



UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA DE LA MIXTECA

UN MODELO MATEMÁTICO PARA LA DINÁMICA  
EVOLUTIVA DE LA POLINIZACIÓN POR ENGAÑO

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN MATEMÁTICAS APLICADAS

PRESENTA:

**JOKSAN AVENDAÑO CABALLERO**

DIRECTOR DE TESIS:

**DR. VIRGILIO VÁZQUEZ HIPÓLITO**

CO-DIRECTOR DE TESIS:

**M.C. GRACIELA CASTRO GONZÁLEZ**

*HUAJUAPAN DE LEÓN, OAXACA.*

*JULIO DE 2024*



*Dedicado a mi madre,  
Olga Caballero Hernandez  
y a mi padre,  
Felix Avendaño Perez.*



# Agradecimientos

Con este trabajo concluyo una ardua estancia en la universidad; sin embargo, esto es tan solo una pequeña parte de todo el camino que me queda por recorrer. Quisiera agradecer a las personas que formaron parte en este proceso.

Principalmente, agradezco a mi madre, que con su inmenso amor incondicional y su apoyo cuando más lo necesitaba, así como a mi padre por darme grandes consejos y la confianza necesaria, pudieron motivarme a no rendirme y a esforzarme a pesar de las adversidades, alentándome siempre a ser una mejor persona. A mis hermanas, que a pesar de tener pequeños conflictos estoy seguro que siempre contaré con ustedes, así como ustedes siempre contarán conmigo.

Quiero agradecer a mi director de tesis, Dr. Virgilio Vázquez Hipólito y codirectora, M.C. Graciela Castro González, por su gran ayuda y paciencia durante la realización de este trabajo. Por estar ahí cuando necesitaba una guía y motivarme a seguir avanzando.

A mis sinodales, Dr. Emmanuel Abdias Romano Castillo, M. C. Tirso Miguel Ángel Ramírez Solano y Dr. Tomás Pérez Becerra, por el tiempo dedicado a la revisión de esta tesis y a sus observaciones para lograr un mejor trabajo.

A todos los profesores que me impartieron clases, quienes además de instruir, lograron compartir su pasión por las matemáticas y la docencia. Así como a Andrea, amigos y compañeros, quienes estuvieron durante todo este proceso de aprendizaje brindándome su cariño y apoyo .



# Índice general

<b>Introducción</b>	<b>1</b>
<b>1. Preliminares sobre polinización por engaño</b>	<b>5</b>
1.1. La polinización . . . . .	5
1.2. Polinización por engaño . . . . .	8
<b>2. Preliminares de sistemas dinámicos</b>	<b>11</b>
2.1. Sistemas dinámicos continuos . . . . .	11
2.2. Estabilidad de sistemas lineales . . . . .	16
2.3. Estabilidad de sistemas no lineales . . . . .	22
<b>3. Modelación matemática en dinámica de poblaciones</b>	<b>29</b>
3.1. Modelos poblacionales . . . . .	29
3.2. Modelo presa-depredador . . . . .	32
<b>4. Modelación matemática de la polinización por engaño</b>	<b>35</b>
4.1. Un modelo para la polinización por engaño . . . . .	35
4.2. Propuesta para la función de aprendizaje . . . . .	46
4.2.1. Elección de hipótesis y parámetros . . . . .	47
4.2.2. Análisis de estabilidad local del modelo . . . . .	49
<b>5. Simulación numérica e interpretación biológica</b>	<b>61</b>
<b>Conclusiones</b>	<b>73</b>
<b>Apéndice</b>	<b>75</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>79</b>





# Índice de figuras

1.1. Diente de león de la especie anemófila . . . . .	6
1.2. Planta Vallisneria . . . . .	6
1.3. Ejemplo de polinización entomófila . . . . .	7
1.4. Ejemplo de polinización ornotófila . . . . .	7
1.5. Ejemplo de polinización quiropterófila . . . . .	8
1.6. Orquídea apifera . . . . .	9
2.1. Retrato fase del ejemplo 2.5. . . . .	17
2.2. Punto nodo asintóticamente estable. . . . .	20
2.3. Punto silla. . . . .	21
2.4. Punto centro. . . . .	21
2.5. Punto foco asintóticamente estable. . . . .	22
3.1. Modelo Logístico. . . . .	31
3.2. Retrato fase del modelo 3.5. . . . .	33
3.3. Comportamiento de las poblaciones: presa (P) y depredador (D). . . . .	33
4.1. Punto de equilibrio $E(x^*, y^*)$ visto como la intersección de la función $g(x)$ (curva) con la recta $l(x)$ . En este caso $\beta(x) = \beta x$ . . . . .	40
4.2. Órbitas periódicas para diferentes curvas de aprendizaje . . . . .	42
4.3. Múltiples estados estacionarios . . . . .	45
4.4. Función de aprendizaje con parámetro $a = 2$ . . . . .	46
4.5. Función $g(x)$ con $r = 3$ , $a = 0.5$ y $\mu_1\mu_2/b = 1/2$ . . . . .	53
4.6. Intersección de $l(x)$ y $g(x)$ con $r = 3$ , $a = 1$ y $\mu_1\mu_2/b = 1/2$ . . . . .	53
5.1. Retrato fase y comportamiento típico de las soluciones del sistema (4.7) con parámetros: $b = 0.5$ , $r = 4$ , $\mu_1 = 1$ , $\mu_2 = 2$ , $a = 1.8$ y $c = 3$ . . . . .	62

5.2. Función $g(x)$ con parámetros: $b = 1.5$ , $r = 4$ , $\mu_1 = 0.8$ , $\mu_2 = .12$ y $a = 1.8$ . . . . .	63
5.3. Retrato fase y el comportamiento de una solución típica del sistema (4.7) con $c = 3$ . . . . .	63
5.4. Punto de equilibrio $E_3$ en el retrato fase y el comportamiento típico de las soluciones en esta configuración. . . . .	64
5.5. El punto de equilibrio $E_4(2.77, 1.36)$ es un punto silla. . . . .	65
5.6. El punto de equilibrio $E_5(3.82, 31.55)$ es localmente asintóticamente estable. . . . .	66
5.7. Retrato fase del sistema (4.7) con $c = 10$ . . . . .	66
5.8. El punto de equilibrio $E_2(0, 13.42)$ es localmente asintóticamente estable. . . . .	67
5.9. El punto de equilibrio $E_3(3.61, 14.12)$ es un punto silla. . . . .	67
5.10. El punto de equilibrio $E_4(3.69, 18.92)$ es localmente asintóticamente estable. . . . .	68
5.11. Retrato fase del sistema (4.7) con $c = 61$ . . . . .	68
5.12. Retrato fase del sistema (4.7) con $c = 63$ . . . . .	69
5.13. El punto de equilibrio $E_3(0.31, 0.54)$ presenta una órbita periódica alrededor de él. . . . .	70
5.14. El punto de equilibrio $E_4(0.57, 0.54)$ es un punto silla . . . . .	70
5.15. El punto de equilibrio $E_5(2.47, 32.79)$ es localmente asintóticamente estable. . . . .	71
5.16. a) Comportamiento del aprendizaje del polinizador frente al engaño. b) Comportamiento de las poblaciones para $c = 4.6$ . . . . .	72

# Lista de tablas

4.1. Parámetros e interpretación del sistema. . . . .	37
4.2. Parámetros e interpretación. . . . .	48
4.3. Puntos de equilibrio generados al variar el parámetro $c$ . . . . .	54



# Introducción

Existe una gran cantidad de flora distribuida por todo el mundo. La mayoría de las interacciones que tenemos con estas especies se dan con plantas florales (*angiospermas*). Comúnmente, a este tipo de especies las relacionamos con cuestiones ornamentales y culturales; sin embargo, tienen gran importancia en nuestra vida, ya que alrededor de dos terceras partes de las plantas cultivadas de las que nos alimentamos, así como muchos medicamentos de origen vegetal que encontramos en la farmacia, dependen de ellas. A su vez, la polinización que realizan los insectos u otros animales para producir frutos sanos y semillas ([15]).

Al tener un gran impacto en nuestra vida, muchos investigadores se han dado a la tarea de investigar sobre las angiospermas, sobresaliendo el tema de cómo se reproducen. Se ha descubierto que la mayoría de angiospermas, debido a su estructura, necesitan de un visitante para poder reproducirse ([8, 10]), comúnmente conocido cómo agente polinizador. Muchos autores ponen a Joseph Kolreiter (1733-1806) como el biólogo pionero en el estudio de la polinización, ya que en un estudio que realiza plantea ideas de reproducción sexual en plantas ([8]).

Esta interacción entre plantas y sus agentes polinizadores ha sido considerada como un elemento fundamental en la conservación de los entornos naturales y agrícolas debido al impacto en los ecosistemas. Además, se ha ido considerando como un ejemplo clásico de la evolución por mutualismo ([5]). No obstante, la interacción entre las flores y sus polinizadores es susceptible a ser visitada por individuos que disfrutan de los beneficios de la interacción, pero el beneficio no es mutuo. Esta situación se ha caracterizado en la literatura como el síndrome de polinización por engaño ([4]).

Diferentes autores describen a este síndrome como una adaptación o evolución por parte de la planta, debido a que en la polinización se emplea una función de

costo-beneficio donde el polinizador busca maximizar los recursos que obtiene en cada interacción, mientras que la planta busca maximizar su reproducción ([4, 8]). Además, se ha observado que la planta al producir un beneficio para el agente polinizador, ya sea polen, néctar o aceite, esta sufre un gran costo tanto en término energético como en términos de recursos utilizados, como el agua y los nutrientes necesarios para mantener las flores. Estos costos pueden llegar a ser tan altos que pueden ocasionar compromisos entre las características de los frutos o supervivencia de las plantas ([8]). Por lo que la planta opta por crear sistemas de polinización por engaño en donde disminuye el costo de producir alguna recompensa y se enfoca en desarrollar alguna característica para atraer al polinizador.

Hay 5 principales tipos de polinización por engaño: alimenticio, sexual, pseudo-antagonismo, imitación de lugar de cría e imitación de refugio.

En el mundo hay una gran cantidad de plantas que han evolucionado a estos tipos de engaño, se estima que al menos 32 familias de angiospermas practican este tipo de polinización, sin embargo, de las 7500 especies registradas, 6500 son de la familia *Orchidaceae* ([10]). Esta familia tiene una enorme diversidad de mecanismos de polinización, presentan los cinco tipos de engaños descritos anteriormente en donde el engaño alimentario generalizado es el mecanismo mas común (reportado en 38 géneros) seguido por el engaño sexual (18 géneros), imitación de refugio (11 géneros), pseudoantagonismo (2 géneros) e imitación de refugio (1 género) ([10]).

A pesar de que ha sido estudiado intensamente la polinización por engaño desde la época de Charles Darwin (1809-1882), este fenómeno aún guarda secretos sorprendentes que podrían dar una nueva perspectiva de cómo evolucionan las especies. En los últimos años varios biólogos han estudiado este mecanismo, donde la mayoría de las investigaciones solo explican detalles morfológicos, distribución poblacional y detalles de su tipo de reproducción, pero omitiendo como es su dinámica poblacional, un motivo de esto es que, a grandes rasgos, se considera como una interacción de dos especies donde predomina el mutualismo, pero existe el caso en donde el polinizador comienza a cambiar su comportamiento para evitar la interacción con la planta engañosa, se puede decir que aprende a evitar las interacciones sin recompensas ([4, 8, 10, 19]).

Por ejemplo en el caso del engaño sexual, que se basa en engañar a la especie macho, si el engaño es demasiado grande los insectos se enfocarían solo en polinizar

a las plantas que imitan a las hembras, disminuyendo la interacción con su especie hembra produciendo una baja reproducción, y con ello una densidad poblacional baja. En consecuencia, al no haber polinizadores suficientes ocasionaría un desequilibrio en el ecosistema ([15, 16]).

Es de suma importancia conocer los mecanismos de coexistencia en una relación de polinización por engaño, con la finalidad de entender bajo qué factores se puede poner en riesgo la estabilidad de los ecosistemas. Por todo lo anterior, resulta de interés investigar los efectos del costo biológico que genera el engaño de la planta y el aprendizaje por parte de los polinizadores.

