] \\ &= \frac{x_3 [B \mu_3 x_3 - (B r_3 + P)]}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[\frac{[r_3 - \mu_3 x_3][1 + \gamma x_3]}{B \mu_3 x_3 - (B r_3 + P)} - x_2 \right] \end{split}$$

$$=\frac{x_3 B \mu_3 \left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{P}{B \mu_3}\right)\right]}{1 + B x_2 + \gamma x_3} \left[\frac{\left[\frac{r_3}{\mu_3} - x_3\right] \left[1 + \gamma x_3\right]}{B \left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{P}{B \mu_3}\right)\right]} - x_2\right].$$

Observemos que las $x_3 - ceroclina$ están determinadas por la recta $x_3 = 0$ y la curva $x_2 = \frac{\left[\frac{r_3}{\mu_3} - x_3\right][1 + \gamma x_3]}{B\left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{P}{B\mu_3}\right)\right]}$. Por otro lado, tenemos que

$$x_{3} - \left(\frac{r_{3}}{\mu_{3}} + \frac{P}{B\mu_{3}}\right) = x_{3} - \left(\frac{r_{3}}{\mu_{3}} + \frac{(b\frac{1-\sigma}{\sigma} - c)}{(\alpha\frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta)\mu_{3}}\right)$$
$$= x_{3} - \left(\frac{r_{3}}{\mu_{3}} + \frac{(b(1-\sigma) - c\sigma)}{(\alpha(1-\sigma) + \beta\sigma)\mu_{3}}\right)$$

Luego, por el lema 5.2 se tiene que $x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{P}{B\mu_3}\right) < 0$ y $\frac{r_3}{\mu_3} - x_3 < 0$. Así la curva $x_2 = \frac{\left[\frac{r_3}{\mu_3} - x_3\right][1 + \gamma x_3]}{B\left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{P}{B\mu_3}\right)\right]}$ divide al primer cuadrante en dos regiones, en la región superior de la curva el campo vectorial apuntará hacia abajo, mientras que en la región inferior el campo vectorial apuntará hacia arriba.

En la figura 5.2 se muestra un diagrama de las curvas ceroclinas y como dividen al cuadrante positivo en 4 regiones: en la región I el campo direccional apunta hacia el suroeste, en la región II el campo apunta hacia el sureste, en la región III apunta en dirección noreste y en la región IV hacia el noroeste.

Una implicación del análisis de las ceroclinas es la región invariante positiva, para esto veamos el siguiente resultado.

Teorema 5.8. Bajo las hipótesis del teorema 5.3, dado $\Omega = \{(x_2, x_3) \in \mathbb{R}^2 | 0 < x_2 < \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2+\sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma} \ y \ 0 < x_3 < \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}\}$. Se cumple que Ω es un conjunto invariante positivo para el modelo (5.9).

Demostración:

Dada la definición 2.3 debemos probar que para el flujo ϕ_t del sistema 5.9 se cumple que $\phi_t(\Omega) \subset \Omega$ para todo $t \ge 0$. Sea $(x_2, x_3) \in \Omega$, observemos que es suficiente probar que el campo vectorial de (5.9) apuntará hacia su interior. Observemos que las rectas $x_2 = \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2+\sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma} \quad y \quad x_3 = \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3} \quad son \ las \ asíntotas \ de x_2 - ceroclina \quad y \quad x_3 - ceroclina \ respectivamente; \ por \ lo \ que \ \Omega \ queda \ dividido \ en \ 4$



Figura 5.2: División del plano por las curvas ceroclinas, en rojo las $x_3 - ceroclinas$, en azul las $x_2 - ceroclinas$.

regiones, las cuales están determinadas por:

$$\begin{split} I. & \frac{\left[\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} - x_2\right]\left[1 + \left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)x_2\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2 + \sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma}\right)\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\pi}{\mu_1+\mu_2} - \frac{\pi}{\mu_1+\mu_2} + \frac{\pi}{\mu_1+\mu_2} + \frac{\pi}{\mu_1+\mu_2} + \frac{\pi}{\mu_1+\mu_2} + \frac{\pi}{\mu_1+\mu_2} + \frac{\pi}{\mu_1+\mu_2}\right)\right]} \\ & y \frac{\left[\frac{r_3}{\alpha} - x_3\right]\left[1 + \gamma x_3\right]}{\left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)\left[x_3 - \left(\frac{r_3}{\mu_3} + \frac{(b(1-\sigma)-c\sigma)}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}\right)\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\mu_2}\right)\right]} \\ & y \frac{\left[\frac{r_3}{\mu_3} - x_3\right]\left[1 + \gamma x_3\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\mu_2}\right)\right]} \\ & x_3 < \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}. \end{split}$$

$$III. & 0 < x_2 < \frac{\left[\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} - x_2\right]\left[1 + \left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)x_2\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\mu_2}\right)\right]} \\ & y \frac{\left[\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} - x_2\right]\left[1 + \left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)x_2\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\mu_2}\right)\right]} \right]} \\ IV. & \frac{\left[\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} - x_2\right]\left[1 + \left(\alpha \frac{1-\sigma}{\sigma} + \beta\right)x_2\right]}{\gamma \left[x_2 - \left(\frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{(1-\sigma)^2 + \sigma^2}{\mu_2}\right)\right]} \right]} \\ & < x_2 < \frac{\sigma[(r_1+r_2)-\epsilon(1-\sigma)]}{\mu_1+\mu_2} + \frac{a((1-\sigma)^2 + \sigma^2)\sigma}{(\mu_1+\mu_2)\gamma}} \\ & y (0 < x_3 < \frac{r_3}{\mu_3} + \frac{b(1-\sigma)-c\sigma}{(\alpha(1-\sigma)+\beta\sigma)\mu_3}. \end{aligned}$$

Del análisis de las ceroclinas tenemos que la región I apunta en dirección suroeste, la región II apunta en dirección sureste, la región III apunta hacia el noreste y la región IV hacia noroeste, esto nos indica que en cualquier punto de la región el campo vectorial siempre apuntará hacia el interior de Ω . Por lo tanto, la solución $\phi_t(x_2, x_3) \in \Omega$ para todo $t \ge 0$. Luego, Ω es un conjunto invariante positivo. Q.E.D.

El teorema 5.8 nos asegura la existencia de un conjunto invariante positivo, podemos apreciar esta región en la figura 5.3. Un resultado inmediato nos asegura la existencia y unicidad de soluciones en esta región.



Figura 5.3: Campo vectorial en la región Ω .

Corolario 5.1. Bajo las hipótesis del teorema 5.3. Dada cualquier condición inicial, $O(x_2^0, x_3^0) \in \Omega$, el sistema (5.9) tiene una única solución $\phi_t(x_2^0, x_3^0)$ en Ω .

Demostración:

Dado que el sistema (5.9) cumple con el teorema de existencia y unicidad en \mathbb{R}^2 , por el teorema 5.8 tenemos que dada una condición inicial $O(x_2^0, x_3^0) \in \Omega$, la solución $\phi_t(x_2^0, x_3^0) \in \Omega$, para todo t > 0. Por lo tanto, el sistema (5.9) cumple con el teorema de existencia y unicidad en Ω . Q.E.D.

Ahora probaremos que el sistema (5.9) es globalmente asintóticamente estable en Ω , para esto descartaremos la existencia de órbitas periódicas en Ω .

Teorema 5.9. Bajo las hipótesis del teorema 5.3, dado el conjunto invariante positivo Ω descrito en el teorema 5.8, se cumple que el sistema (5.9) no presenta órbitas periódicas en Ω .

Demostración:

Sea $B(x_2, x_3) = \frac{1}{x_2 x_3}$, observemos que $B \in C^1(\Omega)$ y que Ω es simplemente conexo. Denotemos por $G(x_2, x_3) = (g(x_2, x_3), h(x_2, x_3))$, al sistema reducido, donde h y g se definen como en las ecuaciones 5.19, observemos que

$$\begin{split} \nabla \cdot (BG) &= \frac{\partial (Bg)}{\partial x_2} + \frac{\partial (Bh)}{\partial x_3} \\ &= \frac{\partial \left(\left((r_1 + r_2) x_2 - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma} x_2^2 + \frac{((1 - \sigma)^2 + \sigma^2) a x_2 x_3}{1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3} - \epsilon (1 - \sigma) x_2 \right) \left(\frac{1}{x_2 x_3} \right) \right)}{\partial x_2} \\ &+ \frac{\partial \left(\left(r_3 x_3 - \mu_3 x_3^2 + \frac{(b \frac{1 - \sigma}{\sigma} - c) x_2 x_3}{1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3} \right) \left(\frac{1}{x_2 x_3} \right) \right)}{\partial x_3} \\ &= \frac{\partial \left(\frac{[(r_1 + r_2) - \epsilon (1 - \sigma)]}{x_3} - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma x_3} x_2 + \frac{((1 - \sigma)^2 + \sigma^2) a}{1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3} \right)}{\partial x_2} \\ &+ \frac{\partial \left(\frac{r_3}{x_2} - \frac{\mu_3}{x_2} x_3 + \frac{\frac{1 - \sigma}{\sigma} b - c}{1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3} \right)}{\partial x_3} \\ &= - \frac{\mu_1 + \mu_2}{\sigma x_3} - \frac{a((1 - \sigma)^2 + \sigma^2)(\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta)}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3)^2} - \frac{\mu_3}{x_2} \\ &- \frac{(b \frac{1 - \sigma}{\sigma} - c) \gamma}{(1 + (\alpha \frac{1 - \sigma}{\sigma} + \beta) x_2 + \gamma x_3)^2}. \end{split}$$

Para cualquier $(x_2, x_3) \in \Omega$ se tiene que $\nabla \cdot (BG)(x_2, x_3) < 0$, luego por el teorema 2.12, se concluye que el sistema (5.9) no presenta órbitas periódicas en Ω . Q.E.D.

El siguiente teorema es el resultado principal del trabajo de tesis y nos afirma que no importa que condición inicial tomemos en la región Ω siempre alcanzará el nivel de equilibrio al transcurrir el tiempo.

Teorema 5.10. Bajo las hipótesis del teorema 5.3, el punto de equilibrio no trivial, $E(x_2^*, x_3^*)$, es globalmente asintóticamente estable en Ω .

Demostración:

Sea Ω como en el teorema 5.8 y $(x_2, x_3) \in \Omega$, del teorema 5.9 tenemos que no existen órbitas periódicas en Ω , por el teorema 2.11 tenemos que el conjunto ω -limite estará dado por un punto de equilibrio. Por el teorema (5.3) sabemos que en Ω solo existe un punto de equilibrio, $E_3(x_2^*, x_3^*)$. Además, del teorema (5.9) sabemos que $\nabla \cdot (BG) < 0$, aplicando el teorema (2.13) tenemos que para la solución $\phi_t(x_2, x_3)$,

$$\lim_{t \to \infty} \phi_t(x_2, x_3) = (x_2^*, x_3^*).$$

Por lo tanto, el sistema es globalmente asintóticamente estable en Ω . Q.E.D.

El teorema 5.10 es de suma importancia biológica ya que, bajo las condiciones dadas, garantiza la coexistencia de plantas que engañan con su polinizador; es decir, ambos pueden convivir sin ningún riesgo de que alguna o ambas se extinga. Dentro de las implicaciones biológicas de este importante resultado podemos citar:

- I. No importa que tan pequeño sean las poblaciones siempre alcanzarán un nivel de equilibrio donde ambas coexistirán.
- II. La planta siempre puede engañar al insecto hasta lograr un beneficio máximo sin el peligro de llevar al polinizador a la extinción.
- III. En términos evolutivos, la planta puede disminuir significativamente la clase que produce recompensa y convertir la especie en prácticamente parásita.

Capítulo 6

Simulaciones numéricas

Nunca uses a un humano para hacer el trabajo de una máquina.