En este trabajo de tesis se plantea un modelo matemático que describe la dinámica poblacional de dos especies donde se presenta la polinización por engaño usando la teoría de sistemas dinámicos. El escrito esta organizado de la siguiente forma:

- En el capítulo 1 se presenta la teoría básica de la polinización por engaño; esta teoría es fundamental para la formulación de las premisas en la construcción del modelo matemático.
- En el capítulo 2 se presenta la teoría de sistemas dinámicos tanto lineales como no lineales. Los teoremas de este capítulo se aplican para el análisis del modelo propuesto en esta tesis.
- En el capítulo 3 se presentan los modelos clásicos en dinámica de poblaciones ecológicas. El análisis de estos modelos nos introduce al estudio del modelo propuesto.
- En el capítulo 4 se presenta una propuesta para la función de aprendizaje del modelo presentado en el artículo [19]. También en este capítulo se presentan los resultados principales que se obtienen del modelo matemático.
- Finalmente, en el capítulo 5, se presentan las simulaciones numéricas e interpretaciones biológicas de los resultados del capítulo 4.





# Capítulo 1

## Preliminares sobre polinización por engaño

*Si la abeja desapareciera de la superficie del globo, al hombre sólo le quedarían cuatro años de vida: sin abejas, no hay polinización, ni hierba, ni animales, ni hombres.*

*Albert Einstein*

En este capítulo se dará una breve introducción sobre la polinización por engaño, enfatizando las distintas relaciones que existen entre las plantas y sus polinizadores. La siguiente información presentada puede encontrarse en [4, 6, 12, 14].

### 1.1. La polinización

La polinización es la transferencia de polen (célula masculina) desde los estambres (parte masculina de la flor) hasta el estigma (parte femenina de la flor). La polinización hace posible la fecundación de las plantas florales, y por lo tanto la producción de frutos y semillas. Este proceso se puede dar dentro de la misma planta (cuando las flores presentan órganos masculinos y femeninos o la planta tiene flores tanto masculinas como femeninas) o entre diferentes plantas (en aquellas especies en las que existen plantas con solo flores masculinas y otras plantas con solo flores femeninas). En este último caso, el proceso recibe el nombre de **polinización cruzada** ([6, 14]).

La polinización puede ser llevada a cabo tanto por vectores **bióticos** (animales) como **abióticos** (agua o viento), la gran mayoría de plantas con flores dependen de

los primeros. Dentro de la polinización abiótica encontramos varios subtipos:

**Anemófila:** es llevada a cabo por el viento o el aire. Las plantas anemófilas, como las coníferas o las gramíneas producen grandes cantidades de polen, ya que, al no tener flores atractivas para los insectos, es su única manera de asegurarse la reproducción. Además, el polen de estas especies es muy ligero, por lo que flota el aire con facilidad.



Figura 1.1: Diente de león de la especie anemófila (imagen extraída de [12]).

**Hidrófila:** el agente polinizador es el agua. Este tipo de polinización no es común en la naturaleza. El agua de lluvia puede provocar la autopolinización de las plantas al salpicar y llevar granos de polen hacia el estigma. Es muy importante en estos casos la capacidad de flotación del polen.



Figura 1.2: Planta Vallisneria con polinización hidrófila (imagen extraída de <https://www.colegioweb.com.br/vegetais-superiores/polinizacao.html>).

Dentro de polinización biótica encontramos varios subtipos:

**Entomófila:** este tipo es la más común de todas, el vector polinizador es un insecto.

La polinización por himenópteros es la más habitual, también conocida como melitofilia, ya que los principales agentes polinizadores son las abejas. Otros insectos como las lepidópteros (mariposas y polillas) o los coleópteros (escarabajos) también llevan a cabo este proceso. Los granos de polen de plantas entomófilas suelen ser de estructura más grande y pegajosa, favoreciendo su adherencia al cuerpo del animal.



Figura 1.3: Ejemplo de polinización entomófila (imagen extraída de [12]).

**Ornitófila:** la polinización es llevada a cabo por aves, fundamentalmente por los colibríes. Las flores rojas suelen ser las más atractivas para estas especies.



Figura 1.4: Ejemplo de polinización ornotófila (imagen extraída de [6]).

**Quiropterófila:** son los murciélagos los encargados de realizar la polinización. Las flores con este tipo de fecundación son flores grandes y robustas, normalmente

de color blanco, crema o amarillo con un potente olor a frutas. Su apertura se produce durante la noche, cuando los murciélagos son más activos.



Figura 1.5: Ejemplo de polinización quiropterófila (imagen extraída de <https://www.colegioweb.com.br/vegetais-superiores/polinizacao.html>).

La polinización es esencial para que se mantenga el equilibrio de los sistemas ecológicos, así como la seguridad alimentaria de las personas, ya que la producción de los sistemas agrícolas depende directamente de la polinización de los cultivos. Por otro lado, la existencia de polinizadores de elevada biodiversidad favorece de forma óptima tanto el rendimiento de los cultivos, como el equilibrio de los ecosistemas naturales.

## 1.2. Polinización por engaño

La interacción entre las plantas y sus polinizadores ha sido considerada como un ejemplo clásico de evolución por mutualismo. Esta interacción ha favorecido la evolución de caracteres en las plantas que incrementan la probabilidad de atraer a los polinizadores, y por lo tanto, de transferir sus gametos. El ejemplo más generalizado es la presencia de las recompensas para los visitantes de las flores (néctar, polen, agua, aceites, etc.).

No obstante, la interacción entre las flores y sus polinizadores es susceptible a ser invadida por individuos mutantes que disfrutan de los beneficios de la interacción, pero que no pagan los costos. La evolución de las angiospermas presenta numerosos

ejemplos que ilustran la aparición de flores que han perdido (o disminuido) la capacidad para producir recompensas y cuya polinización depende de la presencia de flores, individuos, poblaciones, o especies que sí las producen. Esta situación se ha caracterizado en la literatura como el síndrome de polinización por engaño ([4]).

En las especies polinizadas por engaño, un grupo de flores no produce recompensas o las produce en menor cantidad, y su polinización depende de las equivocaciones de los polinizadores durante el forrajeo. Estas equivocaciones pueden ser de dos tipos:

- a) porque los polinizadores son engañados,
- b) porque los polinizadores no discriminan entre los dos tipos de flor.

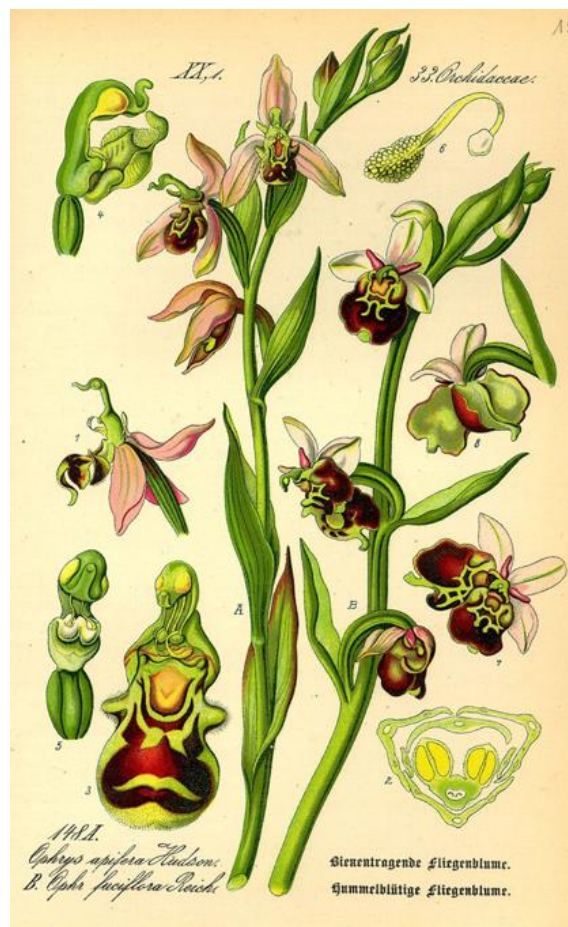


Figura 1.6: Orquídea apifera: planta que practica la polinización por engaño sexual (imagen extraída de <http://www.biolib.de/>).

**1. Engaño alimenticio**

Se refiere al fenómeno por el cual la especie se beneficia de otras especies vecinas que sí ofrecen recompensa, imitando su patrón de color y/o morfología, así incrementando la atracción del polinizador ([18]).

**2. Engaño sexual**

En este caso, las flores imitan las señales de apareamiento de los insectos hembras, especialmente sus feromonas y son polinizados por los insectos machos que son atraídos. Además, algunas especies presentan señales visuales y táctiles ([17]).

**3. Imitación de lugar de cría**

Este mecanismo engaña los insectos que buscan un lugar apropiado para realizar la puesta. Las flores tienden a imitar lugares comunes de ovoposición como la carroña, el estiércol o los cuerpos fructíferos de hongos ([17]).

**4. Pseudoantagonismos**

En este caso se explota el comportamiento territorial de algunos himenópteros, que atacan las flores cuando vibran en el viento y las polinizan en el proceso ([10]).

**5. Imitación de refugio**

En este mecanismo, las flores simulan, con un tubo floral, lugares donde los insectos pueden descansar, resguardarse u ocultarse de algún depredador ([17]).

# Capítulo 2

## Preliminares de sistemas dinámicos

*Los hombres se equivocarán siempre cuando abandonen la experiencia en favor de sistemas originados en la imaginación.*  
*Barón De Holbach*

En este capítulo se presentan algunas definiciones sobre sistemas dinámicos continuos y algunos teoremas importantes que servirán para analizar el modelo matemático que se va a proponer. La teoría y demostraciones se pueden consultar en ([2, 9, 11, 13]); sin embargo, se recomienda al lector tener conocimientos previos de Álgebra Lineal, Cálculo Vectorial, Ecuaciones Diferenciales Ordinarias, Ecuaciones en Derivadas Parciales y Análisis Matemático.

### 2.1. Sistemas dinámicos continuos

Coloquialmente se conoce como sistema dinámico a un conjunto de reglas o ecuaciones diferenciales que describen cómo cambia un punto de un espacio  $S$  en función del tiempo, en este trabajo consideraremos que el espacio  $S$  es el espacio euclidiano  $\mathbb{R}^n$ , lo que significa que sigue las reglas usuales de la geometría euclidiana.

En general, dado un punto  $x \in \mathbb{R}^n$  con una posición inicial, un sistema dinámico dirá en qué posición se encontrará después de un tiempo  $t$ , esta trayectoria será denotada como  $x(t)$  y al punto inicial como  $x_0$ .

Un sistema dinámico puede ser clasificado en dos tipos dependiendo de como



varia el tiempo en él.

- **Sistemas Dinámicos Discretos:** Aquí, el tiempo y las variables de estado están definidas en dominios discretos, como secuencias de tiempo discreto. Los sistemas dinámicos discretos se representan típicamente mediante ecuaciones de diferencia o mediante mapas de iteración.
- **Sistemas Dinámicos Continuos:** En estos sistemas, el tiempo y las variables de estado están definidas en dominios continuos. Se describen mediante ecuaciones diferenciales ordinarias o ecuaciones diferenciales parciales.

Estos sistemas pueden ser muy simples o extremadamente complejos, y se utilizan para modelar una amplia gama de fenómenos naturales en una variedad de campos, incluyendo la física, la biología, la economía, la ingeniería, entre otros. Como en este trabajo de tesis se modelará con sistemas dinámicos continuos, entonces la teoría que se presenta a continuación es en este enfoque.

**Definición 2.1.** *Un sistema dinámico suave en  $\mathbb{R}^n$  es una función continuamente diferenciable  $\phi : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  que se denota como,  $\phi(t, x) = \phi_t(x)$  y satisface las condiciones:*

1.  $\phi_0 : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  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  $\mathbb{R}^n$ .

Para probar la afirmación del ejemplo, apliquemos la definición 2.1:

1.  $\phi_0(x_0) = e^{A0}x_0 = Ix_0 = x_0$ .
2.  $(\phi_t \circ \phi_s)(x_0) = \phi_t(\phi_s(x_0)) = e^{At}\phi_s(x_0) = e^{At}e^{As}x_0 = e^{A(t+s)}x_0 = \phi_{t+s}(x_0)$ .