A. Smith

La simulación es una técnica numérica para realizar experimentos en una computadora, estos experimentos involucran ciertos tipos de modelos matemáticos y lógicos que describen el comportamiento de sistemas de negocios, económicos, físicos, biológicos, sociales, etc. Ocuparemos la simulación para visualizar los resultados más importantes del capítulo 5, las figuras mostradas se realizaron mediante el lenguaje de programación *phyton*.

En los capítulos anteriores se han presentado algunas simulaciones. En el capítulo 2, podemos apreciar las figuras 2.1 y 2.4, las cuales son curvas soluciones de los ejemplos 2.2 y 2.3. En el capítulo 3, la figura 3.1, es la simulación de un sistema dinámico, el cual es regido por un modelo logístico, ahora nos enfocaremos en simular cuestiones importantes de nuestro modelo.

En el apéndice A se presentan algunos códigos los cuales pueden servir de guía para aquellos interesados en modelar mediante *Python3*.

6.1. Simulaciones numéricas en \mathbb{R}^2

El teorema 5.10 nos asegura que sin importar la condición inicial que se tome en la región Ω , la solución tenderá hacia el punto de equilibrio $(x_2,^*, x_3^*)$, la figura 6.1 muestra una simulación de este resultado con los siguientes parámetros $r_1 = 9.0$, $r_2 = 5.0, r_3 = 5.0, a = 4.0, b = 5.0, c = 3.5, \mu_1 = 0.5, \mu_2 = 1.0, \mu_3 = 2, \sigma = 0.3,$ $\epsilon = 1.5, \alpha = 0.5, \beta = 0.01, \gamma = 0.3.$



Figura 6.1: Diagrama fase del sistema (5.9) con diferentes condiciones iniciales y el punto de equilibrio no trivial que es globalmente asintóticamente estable. El órigen del plano se encuentra ubicado en la parte inferior izquierda de la región Ω .

Para esta simulación, el parámetro $r_1 = 9.0$ ecológicamente significa que de la especie de plantas, nacen 9 plantas del primer grupo. De manera similar $r_2 = 5.0$, expresa que de la especie de plantas nacen 5 plantas que engañan. Análogamente, para los insectos $r_3 = 5.0$ significa que por cada insecto nacen 5 descendientes. El término $\sigma = 0.3$ nos indica que de 10 plantas 3 de ella engañarán y 7 ofrecerán recompensa. Los términos de competencia, ecológicamente nos dice que por cada encuentro que hay entre las especies mueren una determinada cantidad de individuos

de su especie. Así, $\mu_1 = 0.5$ y $\mu_2 = 1.0$, significa que por cada dos encuentros entre la especie de plantas muere 1 planta que ofrece recompensa y por cada encuentro entro entre la especie de plantas muere una del grupo que engaña. Similarmente, $\mu_3 = 2$ significa que cuando los insectos compiten, mueren dos de ellos. Los términos a, b y c miden los encuentros efectivos, es decir los encuentros que ayudan al aumento o disminución de las poblaciones. Así, a = 4.0 significa que con cada encuentro efectivo entre las plantas que ofrecen recompensa y los insectos nacen 4 plantas que ofrecen recompensa, b = 5.0 nos dice que por cada encuentro efectivo entre los insectos y las plantas que engañan, estas últimas aumentan su población en 5. Similarmente, c = 3.5 significa que por cada dos encuentros efectivos entre insectos y plantas que engañan mueren 7 insectos. Para los términos presentes en el término de saturación tenemos que $\alpha = 0.5$, nos dice que cada insecto tendrá la capacidad de visitar solo la mitad de las flores de una planta, $\beta = 0.01$ significa que después de visitar a 100 plantas que engañan, un insecto aprenderá a reconocerlas y evitarlas, $\gamma = 0.3$ nos indica que los insectos tienen la capacidad de visitar solo a un tercio de las flores de las plantas que engañan. Finalmente, el término $\epsilon = 1.5$ nos indica que en promedio muere mas de una planta a causa de la producción de polen o néctar.

Los valores dados para la simulación de la figura 6.1, cumplen las condiciones de los resultados obtenidos en el capítulo 5, por ejemplo, el teorema 5.7 tiene como hipótesis, $r_1 + r_2 > \epsilon$, el cual nos dice que la tasa de nacimiento de la especie de plantas tiene que ser mayor al costo biológico por producción de recompensas, para está simulación vemos que $r_1 + r_2 = 9.0 + 5.0 = 14.0 \text{ y} \epsilon = 1,5$, por lo que la hipótesis se satisface. En el lema 5.2, el cual es de importancia para mostrar la estabilidad local del sistema 5.9 en el punto de equilibrio no trivial, se toma como hipótesis que $b\frac{1-\sigma}{\sigma} > c$, esta condición nos dice que el beneficio obtenido por visitar a las plantas que ofrecen recompensa debe ser mayor al costo por visitar a la especie de plantas que engañan, en esta simulación tenemos que $b\frac{1-\sigma}{\sigma} = 5.0 \left(\frac{1-0.3}{0.3}\right) = 11.67 \text{ y} c = 3,5$, por lo que esta condición también se satisface.

Un factor importante en este modelo es el costo biológico que sufren las plantas por producir recompensas florales para sus polinizadores, en la figura 6.2 apreciamos



Figura 6.2: Simulaciones para diferentes parámetros de epsilon: (a) $\epsilon = 0.0$, (b) $\epsilon = 3.0$, (c) $\epsilon = 5.4$, (d) $\epsilon = 7.85$.

como se mueve el punto de equilibrio para diferentes valores de ϵ . Podemos observar que las hipótesis de los resultados expuestos en el capítulo 5 aseguran la coexistencia de las especies, lo cual se ha estudiado en diversas plantas que presentan este comportamiento como lo son la *Papaya Carica* y *Begonia Gracilis*.

En la figura 6.3 podemos observar como el costo hacia los insectos, producido por las interacciones con el grupo de plantas que no ofrecen recompensa, es decir que debido a que visitan a las plantas que engañan no pueden obtener néctar o alguna recompensa que es necesaria para que su población aumente, esto afecta a la dinámica entre ambas especies, de tal forma que si c es demasiado grande, el equilibrio no trivial podría no existir, esto produciría que no fuera posible la coexistencia entre las especies, lo cual puede llevar a que los insectos dejen de visitar a las plantas, afectando negativamente el aumento de población de la especie de plantas.