Así,  $\phi_t(x_0) = e^{At}x_0$  es un sistema dinámico suave.

En este trabajo nos enfocaremos en el estudio de sistemas dinámicos continuos autónomos, esto quiere decir que la variable independiente  $t$  no aparece explícitamente en el sistema, podemos representar el sistema  $n$ -dimensional por medio de la ecuación

$$X' = f(X), \tag{2.1}$$



donde  $X = (x_1, \dots, x_n)^T \in \mathbb{R}^n$  es el vector de estados,  $X' = \frac{dX}{dt} \in \mathbb{R}^n$  y  $f(X) = (f_1(X), \dots, f_n(X))^T : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ .

Supondremos que para todo  $i = 1, \dots, n$  las funciones  $f_i$  son continuas y con derivadas parciales de primer orden continuas. Esto para dar paso a la existencia de soluciones de nuestro sistema, para ello utilizaremos las siguientes definiciones:

**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 (2.1)** 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)**:

$$\begin{aligned} X' &= f(X), \\ X(t_0) &= X_0, \end{aligned} \tag{2.2}$$

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.

La siguiente definición, asegura que, en un conjunto invariante, una solución del sistema (2.1) 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  $\phi_t : E \rightarrow E$  el flujo del sistema (2.1) definido para todo  $t \in \mathbb{R}$ . Un conjunto  $S \subset E$  es llamado **invariante** con respecto al flujo  $\phi_t$  si  $\phi_t(S) \subseteq S$  para todo  $t \in \mathbb{R}$ .  $S$  es llamado **positivamente invariante** si  $t > 0$  y **negativamente invariante** si  $t < 0$ .*

Cada solución del sistema (2.1) definirá una curva solución, la cual determina el estado del sistema en un instante  $t$  correspondiente a una condición inicial determinada. Las curvas solución también reciben los nombres de trayectoria u órbita. En cada punto  $X$  de una órbita, el vector  $f(X)$  es un vector tangente a dicha órbita, por eso el conjunto de vectores  $f(X)$  se llama *campo vectorial* del sistema.

**Definición 2.4.** *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 solución de (2.1) en el espacio  $\mathbb{R}^n$ .*

Debe observarse que una solución en la que  $X(t) = X_s$  para todo  $t \in \mathbb{R}$  define únicamente un punto en el plano fase y verifica que  $f(X_s) = 0$ . Se dice entonces que  $X_s$  es un *punto crítico* o un *punto equilibrio* del sistema. Cada punto del plano fase o bien es un punto crítico o bien por él pasa una única trayectoria.

Las propiedades cualitativas de las órbitas nos permiten obtener información sobre el comportamiento de las soluciones:

1. Cada trayectoria del plano fase representa infinitas soluciones del sistema autónomo; es decir, si  $X(t)$  es una solución del sistema (2.1), entonces para cada  $c \in \mathbb{R}$  se tiene que  $\tilde{X}(t) = X(t + c)$  es otra solución de (2.1).
2. Dos trayectorias carecen de puntos comunes; es decir, si  $X(t)$  y  $\tilde{X}(t)$  son soluciones del sistema (2.1) tales que la primera solución en  $t_0$  vale  $X_0$  y la segunda en  $t_1$  toma los mismos valores  $X_0$ , entonces existe un valor  $c \in \mathbb{R}$  tal que  $\tilde{X}(t) = X(t + c)$ .
3. Las trayectorias cerradas corresponden a soluciones periódicas; es decir, si  $X(t)$  es una solución del sistema (2.1) entonces en dos instantes  $t_0$  y  $t_0 + T$  toma el mismo valor, es decir  $X(t_0) = X(t_0 + T)$  para todo  $t$ .

Veamos algunos ejemplos de puntos críticos.

**Ejemplo 2.2.** Los puntos de equilibrio del sistema

$$\begin{cases} x' = 1 - y, \\ y' = x^3 + y, \end{cases}$$

son los puntos  $(x, y)$  que verifican  $1 - y = 0$ ,  $x^3 + y = 0$ . Por tanto, existe un único punto de equilibrio que es  $(-1, 1)$ . Es decir,  $(x(t), y(t)) = (-1, 1)$  es la única solución que permanece constante en el tiempo.

**Ejemplo 2.3.** Los puntos de equilibrio del sistema

$$\begin{cases} x' = (x - 1)(y - 1), \\ y' = (x + 1)(y + 1), \end{cases}$$

son los puntos  $(1, -1)$  y  $(-1, 1)$  ya que son los únicos que verifican

$$\begin{cases} (x-1)(y-1) = 0, \\ (x+1)(y+1) = 0, \end{cases}$$

**Ejemplo 2.4.** Los puntos de equilibrio del sistema diferencial

$$\begin{cases} x' = x(y-1), \\ y' = x(y+1), \end{cases}$$

son los puntos  $(x, y)$  que verifican el sistema

$$\begin{cases} x(y-1) = 0, \\ x(y+1) = 0. \end{cases}$$

Por tanto, hay infinitos puntos de equilibrio:  $(0, y)$ .

A continuación se presentan las definiciones de estabilidad de un punto de equilibrio.

**Definición 2.5. Estabilidad de un punto de equilibrio**

- i) Se dice que el punto de equilibrio  $\bar{x}$  del sistema (2.1) es estable si para todo número  $R > 0$ , existe algún  $r > 0$ ,  $r \leq R$ , tal que cada trayectoria  $x \in B_r(\bar{x})$  en algún momento  $t = t_0$ , permanezca dentro de  $B_r(\bar{x})$  para todos los  $t > t_0$ : esto es, si una trayectoria está cerca del punto de equilibrio, se mantendrá cerca a lo largo del tiempo.*
- ii) Se dice que el punto de equilibrio  $\bar{x}$  del sistema (2.1) es asintóticamente estable cuando es estable y existe algún número  $r_0 > 0$ , tal que toda trayectoria  $x \in B_{r_0}(\bar{x})$  en algún momento  $t = t_0$ , se aproxime al punto de equilibrio cuando  $t \rightarrow +\infty$ . La expresión “se aproxime al punto de equilibrio cuando  $t \rightarrow +\infty$ ” se deberá entender de la siguiente forma: si  $C \equiv x(t)$  es una trayectoria, deberá verificarse que  $x(t) \rightarrow \bar{x}$ ; es decir, las trayectorias cercanas no sólo se mantienen cerca, sino que se aproximan al punto de equilibrio a lo largo del tiempo.*

iii) Se dice que el punto de equilibrio  $\bar{x}$  del sistema (2.1) es inestable cuando no es estable: las trayectorias que empiezan cerca del punto de equilibrio se alejan de este punto a lo largo del tiempo.

## 2.2. Estabilidad de sistemas lineales

Un sistema dinámico es lineal si se cumple que  $\forall X, Y \in S$  y  $a, b \in \mathbb{R}$

$$X' = f(aX + bY) = af(X) + bf(Y),$$

es decir, es lineal si la función  $f$  que relaciona el incremento de las variables de estados con su valores actuales cumplen con el principio de superposición.

Consideremos un sistema de ecuaciones diferenciales en su forma matricial:

$$x' = Ax. \tag{2.3}$$

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 del sistema lineal (2.3) están dadas por:

$$x(t) = e^{At}x(0), \quad \text{para todo } t \geq 0.$$

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

$$x' = ax,$$

con  $a \in \mathbb{R}$ , y cuya solución está dada por  $x(t) = ce^{at}$ .

Donde  $c = x(0)$  es el valor de la función  $x(t)$  en el tiempo  $t = 0$ . Veamos el siguiente ejemplo para poder ilustrar cómo se obtienen las soluciones de un sistema de ecuaciones diferenciales lineales.

**Ejemplo 2.5.** Consideremos el sistema desacoplado:

$$\begin{aligned}x_1' &= -x_1, \\x_2' &= 2x_2.\end{aligned}$$

El sistema se puede reescribir en su forma matricial como:

$$x' = Ax,$$

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,  $A = \text{diag}[-1, 2]$ . Para obtener la solución de este sistema lineal desacoplado aplicamos el método de separación de variables a cada una de las ecuaciones del sistema, así la solución está dada por:

$$\begin{aligned}x_1(t) &= c_1 e^{-t}, \\x_2(t) &= c_2 e^{2t},\end{aligned}$$

o, equivalentemente:

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

donde  $\mathbf{c} = \begin{pmatrix} x_1(0) \\ x_2(0) \end{pmatrix}$ .

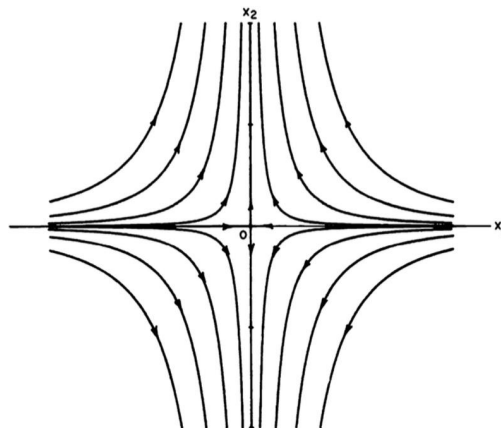


Figura 2.1: Retrato fase del ejemplo 2.5.

El ejemplo 2.5, ilustra cómo obtener la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales que es desacoplado y la Figura 2.1 las trayectorias de las soluciones paramétricas.

La técnica algebraica de diagonalización puede ser usada para reducir el sistema lineal (2.3) a un sistema lineal desacoplado. El siguiente teorema es de gran utilidad para resolver sistemas lineales.

**Teorema 2.1.** *Si los valores propios  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ , de una matriz  $A$  de tamaño  $n \times n$ , son reales y distintos, entonces cualquier conjunto de sus correspondientes vectores propios  $\{v_1, v_2, \dots, v_n\}$  forman una base para  $\mathbb{R}^n$ , la matriz  $P = [v_1, v_2, \dots, v_n]$  es invertible, y además:*

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

El Teorema 2.1 nos dice que si una transformación lineal,  $T : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , 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, respecto a cualquier base de vectores propios  $\{v_1, v_2, \dots, v_n\}$ ,  $T$  es representada por la matriz diagonal de valores propios  $\text{diag}[\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n]$ . El siguiente corolario nos indica cómo encontrar las soluciones de un sistema lineal.

**Corolario 2.1.** *Bajo las hipótesis del Teorema 2.1, la solución del sistema lineal (2.3) está dado por*

$$x(t) = PD(t)P^{-1}x(0),$$

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

El siguiente ejemplo ilustra la aplicación del Corolario 2.1.

**Ejemplo 2.6.** Consideremos el sistema lineal

$$x'_1 = -x_1 - 3x_2,$$

$$x'_2 = 2x_2.$$

La matriz asociada a este sistema está dada por

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -3 \\ 0 & 2 \end{pmatrix},$$

los valores propios de esta matriz  $A$  son  $\lambda_1 = 1$  y  $\lambda_2 = 2$ , y sus respectivos vectores propios son

$$v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}, v_2 = \begin{pmatrix} -1 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Luego, la matriz  $P$  y su inversa son

$$P = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ y } P^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix},$$

así

$$P^{-1}AP = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}.$$

Considerando la transformación  $y = P^{-1}x$ , obtenemos el sistema desacoplado

$$\begin{aligned} y_1' &= -y_1, \\ y_2' &= 2y_2. \end{aligned}$$

Cuyas soluciones son  $y_1(t) = c_1 e^{-t}$ ,  $y_2 = c_2 e^{2t}$ , 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  $c = x(0)$ .

El siguiente teorema garantiza la existencia de una solución única de un sistema lineal.

**Teorema 2.2. (Teorema fundamental de Sistemas Lineales)**

Sea  $A$  una matriz  $n \times n$ . Entonces dado  $x_0 \in \mathbb{R}^n$ , el PVI

$$\begin{aligned} x' &= Ax, \\ x(0) &= x_0, \end{aligned}$$

tiene una única solución dada por

$$x(t) = e^{At}x_0.$$

Ahora consideremos el caso especial cuando  $n = 2$ . La naturaleza y estabilidad del punto de equilibrio queda caracterizada por los valores propios de la matriz del sistema. Consideremos el sistema (2.3) donde  $\bar{x}$  es un punto de equilibrio. De acuerdo al comportamiento de las trayectorias en relación con el punto de equilibrio, el punto se denominará: nodo, punto de silla, centro o foco.

**Definición 2.6. Clasificación de puntos de críticos**

**Punto nodo** Este caso se presenta cuando los valores propios  $\lambda_1, \lambda_2$  son reales y del mismo signo. El retrato fase tiene las siguientes características.

- a) Todas las trayectorias se acercan al origen, lo cual se corresponde al caso de ser los valores propios negativos.
- b) Todas las trayectorias se alejan del origen, lo cual se corresponde al caso de ser los valores propios positivos.

Por esta razón, en el caso que el punto de equilibrio sea un nodo, éste será o bien asintóticamente estable (valores propios negativos), o bien inestable (valores propios positivos).

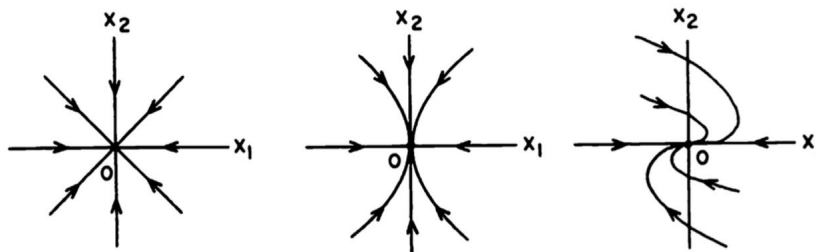


Figura 2.2: Punto nodo asintóticamente estable.

**Punto silla** Este caso se presenta cuando los valores propios  $\lambda_1, \lambda_2$  son reales y de distinto signo. Cuando  $t \rightarrow +\infty$  nos encontramos con dos trayectorias rectas que se acercan a  $x_0$  y otras dos trayectorias rectas que se separan. Esto nos permite concluir que todo punto silla es inestable.



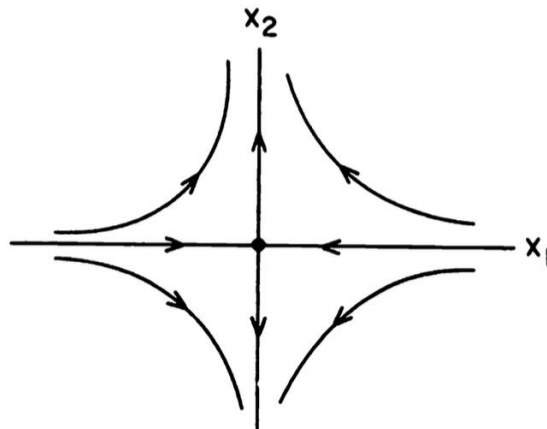


Figura 2.3: Punto silla.

**Punto centro** Este caso se presenta cuando los valores propios son imaginarios puros. Las trayectorias son curvas cerradas que rodean al origen, que en general tienen forma de elipses, de modo que ninguna trayectoria tiende a él cuando  $t \rightarrow +\infty$ . Por ello, el punto de equilibrio es estable, pero no asintóticamente estable.

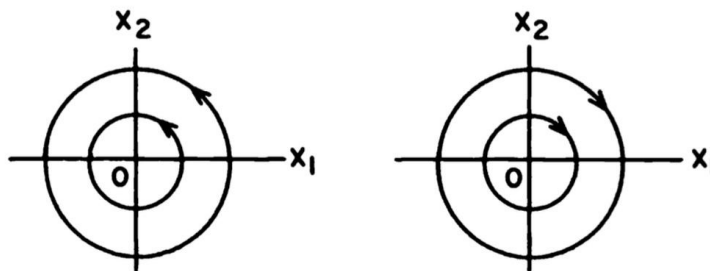


Figura 2.4: Punto centro.

**Punto foco** Este caso se presenta cuando los valores propios son complejos conjugados y tienen parte real no nula. Las trayectorias son curvas en forma de espiral que, conforme  $t \rightarrow +\infty$ , pueden presentar dos situaciones:

- Todas se acercan al origen, si la parte real de los valores propios es negativa.
- Todas se separan del origen, si la parte real de los valores propios es positiva.

Así, un punto de equilibrio foco es o bien asintóticamente estable (valores propios con parte real negativa), o bien es inestable (valores propios con parte real positiva).

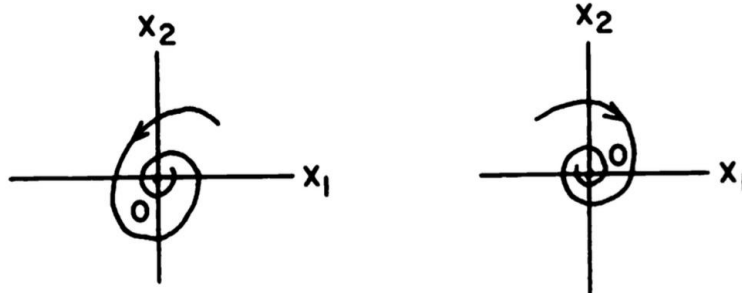


Figura 2.5: Punto foco asintóticamente estable.

### 2.3. Estabilidad de sistemas no lineales

En el caso de que en el sistema (2.1) la función  $f$  no cumpla el principio de superposición, se tiene un sistema no lineal, el hecho de no ser lineal hace que su análisis sea más complejo. En la mayoría de los sistemas no lineales es difícil encontrar una solución analítica del problema, por lo que se opta por realizar un análisis a los puntos de equilibrio. Para ello se recurre a la linealización mediante la matriz jacobiana, para trabajar sobre ella primero daremos unas definiciones para caracterizar a este tipo de matriz.

**Definición 2.7.** La función  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  es diferenciable en  $x_0$ , con  $x_0 \in \mathbb{R}^n$ , si existe una transformación lineal,  $Df(x_0) : \mathbb{R}^n \rightarrow L(\mathbb{R}^n)$ , que satisface:

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

La transformación lineal  $Df(x_0)$  se llama diferencial de  $f$  en  $x_0$ .

**Teorema 2.3.** Si  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  es diferenciable en  $x_0$ , entonces las derivadas parciales  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ , con  $i, j = 1, \dots, n$ , 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  $n \times n$ :

$$Df = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1} & \frac{\partial f_n}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}.$$

El siguiente ejemplo muestra la aplicación del Teorema 2.3.

**Ejemplo 2.7.** Encontrar la derivada de la función  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$  definida por

$$f(x_1, x_2) = \begin{pmatrix} x_1 - x_2^2 \\ -x_2 + x_1x_2 \end{pmatrix},$$

y evaluar en el punto  $x_0 = (1, -1)^T$ . Primero calculemos la matriz jacobiana, en este caso está dada por:

$$Df(x_1, x_2) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & -2x_2 \\ x_2 & -1 - x_1 \end{pmatrix},$$

evaluando en el punto  $x_0$  tenemos que:

$$Df(1, -1) = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 0 \end{pmatrix}.$$

**Definición 2.8.** Sea  $f : E \rightarrow \mathbb{R}^n$  diferenciable en  $E$ , se dice que  $f \in C^1(E)$  si la diferencial  $Df : E \rightarrow L(\mathbb{R}^n)$  es continua en  $E$ .

**Teorema 2.4.** Supóngase que  $E$  es un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  y que  $f : E \rightarrow \mathbb{R}^n$ . Se tiene que  $f \in C^1(E)$  si y solo si las derivadas parciales  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ , para  $i, j = 1, \dots, n$ , existen y son continuas en  $E$ .

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

**Definición 2.9.** Un punto  $\bar{x} \in \mathbb{R}^n$  es un punto de equilibrio de  $x' = f(x)$  si  $f(\bar{x}) = 0$ .

**Definición 2.10.** *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 2.11.** *Un punto de equilibrio  $\bar{x}$  de  $x' = f(x)$  se llama:*

1. **Sumidero**, 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.

Como mencionamos anteriormente, en los Sistemas Dinámicos no lineales el estudio de la estabilidad de puntos de equilibrios es de gran importancia, en la Definición 2.5 se presentaron los criterios de estabilidad. A continuación se presentan el teorema de existencia y unicidad, así como el teorema sobre dependencia respecto a condiciones iniciales y parámetros.

**Teorema 2.5. (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 (2.2) 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.

**Teorema 2.6. (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*

$$\begin{aligned} X' &= f(x), \\ X(t_0) &= x_0, \end{aligned}$$

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

**Teorema 2.7. (Dependencia respecto a los parámetros)**

Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^{n+m}$  que contiene al punto  $(x_0, \mu_0)$  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:

$$\begin{aligned}x &= f(x, \mu_0), \\x(0) &= y,\end{aligned}$$

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

$$G = [-a, a] \times B_\delta(x_0) \times B_\delta(\mu_0).$$

Dado que es de interés conocer la estabilidad de un punto de equilibrio, necesitamos entender qué es lo que sucede cerca de este equilibrio. Para esto, observemos que si  $\bar{x}$  es un punto de equilibrio del sistema (2.1) y definimos  $x = \bar{x} + y$ , entonces la variable  $y = x - \bar{x}$  denota pequeñas perturbaciones en el punto fijo. Luego, por expansión de Taylor alrededor 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:

$$y' = Df_{\bar{x}}y + O(\|y^2\|). \quad (2.4)$$

La ecuación (2.4) describe el comportamiento de las soluciones cerca de  $\bar{x}$ , por lo que es razonable el estudio del sistema lineal asociado

$$y' = Df_{\bar{x}}y. \quad (2.5)$$

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

1. Determinar si la solución  $y = 0$  de (2.5) es estable.
2. Mostrar que la estabilidad o inestabilidad de la solución  $y = 0$  implica estabilidad o inestabilidad del sistema (2.1).

Observemos que para  $y(0) = y_0$  la solución del sistema (2.5) está dada por

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

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 (2.1). Si todos los valores propios de  $Df_{\bar{x}}$  tienen parte real negativa, entonces el punto de equilibrio  $\bar{x}$  del sistema no lineal (2.1) es asintóticamente estable.*

El siguiente teorema relaciona el comportamiento cualitativo local de un sistema no lineal con el comportamiento cualitativo del sistema lineal asociado.

**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 (2.1). Supóngase que  $F(0) = 0$  y que la matriz  $A = DF(0)$  no tiene valores propios con parte real cero. Entonces existe un homeomorfismo  $H$  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 y  $H$  cumple*

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

*para todo  $t \in I_0$ , es decir,  $U$  y  $V$  son topológicamente conjugados. Así, un punto de equilibrio hiperbólico de (2.1) es o bien asintóticamente estable o inestable.*

En los modelos matemáticos planteados como sistemas de ecuaciones diferenciales resulta de interés analizar las condiciones sobre la existencia de soluciones periódicas no amortiguadas. La existencia de este tipo de soluciones y su comportamiento lo garantiza el siguiente teorema.

**Teorema 2.10. (Teorema de bifurcación de Hopf para el caso  $n = 2$ )**

*Considere un sistema de dos ecuaciones que contenga un parámetro  $\gamma$ .*

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

*Las suposiciones habituales de diferenciabilidad y continuidad se hacen sobre  $f$  y  $g$  como funciones de  $x, y$  y  $\gamma$ . Supongamos que para cada valor de  $\gamma$  las ecuaciones*

admiten un estado estacionario cuyo valor puede depender de  $\gamma$ , es decir  $(\bar{x}(\gamma), \bar{y}(\gamma))$ . Considere la matriz jacobiana evaluada en el estado estacionario dependiente del parámetro:

$$Df(\bar{x}(\gamma), \bar{y}(\gamma)) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}.$$

Supongamos que los valores propios de esta matriz son  $\lambda(\gamma) = a(\gamma) \pm ib(\gamma)$ . También supongamos que hay un valor  $\gamma^*$ , llamado valor de bifurcación, de tal manera que  $a(\gamma^*) = 0$ ,  $\pm b(\gamma^*) \neq 0$ , y cuando  $\gamma$  varía a través de  $\gamma^*$ , los signos de las partes reales de los valores propios cambian ( $da/d\gamma \neq 0$  para  $\gamma = \gamma^*$ ).