Figura 6.3: Simulaciones para diferentes valores de c: (a) c = 0.0, (b) c = 4.0, (c) c = 7.0, (d) c = 11.66.

Por otro lado, el aprendizaje de los insectos, el cual es medido por el parámetro β , es otro parámetro de interés. Las simulaciones sugieren que la coexistencia es posible para bajos niveles de aprendizaje, si los insectos aumentan su capacidad de aprendizaje, estos dejarían de visitar a la especie de plantas, haciendo así que la dinámica entre ambas especies peligre, ya que fuera de la región Ω no puede asegurarse la coexistencia entre las especies. Por ejemplo, si se presenta un fenómeno externo (incendio, huracán, etc.) que perturbe el ecosistema las poblaciones pueden salir de Ω .



Figura 6.4: Simulaciones para diferentes valores de β : (a) $\beta = 0.0$, (b) $\beta = 2.0$, (c) c = 7.0, (d) $\beta = 15.0$.

6.2. Simulaciones numéricas en \mathbb{R}^3

El análisis del modelo se realizó en \mathbb{R}^2 , estos resultados se pueden interpretar en \mathbb{R}^3 mediante el cambio de variable (5.2) propuesto en la reducción del sistema. En esta sección se simulará el comportamiento de algunas curvas solución y de puntos de equilibrio en el espacio, para esto vamos a variar los parámetros de interés ϵ , c y β . Los cuales modelan el costo biológico por producir recompensas por parte del primer grupo de plantas, el costo biológico que sufre el insecto al visitar a las plantas que engañan y el aprendizaje de los insectos identificando a las plantas que engañan, respectivamente. Estos parámetros son de interés biológico ya que en la literatura (véase [26], [2], [6] y [7]) se estudian fenómenos ecológicos relacionados a ellos.



Figura 6.5: Curvas solución en \mathbb{R}^3 .

En la figura 6.5 se muestran 4 curvas solución en \mathbb{R}^3 , se puede apreciar su comportamiento tendiendo al punto de equilibrio del sistema, los valores de los parámetros utilizados para esta simulación son: $r_1 = 6.0$, $r_2 = 4.0$, $r_3 = 5.0$, a = 4.0, b = 5.0, c = 3.5, $\mu_1 = 0.5$, $\mu_2 = 1.0$, $\mu_3 = 3.0$, $\sigma = 0.3$, $\epsilon = 0.5$, $\alpha = 0.5$, $\beta = 0.01$, $\gamma = 0.3$, en esta simulación se observa que se preservan los resultados del capítulo 5, lo cual es una consecuencia del cambio de variable (5.2).

Para las siguientes simulaciones se toman valores que satisfacen las condiciones de los resultados del capítulo 5. Los valores fijos son los ocupados para realizar la simulación de la figura 6.5.

En la figura 6.6, en rojo, se muestra en el espacio los puntos de equilibrio no triviales del sistema, podemos apreciar que a mayor valor de ϵ los puntos tienden a decrecer. En azul se observa una curva que depende de ϵ , la cual está compuesta por puntos de equilibrio no triviales, esta curva es decreciente para valores de ϵ compren-



Figura 6.6: Puntos de equilibrio variando ϵ con: $\epsilon = 0.0, \epsilon = 3.0, \epsilon = 5.4, \epsilon = 7.85$

didos entre 0 y 7.85, podemos notar que el primer grupo de plantas, las que están en relación mutualista son las más afectas en la dinámica, cuando el costo por producir, polen ó néctar aumenta, esto es debido a que ϵ , es el parámetro de costo biológico por producir recompensas que sufre este grupo.

En la figura 6.7 podemos apreciar cuatro puntos de coexistencia en color rojo. La curva azul está dada en función del parámetro c para valores entre 0 y 11.66, esta curva nos muestra como se mueven los puntos de coexistencia en el espacio, podemos observar que la curva es decreciente y que la especie de insectos es la que mayor se ve afectada, esto es debido a que el parámetro c mide el costo que sufren los polinizadores al interactuar con el grupo de plantas que engañan.

En la figura 6.8 observamos en rojo el comportamiento de 4 puntos de coexistencia, los cuales decrecen, esto se debe a que el parámetro β varia de 0 a 15. En azul observamos una curva de puntos de equilibrio no triviales con pendiente negativa. El parámetro β mide el aprendizaje del insecto por lo que la especie de plantas se



Figura 6.7: Puntos de equilibrio variando c con: c = 0.0, c = 4.0, c = 7.0, c = 11.66.

ve afectada al aumentar el aprendizaje, ya que el insecto evitará visitar a la especie debido al engaño que sufre por el segundo grupo de plantas, el cual no ofrece ninguna recompensa beneficiosa para el insecto. Sin embargo, también se puede observar que en esta simulación los insectos también son afectados por el aumento de aprendizaje, esto nos indica que en esta simulación el insecto visitó en mayor medida a las plantas que engañan, por lo cual el insecto se vio afectado al no obtener recompensas necesarias para el aumento de población.



Figura 6.8: Puntos de equilibrio variando β con: $\beta=0.\,0,\,\beta=2.\,0,\,\beta=7.\,0,\,\beta=15.\,0.$

Conclusiones

La polinización es un proceso natural fascinante, de la que surgen diversos tipos de interacciones como se muestra al inicio de este documento, no deja de fascinarnos la excepcional capacidad de las especies involucras a adaptarse y evolucionar a los diversos sistemas de interacción que existen. En este trabajo de tesis planteamos un nuevo modelo matemático regido por ecuaciones diferenciales ordinarias, mediante el cual buscamos responder algunas preguntas sobre la interacción entre una especie de plantas que engañan y alguna especie de insectos polinizadores.

La primera pregunta, ¿Qué tan costoso es para las plantas producir recompensas para sus polinizadores?, es resuelta cuando se analiza la existencia y unicidad de un punto de coexistencia entre las especies, encontrando que el costo de producir recompensa debe ser menor que la tasa total de nacimiento de la especie de plantas, $r_1 + r_2 > \epsilon$, la interpretación biológica que se le da a esta desigualdad sugiere que si el costo de producir recompensa llegase a superar la tasa de nacimiento de la especie de plantas, podría correr en riesgo la estabilidad en el ecosistema. En las simulaciones realizadas sobre el parámetro ϵ se puede observar en la figura 6.6 que el nivel de equilibrio decrece conforme el valor de ϵ aumenta, por lo que el nivel de equilibrio para la planta cuantifica el costo biológico.

La segunda pregunta, ¿Qué tan costoso es para las plantas el engaño del segundo grupo? En las simulaciones del parámetro c, podemos inferir que a mayor costo el equilibrio tiende a decrecer, sin embargo, son los insectos quienes sufren más cuando el costo es mayor, lo cual biológicamente tiene sentido ya que al ser engañadas por el segundo grupo de plantas, se quedan sin recompensa lo cual es de vital importancia para su especie. La tercera pregunta, ¿Es posible la coexistencia de las especies bajo los supuestos de engaño y aprendizaje? Esta pregunta lo responde el resultado principal de esta tesis, el teorema 5.10. Este resultado afirma que bajo ciertas condiciones es posible la coexistencia de las especies y mientras se satisfagan las hipótesis de este teorema podremos asegurar que las especies pueden sobrevivir, aunque exista aprendizaje por parte de los insectos y costos biológicos que se da naturalmente de su interacción. Es importante mencionar que el mismo teorema excluye las órbitas periódicas y por ende los ciclos límites, por lo que a diferencia de otros modelos donde la relación entre las especies suele ser oscilatorio, en este modelo siempre tenderá hacia un único estado de equilibrio donde ambas especies coexisten. Justamente este resultado explica lo que se observa en la naturaleza, por ejemplo, el por qué las plantas como la *papaya carica, begonia gracilis*, entre otras plantas siguen coexistiendo con sus polinizadores aún cuando recurren al engaño. De hecho, si las plantas pudieran medir su nivel de engaño podrían alcanzar un beneficio máximo, así como lo muestra la figura 6.7.

Como trabajo futuro se pretende estudiar el modelo en una región más grande que Ω en busca de oscilaciones periódicas donde ambas especies sean sensibles a perturbaciones. Además de validar los resultados con datos de campo.

Apéndice A

Python

Simulaciones numéricas de curvas solución en \mathbb{R}^2 y \mathbb{R}^3

#Importando modulos necesarios import matplotlib.pyplot as plt import numpy as np import sympy from mpl toolkits.mplot3d import Axes3D import scipy.stats as st from sympy import * from IPython.display import Latex #Parametrosr1 = 9r2=5r3=5a=4b=5c = 3.5mu1=0.5mu2=1mu3=2

```
sigma = 0.3
epsilon = 1.5
alpha=0.5
beta = 0.01
gamma = 0.3
R = r1 + r2
mu=(mu1+mu2)/sigma
S = ((1 - sigma) * (1 - sigma) + sigma * sigma) * a
B = alpha * ((1 - sigma) / (sigma)) + beta
E = epsilon * (1 - sigma)
P = (b*((1 - sigma)) / (sigma)) - c)
ax2=(R-E)/(mu)+(S)/(mu*gamma)
ax3=r3/mu3+(P/(B*mu3))
\# Definimos el sistema de ecuaciones
def f1(x^2, x^3):
     return ((R-E)*x2-mu*x2*x2+((S*x2*x3)/(1+B*x2+gamma*x3))))
def f2(x^2, x^3):
     return (r3 * x3 - mu3 * x3 * x3 + ((P * x2 * x3)/(1 + B * x2 + gamma * x3))))
#RKO4
def RKO4(f1,f2, x0, y0,a,b,n):
     x=np.zeros(n+1)
     \mathbf{x}[0] = \mathbf{x}0
     y=np.zeros(n+1)
     y[0] = y0
     h=(b-a)/n
     for i in range(1, n+1):
          11 = h * f1(x[i-1], y[i-1])
          m1 = h * f2(x[i-1], y[i-1])
          12 = h * f1 (x [i-1]+l1/2, y [i-1]+m1/2)
          m_{i} = h * f_{2} (x [i-1]+l_{1}/2, y [i-1]+m_{1}/2)
```

```
13=h*f1(x[i-1]+l2/2,y[i-1]+m2/2)
        m3=h*f2(x[i-1]+l2/2,y[i-1]+m2/2)
         14 = h * f1 (x [i-1]+13, y [i-1]+m3)
        m4=h*f2(x[i-1]+l3,y[i-1]+m3)
        x[i] = x[i-1] + (1/6) * (11 + 2 + 12 + 2 + 13 + 14)
        y[i]=y[i-1]+(1/6)*(m1+2*m2+2*m3+m4)
        \#print(x[i],y[i])
    return (x, y)
#deltas
d1 \!=\! 0.0001
d2 = 0.0001
#Soluciones en el plano
for i in range(1,1000000):
    x_{20} = np.random.uniform(0+d1,ax_{2}-d1)
    x30=np.random.uniform(0+d1,ax3-d1)
    (x, y) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 1000)
    plt.plot(x,y)
#Region Omega
t=np.linspace(-1, 10, 1001)
y_{1}=np.linspace(0, (r_{3}/mu_{3}+(P/(B*mu_{3}))), 1001)
axy1=np.linspace(0,((R-E)/(mu)+(S)/(mu*gamma)),1001)
asinx=np.ones(1001)*((R-E)/(mu)+(S)/(mu*gamma))
asiny=np.ones(1001)*(r3/mu3+(P/(B*mu3)))
zet=np.zeros(1001)
plt.plot(asinx,y1,'k')
plt.plot(t,zet,'k')
plt.plot(zet,t,'k')
plt.plot(asinx,y1,'k')
plt.plot(axy1,asiny,'k')
#Formato de impresion
```

```
plt.xticks([])
plt.yticks ([])
plt.xlim(-0.3, 4.7)
plt.ylim(-0.3, 6.5)
plt.text(0.04,6.2, "$x 3$")
plt.text(4.5, -0.25, "$x_2$")
plt.text(0.04, -0.25, "O")
plt.text(2, 6, "\$ \setminus Omega\$", fontsize=15)
#simulacion3D
for i in range (1,2):
    x_{20}=np.random.uniform(d1,d2)
    x30=np.random.uniform(d1,d2)
    (xa, ya) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 10000)
    za = xa * ((1 - sigma) / sigma)
for i in range (1,2):
    x_{20}=np.random.uniform(d1,d2)
    x30=np.random.uniform(ax3-d1,ax3-d2)
    (xb,yb)=RKO4(f1,f2,x20,x30,d1,ax2-d1,10000)
    zb=xb*((1-sigma)/sigma)
for i in range (1,2):
    x20=np.random.uniform(ax2-d1,ax2-d2)
    x30=np.random.uniform(d1,d2)
    (xc, yc) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 10000)
    zc = xc * ((1 - sigma) / sigma)
for i in range (1,2):
    x20=np.random.uniform(ax2-d1,ax2-d2)
    x30=np.random.uniform(ax3-d1,ax3-d2)
    (xd, yd) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 10000)
    zd=xd*((1-sigma)/sigma)
fig=plt.figure()
```
```
ax=Axes3D(fig)
ax.plot(za,xa,ya)
ax.plot(zb,xb,yb)
ax.plot(zc,xc,yc)
ax.plot(zd,xd,yd)
#Punto de equilibrio no trivial
x, y=symbols('x, y')
ec1=Eq(R-E-mu*x+(S*y)/(1+B*x+gamma*y),0)
ec2 = Eq(r_3 - m_3 + y + (P + x))/(1 + B + x + gamma + y), 0)
res=solve([ec1, ec2], x, y)
n=len(res)
for i in range (0, n):
    if re(res[i][0]) > 0 and re(res[i][1]) > 0:
         x2e=re(res[i][0])
        x3e=re(res[i][1])
         x1e=x2e*((1-sigma)/sigma)
ax.plot(x1e,x2e,x3e,'.k')
ax.text(x1e+0.15,x2e,x3e-0.15,"$E 3(x 1^*, x 2^*, x 3^*)$",color='black')
#Ejes
ax.set xlabel('$x 1$')
ax.set ylabel('$x 2$')
ax.set_zlabel('$x_3$')
plt.show()
```