Bajo estas hipótesis surgen las siguientes posibilidades:

1. En el valor  $\gamma = \gamma^*$  se crea un centro en el estado estacionario, y así, infinitas órbitas cerradas concéntricas estables rodean el punto  $(\bar{x}, \bar{y})$ .
2. Existe un rango de valores de  $\gamma$  tal que  $\gamma^* < \gamma < c$  para el cual una sola órbita cerrada (un ciclo límite) rodea  $(\bar{x}, \bar{y})$ . A medida que  $\gamma$  varía, el diámetro del ciclo límite cambia en proporción a  $|\gamma - \gamma^*|^{1/2}$ . No hay otras órbitas cerradas cerca de  $(\bar{x}, \bar{y})$ . Dado que el ciclo límite existe para valores de  $\gamma$  superiores a  $\gamma^*$ , este fenómeno se conoce como una bifurcación supercrítica.
3. Existe un rango de valores tal que  $d < \gamma < \gamma^*$  para el cual se mantiene una conclusión similar al caso 2. (El ciclo límite existe para valores por debajo de  $\gamma^*$ , en este caso, se denomina una bifurcación subcrítica.)





# Capítulo 3

## Modelación matemática en dinámica de poblaciones

*El estudio profundo de la naturaleza es la fuente más fértil  
de descubrimientos matemáticos.*

*Joseph Fourier*

Parece imposible describir el crecimiento de una especie por medio de una ecuación diferencial ordinaria, ya que el número de individuos se mide por números enteros. Sin embargo, dado que las poblaciones son muy grandes e incrementa de uno en uno, se tiene que el cambio es muy pequeño comparado con el tamaño de la población. De esta manera, se puede aproximar la derivada respecto al tiempo ([3]). Por lo que en este capítulo se presentan algunos modelos matemáticos que se han empleado para el estudio de la dinámica poblacional y que podemos utilizar en la dinámica de las plantas y sus polinizadores. Los modelos los podemos encontrar en [3].

### 3.1. Modelos poblacionales

#### Modelo de Malthus

El modelo de Malthus lleva el nombre de su creador Thomas Robert Malthus, en el cual modela el crecimiento de una población de forma exponencial. Para ello vamos a denotar como  $x(t)$  la población de una especie dada en el tiempo  $t$  y representemos con  $r$  la diferencia entre sus tasas de natalidad y mortalidad.

Si esta población está aislada, es decir, si no existe migración o inmigración, entonces podemos describir su dinámica mediante la siguiente ecuación diferencial lineal

$$\frac{d(x(t))}{dt} = rx(t). \quad (3.1)$$

Si además, se considera que hay una población  $x_0$  en el tiempo  $t_0$ . Entonces se satisface el siguiente problema de valor inicial:

$$\begin{aligned} \frac{d(x(t))}{dt} &= rx(t), \\ x(t_0) &= x_0, \end{aligned} \quad (3.2)$$

el cual tiene como solución:

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

## Modelo logístico

El modelo Malthus no contempla el hecho de que si en un ambiente las poblaciones son demasiado grandes, provocarán competencia por los recursos, por lo que el crecimiento exponencial no puede ser preciso.

Se puede resolver este problema contemplando un término de competencia en la ecuación (3.1). Una elección para este término es  $-\mu x^2$ , donde  $\mu$  es el término de competencia intraespecífica, añadiendo este término tendríamos la siguiente ecuación:

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

y el PVI (3.2) se modifica a:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx - \mu x^2, \\ x(t_0) &= x_0, \end{aligned} \quad (3.4)$$

el cual tiene como solución:

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

Observemos que cuando  $t \rightarrow \infty$  se tiene que,

$$x(t) = \frac{r}{\mu}.$$

Es decir, independientemente del valor inicial, la población tiende al valor  $\frac{r}{\mu}$ , a este término se le conoce como capacidad de carga del ecosistema. Además, nótese que  $x(t)$  es una función monótona creciente respecto del tiempo si  $0 < x_0 < \frac{r}{\mu}$ . Más aún, dado que:

$$\frac{d^2x}{dt^2} = (r - 2\mu x)x(r - \mu x).$$

Se ve que la población respecto al tiempo será:

**Creciente** si  $x(t) < \frac{r}{\mu}$ .

**Decreciente** si  $x(t) > \frac{r}{\mu}$ .

Por lo que la gráfica del modelo logístico debe tener la forma que aparece en la siguiente figura extraída de <https://theory.labster.com/es/logistic-growth/>

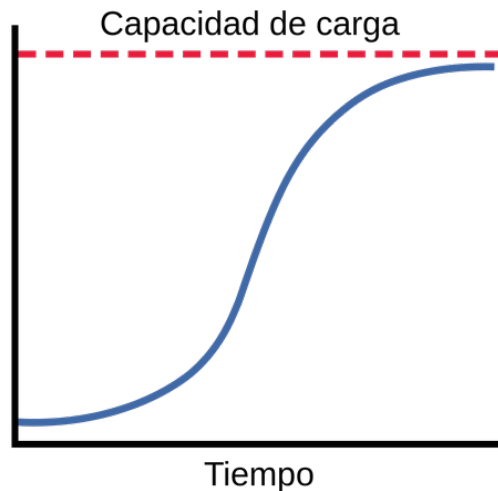


Figura 3.1: Modelo Logístico.

Este modelo se conoce como modelo logístico y se le atribuye a Pierre François Verhulst el cual lo propuso en 1838. Sin embargo, se ha mencionado que la polinización se da entre dos especies: la planta y su agente polinizador, en donde este último se beneficia de las plantas, por lo cual algunos modelos que podrían ayudar a comprender esta interacción serían el propuesto por Lotka-Volterra.

## 3.2. Modelo presa-depredador

En la década de los 20, Volterra y Lotka proponen de manera simultánea un sistema de ecuaciones que hoy se conocen como modelo presa-depredador o modelo Lotka-Volterra. 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. El recurso vital para la presa es ilimitado en el hábitat.
4. La población de depredadores es homogénea.
5. La población de depredadores está aislada.
6. La población de depredadores depende exclusivamente de la presa para su sobrevivencia; es decir; si no hay presa en el hábitat, la población de los depredadores decrece exponencialmente.
7. El medio es homogéneo para ambas especies.

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

- 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.

Con estas hipótesis la dinámica entre presas y depredadores se rige por el siguiente modelo:

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

donde  $a$  representa la tasa de nacimiento per cápita de la presa y  $b$  la tasa de mortalidad del depredador, se supone que  $a, b > 0$ , además la interacción que tienen estas dos especies será representada por el término  $x(t)y(t)$ , y por último 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.

Si hacemos el análisis de estabilidad del modelo presa-depredador, obtenemos que hay dos puntos de equilibrio  $E_1(0, 0)$  y  $E_2(\frac{b}{d}, \frac{a}{c})$ , los cuales son un punto silla y un punto centro, respectivamente. En la Figura 3.2 se puede observar el comportamiento del retrato fase del sistema (3.5), esta figura se obtuvo por medio del software matemático *wxMaxima* y con parámetros:  $a = 20, b = 12, c = 4$  y  $d = 4$ .

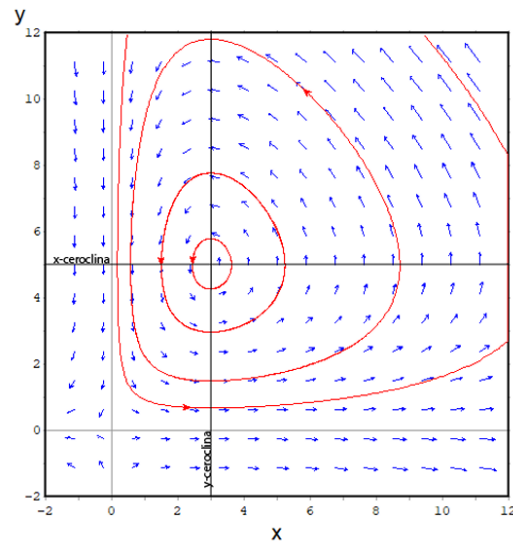


Figura 3.2: Retrato fase del modelo 3.5.

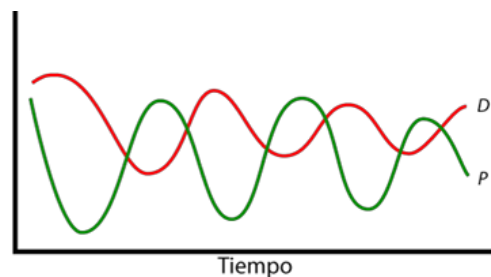


Figura 3.3: Comportamiento de las poblaciones: presa (P) y depredador (D).

En cambio, en la Figura 3.3 extraída de [1] se puede observar la dinámica de

ambas especies, donde se observa que, cuando la población de depredadores es alta, la población de presas disminuye provocando en un futuro el decaimiento de los depredadores y el aumento de su población.

# Capítulo 4

## Modelación matemática de la polinización por engaño

*Las matemáticas consisten en demostrar las cosas más obvias de la forma menos obvia.*  
George Polya

Con la información presentada en los capítulos anteriores, a continuación se presenta un modelo sobre la polinización por engaño planteado en el artículo [19]. Además, con base a nuestro estudio, se modificará dicho modelo para introducir una función de aprendizaje más realista. Se estudiará el modelo con ayuda de los conocimientos presentados en el capítulo 2.

### 4.1. Un modelo para la polinización por engaño

En el artículo publicado por Vázquez y Barradas ([19]) se propone un modelo bidimensional que describe la interacción entre dos especies: una población de plantas que es polinizada por una población de insectos. Las plantas atraen a los insectos por medio de engaños y sin ofrecer ninguna recompensa, éstos a su vez pueden aprender a discriminar la recompensa de las flores engañosas a diferentes tasas dependiendo de las condiciones ecológicas.

## Construcción del modelo matemático

El modelo parte al considerar dos especies: una población de plantas y una población de polinizadores, denotadas para cualquier tiempo  $t$  por  $x(t)$  e  $y(t)$ , respectivamente. Las principales hipótesis sobre el modelo son:

1. La población de plantas depende exclusivamente del polinizador, dado que fecunda a las flores y con esto produce semillas dispersoras.
2. La competencia intraespecífica entre plantas es más fuerte que la tasa de mortalidad natural.
3. Los polinizadores buscan las falsas recompensas ofrecidas por las plantas, pero tienen acceso a fuentes alternativas de alimento. Así, la dinámica en la población de insectos sigue un crecimiento logístico.
4. La reproducción de las plantas se produce a través de la polinización por engaño; es decir, las plantas envían señales falsas de recompensa a los insectos, imitando algunas condiciones gratificantes, como alimento, sexo o un lugar de refugio.
5. Los polinizadores perciben el número de visitas no gratificantes a las plantas y ajustan su comportamiento en consecuencia.

Por medio de estas hipótesis, se obtiene el siguiente modelo para la polinización por engaño bajo condiciones de aprendizaje:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -\mu_1 x^2 + \frac{a}{1 + \beta(x) + \gamma y} xy, \\ \frac{dy}{dt} &= ry - \mu_2 y^2 - \frac{c}{1 + \beta(x) + \gamma y} xy.\end{aligned}\tag{4.1}$$

Debido a la interpretación biológica de las variables, se restringe el análisis al primer cuadrante del plano cartesiano. En la Tabla 4.1, se resume los distintos parámetros del modelo y sus dimensiones.

En el sistema propuesto, una interpretación del parámetro  $a$  es que, al despreciar el denominador, asumimos una ley de acción de masas, siendo  $a$  una medida de la frecuencia con la que el insecto visita a la planta y la poliniza eficazmente;  $a$  puede verse como una medida biológica del beneficio neto obtenido por la planta tras



una visita de un insecto cuando no hay aprendizaje ( $\beta(x) = 0$ ) ni comunicación intraespecífica entre insectos ( $\gamma = 0$ ).

Tabla 4.1: Parámetros e interpretación del sistema.