Simulaciones numéricas en \mathbb{R}^2 variando parámetros

```
# importando modulos necesarios
import matplotlib.pyplot as plt
import numpy as np
import sympy
```

```
from mpl_toolkits.mplot3d import Axes3D
import scipy.stats as st
from sympy import *
from IPython.display import Latex
\#Parametros
r1=9
r2{=}5
r3=5
a=4
b=5
\#c = 3.5
c1 = [0, 4, 7, 11.66]
mu1=0.5
mu2=1
mu3=2
sigma = 0.3
epsilon = 1.5
\#epsilon1 = [0, 3, 5.4, 7.85]
alpha = 0.5
beta = 0.01
\#beta1 = [0, 2, 7, 15]
gamma = 0.3
for j in range (0, 4):
    #epsilon=epsilon1[j]
    c=c1[j]
    #beta=beta1[j]
    R = r1 + r2
    mu=(mu1+mu2)/sigma
    S = ((1 - sigma) * (1 - sigma) + sigma * sigma) * a
    B=alpha*((1-sigma)/(sigma))+beta
```

```
E = epsilon * (1 - sigma)
P = (b*((1 - sigma)) / (sigma)) - c)
ax2 = (R - E) / (mu) + (S) / (mu * gamma)
ax3=r3/mu3+(P/(B*mu3))
# Definimos el sistema de ecuaciones
def f1(x^2, x^3):
     return ((R-E)*x2-mu*x2*x2+((S*x2*x3)/(1+B*x2+gamma*x3)))
def f2(x^2, x^3):
     return (r3 * x3 - mu3 * x3 * x3 + ((P * x2 * x3))/(1 + B * x2 + gamma * x3)))
#RKO4
def RKO4(f1,f2, x0, y0,a,b,n):
     x=np.zeros(n+1)
     \mathbf{x}[0] = \mathbf{x}0
     y=np.zeros(n+1)
     y[0] = y0
     h=(b-a)/n
     for i in range (1, n+1):
          l1=h*f1(x[i-1],y[i-1])
         m1 = h * f2 (x [i-1], y [i-1])
          12 = h * f1 (x [i-1]+l1/2, y [i-1]+m1/2)
         m_{i} = h * f2 (x [i-1]+l1/2, y [i-1]+m1/2)
          13 = h * f1 (x [i-1]+12/2, y [i-1]+m2/2)
         m3=h*f2(x[i-1]+l2/2,y[i-1]+m2/2)
         14 = h * f1 (x [i-1]+13, y [i-1]+m3)
         m4=h*f2(x[i-1]+13,y[i-1]+m3)
         x[i] = x[i-1] + (1/6) * (11 + 2 + 12 + 2 + 13 + 14)
         y[i] = y[i-1] + (1/6) * (m1+2*m2+2*m3+m4)
     return (x, y)
#deltas
d1 = 0.001
```

```
d2 = 0.001
plt.subplot(2, 2, j+1)
y1=np.linspace(0, (r3/mu3+(P/(B*mu3))), 1001)
axy1=np.linspace(0,((R-E)/(mu)+(S)/(mu*gamma)),1001)
asinx=np.ones(1001)*((R-E)/(mu)+(S)/(mu*gamma))
asiny=np.ones(1001)*(r3/mu3+(P/(B*mu3)))
zet=np.zeros(1001)
plt.plot(asinx,y1,'k')
plt.plot(axy1,zet,'k')
plt.plot(zet,y1,'k')
#soluciones
for i in range (1,2):
    x20=np.random.uniform(d1,d2)
    x30=np.random.uniform(d1,d2)
    (xa, ya) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 10000)
    plt.plot(xa,ya,'-k')
for i in range(1,2):
    x_{20}=np.random.uniform(d1, d2)
    x30=np.random.uniform(ax3-d1,ax3-d2)
    (xb, yb) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 10000)
    plt.plot(xb, yb, '-k')
for i in range (1,2):
    x20=np.random.uniform(ax2-d1,ax2-d2)
    x30=np.random.uniform(d1,d2)
    (xc, yc) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 1000)
    plt.plot(xc, yc, '-k')
for i in range (1,2):
    x20=np.random.uniform(ax2-d1,ax2-d2)
    x30=np.random.uniform(ax3-d1,ax3-d2)
    (xd, yd) = RKO4(f1, f2, x20, x30, d1, ax2-d1, 1000)
```

```
plt.plot(xd, yd, '-k')
x, y=symbols ('x, y')
ec1=Eq(R-E-mu*x+(S*y)/(1+B*x+gamma*y),0)
ec2 = Eq(r_3 - m_3 + y + (P + x)) / (1 + B + x + gamma + y), 0)
res=solve([ec1, ec2], x, y)
n=len(res)
for i in range (0,n):
    if re(res[i][0]) > 0 and re(res[i][1]) :
         x2e=re(res[i][0])
         x3e=re(res[i][1])
plt.plot(x2e,x3e,'.r')
\#presentacion
plt.ylabel('$x 3$', rotation=0)
if j = 0:
    plt.title("(a)")
if i == 1:
   plt.title("(b)")
if i = 2:
   plt.title("(c)")
   plt.xlabel('$x 2$')
if j = 3:
    plt.title("(d)")
    plt.xlabel('$x 2$')
plt.plot(asinx,y1,'k')
plt.plot(axy1,asiny,'k')
```

Simulaciones numéricas de puntos de equilibrio en \mathbb{R}^3

#Importando modulos necesarios import matplotlib.pyplot as plt

import numpy as np import sympy from mpl_toolkits.mplot3d import Axes3D import scipy.stats as st from sympy import * from IPython.display import Latex #Parametrosr1=6r2=4r3=5a=4b=5c = 3.5#c1 = [0, 4, 7, 11.66]mu1 = 0.5mu2=1mu3=3sigma = 0.3alpha = 0.5 $\#beta\!=\!0.01$ beta1 = [0, 2, 7, 15]gamma = 0.3epsilon = 0.5#epsilon1 = [0, 3, 5.4, 7.85]alpha = 0.5gamma = 0.3fig=plt.figure() ax=Axes3D(fig) for j in range (0, 4): #epsilon=epsilon1[j]

```
#c=c1[j]
beta=beta1[j]
R = r1 + r2
mu=(mu1+mu2)/sigma
S = ((1 - sigma) * (1 - sigma) + sigma * sigma) * a
B = alpha * ((1 - sigma)) / (sigma)) + beta
E=epsilon*(1-sigma)
P = (b*((1-sigma)/(sigma))-c)
ax2=(R-E)/(mu)+(S)/(mu*gamma)
ax3=r3/mu3+(P/(B*mu3))
#deltas
d1 = 0.001
d2 = 0.001
ax.set xlabel('$x 1$')
ax.set ylabel('$x 2$')
ax.set zlabel('$x 3$')
plt.show()
x, y=symbols('x,y')
ec1=Eq(R-E-mu*x+(S*y)/(1+B*x+gamma*y),0)
ec2 = Eq(r_3 - m_3 + y + (P + x)) / (1 + B + x + gamma + y), 0)
res=solve([ec1, ec2], x, y)
n=len(res)
for i in range(0,n):
    if re(res[i][0]) > 0 and re(res[i][1]) :
         x2e=re(res[i][0])
         x3e=re(res[i][1])
         x1e=x2e*((1-sigma)/sigma)
ax.plot(x1e,x2e,x3e,'.r')
if j = 0:
    \#ax.text(x1e+0.05,x2e,x3e,"\$) epsilon = 0.0\$", color = 'black')
```

```
\#ax.text(x1e+0.01,x2e,x3e," $c=0.0$", color='black')
         ax.text(x1e+0.01, x2e, x3e, "\$) beta=0.0$", color='black')
    if j = 1:
         \#ax.text(x1e+0.05,x2e,x3e,"\$) epsilon = 3.0\$", color = 'black')
         \#ax.text(x1e+0.01,x2e,x3e,"\$c=4.0\$",color='black')
         ax.text(x1e+0.01, x2e, x3e, "\$) \setminus beta=2.0\$", color='black')
    if j = 2:
         \#ax.text(x1e+0.05,x2e,x3e,"\$\epsilon=5.4\$",color='black')
         \#ax.text(x1e+0.01,x2e,x3e,"$c=7.0$",color='black')
         ax.text(x1e+0.01, x2e, x3e, "\$) \setminus beta=7.0\$", color='black')
    if j = 3:
         \#ax.text(x1e+0.05,x2e,x3e,"\epsilon=7.85",color='black')
         \#ax.text(x1e+0.01,x2e,x3e,"$c=11.66$",color='black')
         ax.text (x1e+0.01, x2e, x3e, "\$)  beta = 15.0$", color = 'black ')
beta2=np.linspace(0,15,50)
\#c2=np.linspace(0,11.66,50)
\#epsilon2=np.linspace(0, 7.85, 50)
x1ae=np.zeros(50)
x2ae=np.zeros(50)
x3ae=np.zeros(50)
for j in range (0, 50):
    print (x1ae, x2ae, x3ae)
    R = r1 + r2
    mu=(mu1+mu2)/sigma
    S = ((1 - sigma) * (1 - sigma) + sigma * sigma) * a
    B=alpha*((1-sigma)/(sigma))+beta2[j]
    #B=alpha*((1-sigma)/(sigma))+beta
    \#E=epsilon2[j]*(1-sigma)
    E = epsilon * (1 - sigma)
    P = (b*((1-sigma)/(sigma))-c)
```

```
100
```

```
\#P = (b*((1 - sigma) / (sigma)) - c2[j])
    #deltas
    d1 \!=\! 0.001
    d2\!=\!0.001
    xa, ya=symbols ('xa, ya')
    ec11=Eq(R-E-mu*xa+(S*ya)/(1+B*xa+gamma*ya),0)
    ec21=Eq(r3-mu3*ya+(P*xa)/(1+B*xa+gamma*ya),0)
    res=solve([ec11, ec21], xa, ya)
    n=len(res)
    for i in range(0,n):
        if re(res[i][0]) > 0 and re(res[i][1]) :
             x2ae[j]=re(res[i][0])
             x3ae[j]=re(res[i][1])
             x1ae[j]=x2ae[j]*((1-sigma)/sigma)
    print(x1ae[j],x2ae[j],x3ae[j])
ax.plot(x1ae,x2ae,x3ae,'-b')
ax.set xlabel('$x 1$')
ax.set ylabel('$x 2$')
ax.set zlabel('$x 3$')
plt.show()
```