Parámetros	Interpretación	Dimensión
$\mu_1$	Tasa de competencia intraespecífica entre plantas.	1/(tiempo $\times$ número de plantas)
$\mu_2$	Tasa de competencia intraespecífica entre insectos.	1/(tiempo $\times$ número de insectos)
$r$	Tasa de crecimiento intrínseco de los polinizadores.	1/ tiempo
$a$	Tasa de beneficio que recibe la planta por parte de los polinizadores.	1/(tiempo $\times$ número de insectos)
$c$	Tasa de perjuicio que reciben los polinizadores al visitar plantas que engañan.	1/(tiempo $\times$ número de plantas)
$\gamma$	Tasa de saturación de visitas de insectos a las plantas debido a la comunicación intraespecífica entre polinizadores.	1/ número de insectos
$\beta(x)$	Función que modela el aprendizaje de los polinizadores debido al número de visitas fallidas a las plantas.	Sin dimensiones después de la evaluación.

De forma similar, antes de introducir el denominador,  $c$  es una medida del daño sufrido por el insecto debido a una visita no gratificante a una planta engañosa. El costo biológico en que incurre el polinizador al visitar una planta engañosa depende del tiempo y la energía que invierte en encontrar y visitar la planta.

Dependiendo del tipo de engaño, se pueden asignar diferentes valores de  $c$ . En el caso de un engaño por alimento, el costo puede ser pequeño, pero especialmente en el caso de engaño sexual el desperdicio de esperma de los polinizadores macho puede ser muy costoso, y el resultado podría ser drástico ([8, 19]).

El parámetro  $\gamma$  modela un mecanismo de comunicación intraespecífica que los polinizadores puedan tener para indicarse unos a otros que una planta ya ha sido visitada recientemente, reduciendo así el número de visitas esperadas de otros insectos. El parámetro  $c$  y la función  $\beta(x)$  serán centrales en el análisis para la coexistencia de las especies, la posible extinción de las plantas, e incluso las oscilaciones de ambas

especies.

La modificación de la ley de acción de masas para modelar los contactos entre plantas e insectos puede incluir un efecto de saturación añadiendo un denominador. Este efecto tiene dos elementos: las plantas quedan marcadas por el visitante anterior reciente ( $\gamma$ ), y el aprendizaje por parte de los insectos ( $\beta(x)$ ) hace que se reduzca el número de visitas futuras a las plantas engañosas. Para  $\beta(x)$  se pueden considerar funciones con las siguientes propiedades generales: crecientes y no negativas, ya que suponemos que el proceso de aprendizaje refleja el hecho de que cuanto más comunes son las flores que engañan, más se deben evitar.

De esta forma, al suponer que la función  $\beta(x)$  es una función creciente no negativa de  $x$ , que describe cómo un proceso de aprendizaje por parte de los insectos engañados, se induce un número decreciente de visitas futuras a dichas plantas. Si se quiere, por ejemplo, modelar un efecto de memoria para los insectos,  $\beta(x)$  podría ser una fracción que indique con qué frecuencia se recuerda una visita anterior a una planta engañososa y se evita la planta.

## Análisis de estabilidad

Se denotan por  $E(x^*, y^*)$  cualquier solución de equilibrio de este sistema. Representan estados en los que el número de individuos de ambas especies están en equilibrio. Si  $x^*$  e  $y^*$  son distintos de cero, llamamos al equilibrio  $E(x^*, y^*)$  no trivial, de lo contrario lo llamamos equilibrio trivial.

El sistema (4.1) tiene dos equilibrios triviales  $E_1(0, 0)$  y  $E_2(0, r/\mu_2)$ ; el primero representa la ausencia de plantas y polinizadores, y el segundo representa la ausencia de plantas, pero una población de polinizadores en un equilibrio no nulo.

De especial interés son los equilibrios no triviales, ya que representan estados en los que coexisten ambas especies. Los equilibrios no triviales satisfacen las siguientes

ecuaciones:

$$0 = y - \frac{\mu_1 x(1 + \beta(x))}{a - \gamma\mu_1 x}, \quad (4.2)$$

$$0 = (r - \mu_2 y)(1 + \beta(x) + \gamma y). \quad (4.3)$$

El término  $(r - \mu_2 y)(1 + \beta(x) + \gamma y)$  mide el aumento del número de polinizadores.

Dado que se están considerando funciones  $\beta(x)$  muy generales, no es razonable esperar encontrar explícitamente  $x^*$  e  $y^*$  en función de los parámetros implicados, los autores del artículo [19] optan por seguir una serie de pasos para demostrar que las intersecciones de una recta, que depende del parámetro de bifurcación  $c$ , y una función  $g(x)$  garantizan la existencia de un punto fijo único del sistema, que resulta ser globalmente estable, bajo ciertas condiciones. Además, se analizan las condiciones suficientes para que el punto se vuelva inestable, produciendo una solución periódica. Por último, muestran condiciones suficientes sobre los parámetros para la existencia de múltiples estados estables y soluciones periódicas en torno a alguno de ellos.

Empleando las ecuaciones (4.2) y (4.3), obtenemos

$$y^* = \frac{\mu_1 x^*(1 + \beta(x^*))}{a - \gamma\mu_1 x^*}, \quad (4.4)$$

$$cx^* = \frac{a(1 + \beta(x^*))}{(a - \gamma\mu_1 x^*)^2} \{r(a - \gamma\mu_1 x^*) - \mu_1 \mu_2 x^*(1 + \beta(x^*))\}. \quad (4.5)$$

La ecuación (4.5) da el valor de equilibrio de  $x^*$  y la ecuación (4.4) el valor correspondiente de  $y^*$ . Nótese que  $x^*$  está en el intervalo  $(0, a/\gamma\mu_1)$ . Considerando el lado izquierdo de la ecuación (4.5) como una función  $l(x)$ , y el lado derecho como una función  $g(x)$ , el equilibrio  $E(x^*, y^*)$  se representa entonces por la intersección de una línea recta con la función  $g$ , tal como se muestra en la Figura 4.1.

El siguiente resultado proporciona condiciones suficientes para la existencia de al menos un punto de inflexión  $x$  con  $g(x) > 0$  en el intervalo  $(0, a/\gamma\mu_1)$  con pendiente positiva. En el contexto biológico, esto significa que, en determinadas condiciones sobre la curva de aprendizaje  $\beta(x)$  y sobre la capacidad de carga del insecto ( $r/\mu_2 > 2/\gamma$ ), existe un nivel de equilibrio para la planta en el cuál el polinizador tiene

una reacción máxima al engaño, debido, por ejemplo, a una comunicación y un aprendizaje intraespecíficos eficaces.

**Lema 4.1.** *Si  $\beta''(0) \geq \beta'(0)$  y  $r/\mu_2 > 2/\gamma$ , entonces  $g$  tiene al menos un punto de inflexión,  $x_{in}$ , en  $(0, a/\gamma\mu_1)$  tal que  $g'(x_{in}) > 0$ .*

En lo que sigue, a menos que se indique lo contrario, supondremos que la función  $g(x)$  tiene un único punto de inflexión con pendiente positiva y, por tanto, un único punto máximo,  $x^M$ , como se representa en la Figura 4.1. Más adelante comentaremos la posibilidad de que  $g(x)$  tenga más de un punto de inflexión.

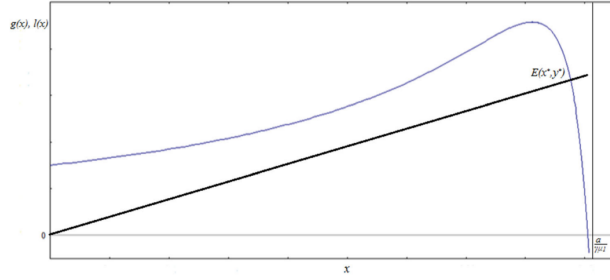


Figura 4.1: Punto de equilibrio  $E(x^*, y^*)$  visto como la intersección de la función  $g(x)$  (curva) con la recta  $l(x)$ . En este caso  $\beta(x) = \beta x$ .

**Lema 4.2.** *Si  $g'(x_{in}) \leq g(x_{in})/x_{in}$ , entonces  $g'(x) < g(x)/x$  para todo  $x \in (0, x_{in}) \cup (x_{in}, (a/\gamma\mu_1))$ .*

Puede verse que una consecuencia del Lema 4.2 es la existencia de un único punto de equilibrio  $E(x^*, y^*)$ .

**Teorema 4.1.** *Supongamos que:*

1.  $g'(x_{in}) < \frac{g(x_{in})}{x_{in}}$ .
2.  $c \leq \mu_1$ .

*Entonces el sistema (1) tiene un único punto de equilibrio,  $(x^*, y^*)$ , que es globalmente asintóticamente estable.*

El Teorema 4.1 asegura que, una vez considerado el efecto amortiguador del aprendizaje, las comunicaciones intraespecíficas entre insectos, un aumento de la tasa de reproducción de las plantas no demasiado grande, y costo biológico para el polinizador,  $c$ , suficientemente pequeño comparado con la tasa de mortalidad de la planta,  $\mu_1$ , entonces el sistema siempre tiende a estabilizarse en un nivel de equilibrio. En concreto, el sistema es capaz de mantenerse, y aún más, tras pequeñas perturbaciones en el entorno, volverá a su nivel de equilibrio original  $x^*$ .

Dado que la condición 2 en el teorema 4.1 se utiliza para excluir soluciones periódicas, ahora pasamos a la posibilidad de que aparezcan oscilaciones al aumentar  $c$  más allá de  $\mu_1$ . Como mostraremos, primero aparecerán oscilaciones amortiguadas, y más tarde se volverán no amortiguadas a través de la bifurcación de Hopf. Biológicamente, esto podría ser muy peligroso tanto para la planta como para el insecto, ya que ambos estarían oscilando en regiones que podrían volverse demasiado cercanas a cero, de modo que cualquier perturbación adicional en el entorno podría causar la extinción de la planta, deteniendo cualquier beneficio para el insecto. El siguiente lema proporciona condiciones sobre los valores propios de la linealización para la existencia de oscilaciones vía bifurcación de Hopf, considerando  $c$  como parámetro de bifurcación.

**Lema 4.3.** *Supongamos que el sistema (1) tiene un único punto de equilibrio, y se cumplen las siguientes hipótesis:*

1.  $\beta''(x_{in}) \leq 0$ .
2.  $\mu_2 \geq a$ .

Entonces, existe  $c_0$  tal que  $\lambda = \pm\sqrt{\Delta}i$ , donde  $\Delta > 0$ ,

$$\Delta = \frac{\mu_1 x^2 (a - \gamma \mu_1 x)^2}{a^2 (1 + \beta(x))} \left( \frac{g(x)}{x} - g'(x) \right).$$

**Teorema 4.2.** *Supongamos que el sistema (1) tiene un único punto de equilibrio y que se cumplen las siguientes hipótesis:*

1.  $\beta''(x_{in}) \leq 0$ .
2.  $x^{c_0} \beta''(x^{c_0}) + 2\beta'(x^{c_0}) \geq 0$ .
3.  $\mu_2 \geq 2a$ .

Entonces, el sistema (1) tiene una órbita periódica alrededor del punto de equilibrio  $E(x^*, y^*)$ .

Biológicamente las dos primeras condiciones del Teorema 4.2 determinan cómo las funciones que describen el proceso de aprendizaje por parte de los polinizadores dan lugar a una bifurcación de Hopf. La interpretación de la tercera condición es que la competencia intraespecífica entre polinizadores es lo suficientemente grande en comparación con el beneficio que proporciona a la planta engañosa. En tal caso, ambas especies oscilan en torno a un nivel de equilibrio.

Biológicamente, la oscilación de las soluciones representa: un número creciente de polinizadores induce un aumento al número de plantas. Una vez que aumenta el número de plantas, también aumenta el número de visitas no gratificantes de los polinizadores, lo que induce una reducción al número de visitas. La reducción del número de visitas del polinizador a las flores conduce finalmente a una reducción del número de plantas. En la Figura 4.2, se muestran algunas simulaciones donde la funciones  $\beta(x)$  satisfacen todas las condiciones del Teorema 4.2.