Bibliografía

- [1] José Augusto. Esquema de la ecolocación en los murciélagos, recuperado de: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ecolocacion_ murcielagos.jpg, 28 de octubre de 2021.
- [2] Manfred Ayasse. Floral scent and pollinator attraction in sexually deceptive orchids. In *Biology of floral scent*, pages 233–256. CRC Press, 2006.
- [3] William E Boyce, Richard C DiPrima, Hugo Villagómez Velázquez, et al. Elementary differential equations and boundary value problems. Ecuaciones diferenciales y problemas con valores en la frontera. 2004.
- [4] M. Braun. Ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones. Grupo Editorial Iberoamérica, México, 1990.
- [5] Norman Carreck. Chapter 5 decline of bees and other pollinators. pages 109– 118, 2016.
- [6] Elizabeth Chávez-García and Sonia Vázquez-Santana. "Morfología floral y embriología de begonia gracilis (Begoniaceae): su relevancia en la Monoecia". Botanical Sciences, 90(4):367, 2012.
- [7] Charles Darwin. La fecundación de las orquídeas. Laetoli Editorial, 2007.
- [8] Leah Edelstein-Keshet. Mathematical models in biology. SIAM, 2005.
- [9] Michael A. Fishman and Lilach Hadany. Plant-pollinator population dynamics. *Theoretical Population Biology*, 78(4):270–277, December 2010.

- [10] GF Gause. The struggle for existence. Hafner, New York. Original edition. Williams & Wilkins, Baltimore, 1964.
- [11] Mariana Gelambi. Relaciones interespecíficas: tipos y ejemplos, recuperado de https://www.lifeder.com/wp-content/uploads/2019/04/webp. net-compress-image-2-630x420.jpg, 28 de octubre de 2021.
- [12] Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Población.
- [13] Morris W Hirsch, Stephen Smale, and Robert L Devaney. Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos. Academic press, 2012.
- [14] Ana Hoffmann. El Maravilloso Mundo de los Arácnidos. Fondo de cultura económica, 1993.
- [15] CAJ Kreutz. Uber ophrys apifera und ihre varietäten in den niederlanden. J. Eur. Orch, 46(1):5–30, 2014.
- [16] Alfred James Lotka. Elements of Physical Biology, by Alfred J. Lotka. 1925.
- [17] Thomas Robert Malthus, José María Noguera, Joaquín Miquel, Eusebio María del Valle, et al. Ensayo sobre el principio de la población. 1846.
- [18] Connell Mccluskey and James Muldowney. Stability implications of bendixson's criterion. Siam Review - SIAM REV, 40:931–934, 11 1998.
- [19] James D. Murray. Mathematical Biology: I. An Introduction. Springer Science & Business Media, 2011.
- [20] Guiomar Nates Parra. Abejas silvestres y polinización. CATIE, Turrialba (Costa Rica), 2005.
- [21] Horst Neve and Max Rubner-Institut. Kolorierte rasterelektronenmikroskopische aufnahmen von lactobacillus paracasei, recuperdado de: https://commons. wikimedia.org/wiki/file:lactobacillus_paracasei.jpg, 26 de octubre de 2021.

- [22] Lawrence Perko. Differential equations and dynamical systems, volume 7. Springer Science & Business Media, 2013.
- [23] Simon G. Potts, Peter Neumann, Bernard Vaissière, and Nicolas J. Vereecken. Robotic bees for crop pollination: Why drones cannot replace biodiversity. 642:665–667, 2018.
- [24] Leslie Real. Pollination Biology. Elsevier, 1983.
- [25] Cecilia Leonor Jiménez Sierra, María Loraine Matias Palafox, et al. Cuando el amor domina en las relaciones entre individuos de distintas especies: polinizadores y sus flores preferidas. 2012.
- [26] Jorge Soberón. Ecología de poblaciones. Fondo de cultura económica, 1995.
- [27] Lawrence E Spence, Arnold J Insel, and Stephen H Friedberg. *Elementary linear algebra*. Prentice Hall, 2000.
- [28] CK Sprengel. Das entdeckte geheimnifs der natur im bau and in der befruchtung der blumen. facsimille-druck. 1793.
- [29] Steven H Strogatz. Nonlinear Dynamics and Chaos Perseus Books. Perseus Books, 1994.
- [30] Joaquín A Ugarte-Núñez. Clave de identificación por ecolocación de 20 especies de murciélagos del suroeste de Perú. Ciencia & Desarrollo, (27):37–48, 2020.
- [31] Vito Volterra. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. C. Ferrari, 1927.
- [32] Virgilio Vázquez Hipólito. Modelación Matemática de la Interacción Planta-Polinizador y bifurcación hacia atrás en un modelo epidemiológico con fecundidad aumentada. PhD thesis, Centro de Investigación en Matemáticas, A.C., 2016.
- [33] Yuanshi Wang, Hong Wu, and Shan Sun. Persistence of pollination mutualisms in plant-pollinator-robber systems. *Theoretical Population Biology*, 81(3):243-250, May 2012.