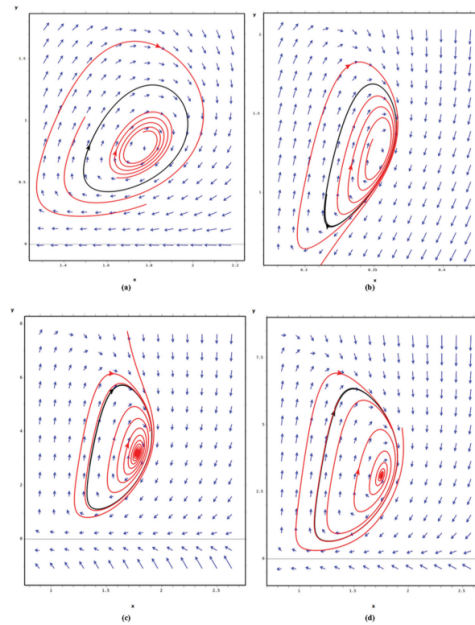


Figura 4.2: Órbitas periódicas para diferentes curvas de aprendizaje: (a)  $\beta(x) = 0$ , (b)  $\beta(x) = 0.1x$ , (c)  $\beta(x) = x^2/(4 + 9x^2)$ , (d)  $\beta(x) = x^3/(4 + 9x^3)$ .

(a) Muestra el comportamiento de las soluciones cuando no hay aprendizaje por parte de los insectos, para (b) consideramos que el aprendizaje por parte de los

insectos es proporcional al número de plantas que engañan, para (c) y (d) estamos considerando que al principio la población de insectos comienza a aprender lentamente a identificar las plantas que hacen trampa, más tarde la velocidad de aprendizaje alcanza su máximo y luego comienza a disminuir lentamente hasta llegar a un nivel de saturación.

En general, el comportamiento dinámico depende en gran medida de la forma de aprendizaje de los insectos ( $\beta(x)$ ) y del costo biológico para el polinizador ( $c$ ). Combinando la interpretación de los Teoremas 4.1 y 4.2, vemos que para niveles bajos de engaño ambas especies coexisten y se estabilizan en el equilibrio pero, para valores mayores de  $c$ , es decir, un mayor costo biológico para el polinizador, el sistema empieza a oscilar. Esta oscilación aumenta en amplitud, haciendo posible que tanto la planta como la población de polinizadores se aproximen a niveles muy bajos. Cualquier perturbación al sistema podría hacer que se extingan incluso antes de la aparición de oscilaciones sostenidas. En tal caso, es interesante saber que tan grandes pueden llegar a ser estas oscilaciones.

Aunque hemos impuesto algunas condiciones estrictas a la función  $g(x)$  para demostrar los Teoremas 4.1 y 4.2, los resultados presentados pueden generalizarse a un mayor número de estados estacionarios. A continuación, damos las condiciones para la existencia de equilibrios múltiples. La Figura 4.3 muestra un ejemplo de este tipo; cada recta muestra un caso diferente y la posibilidad de uno o varios estados estacionarios.

En el siguiente lema, afirmamos la existencia de un punto de tangencia entre  $g$  y la recta con pendiente  $c$  más cercana a  $x^M$ .

**Lema 4.4.** *Si  $g'(x_{in}) > g(x_{in})/x_{in}$ , entonces la ecuación  $g'(x) = g(x)/x$  tiene exactamente dos soluciones,  $x^{T_1} \in (0, x_{in})$  y  $x^{T_2} \in (x_{in}, x^M)$ .*

Cuando variamos el parámetro  $c$ , el Lema 4.4 establece la existencia de múltiples equilibrios del sistema como se muestra en la Figura 4.3. Bajo la hipótesis del Lema 4.4, el siguiente teorema muestra la estabilidad de los puntos de equilibrio en el intervalo de  $(0, a/\gamma\mu_1)$ .

**Teorema 4.3.** *Sea  $g'(x_{in}) > g(x_{in})/x_{in}$  y  $E(x^*, y^*)$  un punto de equilibrio del sistema (1):*

(i) *Si  $x^* \in (x^{T_1}, x^{T_2})$ , entonces  $E(x^*, y^*)$  es un punto silla.*

(ii) Si  $x^* = x^{T_1}$  ( $x^* = x^{T_2}$ ) y  $e_4 \leq 0$ , entonces  $\lambda_1 < 0$  y  $\lambda_2 = 0$ .

(iii) Si  $x^* \notin [x^{T_1}, x^{T_2}]$  y  $e_4 \leq 0$ , entonces  $E(x^*, y^*)$  es estable. Además, siempre que  $x^* \in [x^M, \frac{a}{\gamma\mu_1})$  el punto  $E(x^*, y^*)$  es estable. Donde,

$$e_4 = r - 2\mu_2 y^* - \frac{cx^*(1 + \beta(x^*))}{(1 + \beta(x^*) + \gamma y^*)^2}.$$

El siguiente lema nos ayuda a demostrar la existencia de una órbita periódica bajo algunas condiciones.

**Lema 4.5.** *Supongamos que  $g'(x_{in}) > g(x_{in})/x_{in}$ ,  $\mu_2 \leq 2a$  y  $(x^{T_2}\beta'(x^{T_2})/(1 + \beta(x^{T_2}))) < 1$ , entonces existe  $c_0$  tal que  $\lambda = \pm\sqrt{\Delta i}$  donde  $\Delta > 0$ .*

**Teorema 4.4.** *Supongamos que se cumplen las siguientes condiciones:*

$$(i) \frac{g(x_{in})}{x_{in}} < g'(x_{in}).$$

$$(ii) \frac{x^{T_2}\beta'(x^{T_2})}{1 + \beta(x^{T_2})} \leq 1.$$

$$(iii) x^{c_0}\beta''(x^{c_0}) + 2\beta'(x^{c_0}) \geq 0.$$

$$(iv) \mu_2 \leq 2a.$$

Entonces, hay una órbita periódica alrededor del equilibrio  $E(x^*, y^*)$  y  $x^{T_2} < x^* < x^M$ .

La principal diferencia biológicamente relevante entre este caso y el Teorema 4.2 es que la oscilación presentada en el Teorema 4.4 puede desaparecer bajo algunas perturbaciones.

Los principales resultados esbozados en los teoremas describen los posibles comportamientos dependiendo del parámetro  $c$ , que representa el costo biológico para el polinizador al visitar una planta que engaña. A niveles bajos de engaño, los polinizadores sufren una reducción del número de individuos en equilibrio. El equilibrio es un sumidero global, lo que significa que para cualquier condición inicial o perturbación, el sistema tiende a volver al nivel de equilibrio.

A mayor costo biológico para los insectos (es decir, valores grandes de  $c$ ), el sistema empieza a oscilar en torno al nivel de equilibrio, lo que lo hace peligroso para



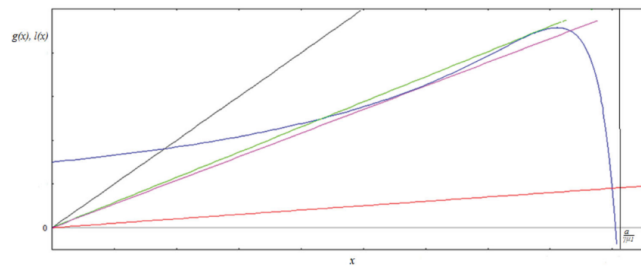


Figura 4.3: Cuando la función  $g(x)$  satisface las condiciones del Lema 4.4, existen valores de  $c$ , la pendiente de la recta  $l(x)$ , para los que coexisten múltiples estados estacionarios. Aquí utilizamos  $\beta(x) = \beta x$ .

ambas especies, ya que se aproximan a niveles muy bajos, lo que las hace propensas a la extinción debido a cualquier elemento ambiental adicional. Las simulaciones numéricas muestran que este peligro aparece mucho antes de que se produzcan las soluciones periódicas.

Para un nivel grande de engaño, ese equilibrio puede volverse inestable, dando paso a una oscilación sostenida en torno al equilibrio. Las oscilaciones, una vez que aparecen, se vuelven estables, atrayendo a cualquier otra solución.

Para valores aún mayores de  $c$ , el costo biológico de ser engañado, las oscilaciones se vuelven más drásticas, permitiendo que el número de individuos aumente por encima del equilibrio, pero también por debajo del equilibrio. Como  $c$  es muy grande, ante cualquier perturbación adicional, los insectos resultan más afectados y, con esto, es más probable que se extingan primero, lo que conduce a la extinción de las dos especies implicadas.

## 4.2. Propuesta para la función de aprendizaje

En el modelo propuesto por Vázquez y Barradas (4.1), se propone una función de aprendizaje que depende de la población de plantas, sin embargo, esta función es muy general, y no detalla de forma explícita la función en término de los parámetros; lo cual complica la aplicación del modelo en la práctica o al momento de estimar los parámetros. Por lo tanto, a continuación se dará una propuesta, con el fin de modelar el efecto que tiene el aprendizaje en la interacción entre planta y polinizador:

$$\beta(x) = e^{-(x-a)^2}, \quad (4.6)$$

esta función tiene como imagen el intervalo  $(0, 1]$  y su máximo lo alcanza cuando  $x = a$ , en la Figura 4.4, se puede ver el comportamiento típico de esta función. Esta función modela el aprendizaje de los polinizadores debido a las visitas fallidas a las plantas.

Una forma de explicar biológicamente el comportamiento de la función (4.6) es como sigue: a bajos niveles de la población de plantas que engañan, es decir cuando  $x$  esta cerca de 0, el aprendizaje es lento, lo cual significa que los polinizadores tienden a visitar a las plantas y en consecuencia estas reciben beneficio provocando un aumento en su población. Conforme la población de las plantas crece,  $x$  se acerca a la izquierda de  $a$ , por lo que los polinizadores comienzan a detectar su presencia y, de esta forma, aprender del engaño. De hecho los polinizadores pueden tolerar un nivel máximo de plantas que engaña; esto lo modela  $a$ , una vez rebasando este valor umbral los polinizadores comienzan a evitar a las plantas que engañan y, en consecuencia, se reduce la población de las plantas y este efecto ya es irreversible.

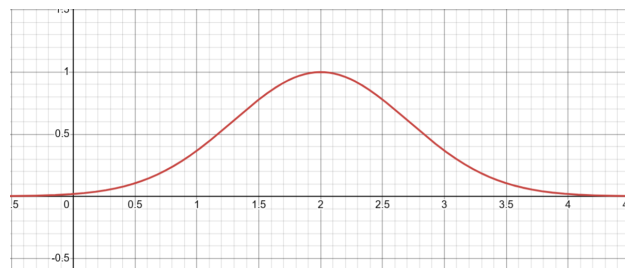


Figura 4.4: Función de aprendizaje con parámetro  $a = 2$ .

### 4.2.1. Elección de hipótesis y parámetros

Al igual que en el modelo (4.1), se considerará una población de plantas y una población de polinizadores, denotadas como  $x(t)$  e  $y(t)$  respectivamente. Sin embargo, se cambiará la hipótesis de que la competencia intraespecífica entre plantas es más fuerte que la tasa de mortalidad natural, esto dado que hay evidencia que las plantas con engaño sexual pueden llegar a tener hasta un 70% de depredación en sus varas florales como las pertenecientes a la familia de *orquidáceas* ([17]). Así como el hecho de que la deforestación y comercio ilegal de la fauna silvestre han puesto en peligro la supervivencia de muchas especies de orquídeas ([7]).

Con este cambio se tiene las siguientes hipótesis:

1. La población de plantas depende exclusivamente de un único polinizador.
2. Las plantas tienen una tasa de mortalidad considerable debido a factores como la depredación y deforestación de su hábitat.
3. Los polinizadores buscan las falsas recompensas ofrecidas por las plantas, pero tienen acceso a fuentes alternativas de alimento. El crecimiento en la población de insectos es de tipo logístico.
4. La reproducción de las plantas se produce a través de la polinización por engaño, es decir, las plantas envían señales falsas de recompensa a los insectos, imitando algunas condiciones gratificantes, como alimento, sexo y refugio.
5. Los polinizadores perciben el número de visitas no gratificantes a las plantas y, en consecuencia, ajustan su comportamiento.

Para el caso de los parámetros se presenta la siguiente tabla para poder enlistar y describir cada uno de ellos, añadiendo el hecho de que todos son positivos.

Considerando la ausencia de polinizadores, la planta tendría un decrecimiento exponencial por la hipótesis 2:

$$\frac{dx}{dt} = -\mu_1 x.$$

Por otro lado, en ausencia de plantas se tendría que los polinizadores tienen un crecimiento logístico:

$$\frac{dy}{dt} = ry - \mu_2 y^2,$$

por la hipótesis 3.

Tabla 4.2: Parámetros e interpretación.

Parámetros	Interpretación
$\mu_1$	Tasa de mortalidad de las plantas.
$\mu_2$	Tasa de competencia intraespecífica entre insectos.
$r$	Tasa de crecimiento intrínseco de los polinizadores.
$a$	Nivel máximo de plantas que pueden tolerar los polinizadores.
$c$	Costo que sufre un insecto por interactuar con la planta engañosa.
$b$	Beneficio que recibe la planta debido al engaño efectivo al polinizador.

Cuando hay interacción entre ambas especies la población de plantas sale beneficiada, en cambio la población de polinizadores sale perjudicada al disminuir su población. El número de encuentros exitosos para la planta debido al engaño se puede modelar como una ley de acción de masas  $bxy$ , pero como los polinizadores pueden aprender del engaño, entonces este beneficio se reduce de acuerdo al tamaño de la población de las plantas, de esta forma introducimos la función de aprendizaje en este término para obtener  $be^{-(x-a)^2}xy$ , observe que si  $x = a$  este término se reduce a  $bxy$ . Y debido al encuentro de los polinizadores con las plantas que engañan, su población sufre una disminución la cual es proporcional al tamaño de la población  $cy$ , y como los polinizadores pueden aprender del engaño este efecto negativo puede ser reducido por su función de aprendizaje  $ce^{-(x-a)^2}y$ . De esta forma el modelo queda de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -\mu_1x + be^{-(x-a)^2}xy, \\ \frac{dy}{dt} &= ry - \mu_2y^2 - ce^{-(x-a)^2}y.\end{aligned}\tag{4.7}$$

Debido a la interpretación biológica de las variables, se restringe el análisis al primer cuadrante del plano cartesiano.

### 4.2.2. Análisis de estabilidad local del modelo

Comencemos el análisis de estabilidad del modelo planteado, para ello se utilizarán los teoremas y conceptos presentados en el capítulo 2. Al ser un modelo no lineal, primero se analizarán los puntos de equilibrio, los cuales se obtienen al igualar cada una de las derivadas a cero  $dx/dt = 0$  y  $dy/dt = 0$ . Denotaremos como  $E(x, y)$  a cualquier solución de este sistema, en el caso que  $x$  e  $y$  sean distintos de cero se llamará punto de equilibrio no trivial, en caso contrario como punto de equilibrio trivial. Así, obtenemos el sistema no lineal:

$$\begin{aligned} x(-\mu_1 + be^{-(x-a)^2}y) &= 0, \\ y(r - \mu_2y - ce^{-(x-a)^2}) &= 0. \end{aligned} \quad (4.8)$$

El sistema anterior tiene dos puntos de equilibrio, los cuales son  $E_1(0, 0)$  y  $E_2(0, (r - ce^{-a^2})/\mu_2)$ , el primer punto representa la ausencia de ambas especies y el segundo punto representa la ausencia de plantas pero una población de polinizadores en su capacidad de carga menos el costo por la función de aprendizaje, esto siempre que  $r > ce^{-(a)^2}$ . Para ver el comportamiento de los puntos de equilibrio triviales calculemos la matriz jacobiana en estos puntos.

La matriz jacobiana en cualquier punto  $(x, y)$  esta dada por la siguiente matriz,

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} -\mu_1 + (1 - 2x^2 + 2ax)bye^{-(x-a)^2} & bxe^{-(x-a)^2} \\ 2c(x - a)ye^{-(x-a)^2} & r - 2\mu_2y - ce^{-(x-a)^2} \end{pmatrix}.$$

Al evaluar la matriz jacobiana en los puntos de equilibrio trivial se tiene:

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} -\mu_1 & 0 \\ 0 & r - ce^{-a^2} \end{pmatrix},$$

observemos que esta matriz es diagonal, en consecuencia los valores propios son:  $\lambda_1 = -\mu_1$  y  $\lambda_2 = r - ce^{-a^2}$ . Notemos que  $\lambda_1$  siempre es negativo; en cambio  $\lambda_2$  puede ser negativo o positivo, pero si  $E_2$  esta presente,  $\lambda_2$  es positivo por lo que este punto de equilibrio es un punto silla.

Ahora revisemos la estabilidad de  $E_2$ ,

$$J\left(0, \frac{r - ce^{-a^2}}{\mu_2}\right) = \begin{pmatrix} -\mu_1 + \frac{b(r - ce^{-a^2})}{\mu_2}e^{-a^2} & 0 \\ -2ca\left(\frac{r - ce^{-a^2}}{\mu_2}\right)e^{-a^2} & -r + ce^{-a^2} \end{pmatrix},$$

como la matriz jacobiana es una matriz triangular inferior entonces los valores propios están dados por:  $\lambda_1 = -\mu_1 + \frac{b(r - ce^{-a^2})}{\mu_2}e^{-a^2}$  y  $\lambda_2 = -r + ce^{-a^2}$ . Como  $\lambda_2$  siempre es negativo entonces la estabilidad de  $E_2$  la define  $\lambda_1$ . Si  $\lambda_1 < 0$ , entonces  $E_2$  es asintóticamente estable; en cambio si  $\lambda_2 > 0$  se tendría que  $E_2$  es punto silla.

Ahora veamos el análisis de los puntos de equilibrio no triviales, este análisis es de mayor interés en nuestro estudio ya que describe la coexistencia de ambas especies o la extinción de alguna de ellas. Primero veamos las condiciones para la existencia de los puntos no triviales. Por definición de punto de equilibrio tenemos el siguiente sistema:

$$0 = -\mu_1 + be^{-(x-a)^2}y, \quad (4.9)$$

$$0 = r - \mu_2y - ce^{-(x-a)^2}. \quad (4.10)$$

De la ecuación (4.9) despejamos a  $y$ ,

$$y = \frac{\mu_1}{b}e^{(x-a)^2},$$

ahora sustituyendo  $y$  en (4.10) obtenemos la ecuación en  $x$ ,

$$0 = r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} - ce^{-(x-a)^2},$$

luego, despejando a  $c$ , obtenemos

$$c = re^{(x-a)^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{2(x-a)^2}.$$

Ahora definiendo a  $g(x) = re^{(x-a)^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{2(x-a)^2}$  y a  $l(x) = c$ , la ecuación anterior queda como

$$l(x) = g(x).$$

Para encontrar los puntos de equilibrio con este nuevo planteamiento, debemos de encontrar los puntos de intersección de la recta  $l$  con la función  $g(x)$ , para ello veamos primero cómo es el comportamiento de  $g(x)$ .

Notemos que  $g(x)$  es continua para toda  $x > 0$  y que  $g(x)$  se anula en dos puntos, cuando  $x = a - \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)}$  o cuando  $x = a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)}$ .

Ahora vamos a encontrar sus puntos críticos, para esto igualamos su derivada con cero

$$0 = 2(x - a) \left( re^{(x-a)^2} - \frac{2\mu_1\mu_2}{b} e^{2(x-a)^2} \right), \quad (4.11)$$

después de resolver la ecuación para  $x$ , los puntos críticos son:

$$\begin{aligned} x_1 &= a - \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, \\ x_2 &= a, \\ x_3 &= a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}. \end{aligned}$$

Para revisar si los puntos críticos son mínimos o máximos, calculamos la segunda derivada de  $g(x)$ , la cual esta dada como

$$g''(x) = 4(x - a)^2 \left( re^{(x-a)^2} - \frac{4\mu_1\mu_2}{b} e^{2(x-a)^2} \right) + 2 \left( re^{(x-a)^2} - \frac{2\mu_1\mu_2}{b} e^{2(x-a)^2} \right). \quad (4.12)$$

Ahora evaluando en el punto crítico  $x_1$  en la segunda derivada tenemos,

$$g''(x_1) = 2 \ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right) \left(\frac{-r^2}{2\mu_1\mu_2}\right),$$

notemos que si

$$\frac{r}{\mu_2} > \frac{2\mu_1}{b}, \quad (4.13)$$

entonces  $x_1$  es un máximo; lo cual tiene sentido biológico ya que se está diciendo que la capacidad de carga del polinizador tiene que ser mucho más grande al beneficio máximo que le otorga a la planta debido a la interacción.

Por otro lado, notemos que  $g''(x_3) = g''(x_1)$  en consecuencia  $x_3$  también es un máximo.

Ahora para  $x_2$  se tiene que

$$g''(x_2) = 2 \left( r - \frac{2\mu_1\mu_2}{b} \right),$$

y como  $\frac{r}{\mu_2} > \frac{2\mu_1}{b}$ , entonces  $x_2$  es un mínimo.

En consecuencia se tiene que la función  $g(x)$  tiene dos máximos y un mínimo, además  $g(a) = r - \frac{\mu_1\mu_2}{b} > 0$  por lo que la función  $g(x)$  es positiva en el intervalo

$$\left( a - \sqrt{\ln \left( \frac{rb}{\mu_1\mu_2} \right)}, a + \sqrt{\ln \left( \frac{rb}{\mu_1\mu_2} \right)} \right).$$

Retomando que se quiere coexistencia entre especies, lo ideal sería que el punto de equilibrio  $E_2(0, (r - ce^{-a^2})/\mu_2)$  sea un punto silla, ya que en caso contrario, al tener valores iniciales cercanos a  $E_2$  al transcurrir el tiempo se llegaría a la extinción de las plantas y los polinizadores a su capacidad de carga. Por lo anterior de aquí en adelante vamos a considerar la condición  $\frac{\mu_1}{b}e^{a^2} < \frac{r}{\mu_2}$  y tomando en cuenta la condición necesaria para que  $x_1$  sea un máximo podemos dar una condición mas fuerte

$$\frac{\mu_1}{b}e^{a^2} < \frac{r}{2\mu_2}, \quad (4.14)$$

con esta condición obtenemos que  $x_1 < 0$ . Con todo este análisis la función  $g(x)$  tiene un comportamiento parecido al de la Figura 4.5, luego la ecuación  $l(x) = g(x)$  puede tener uno, dos, tres o ninguna raíz. Como se puede ver en la Figura 4.6, el número de soluciones de la ecuación  $l(x) = g(x)$  depende principalmente del valor de  $c$ ; recordemos que este parámetro modela el costo biológico que sufre el polinizador al visitar las plantas que engañan. Por lo que es de suma importancia conocer el valor de  $c$  que hace este cambio en el número de soluciones.

Al variar el valor de  $c$  en el intervalo  $(0, \infty)$ , podemos analizar el comportamiento de la recta  $l(x)$ ; lo cual se puede resumir en la Tabla 4.3.



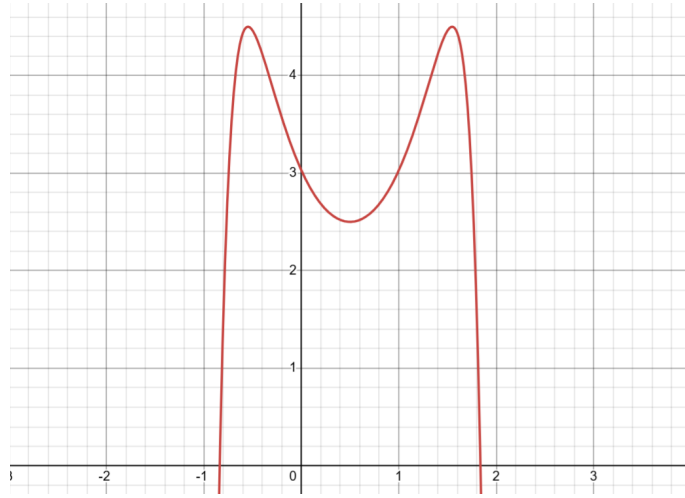


Figura 4.5: Función  $g(x)$  con  $r = 3$ ,  $a = 0.5$  y  $\mu_1\mu_2/b = 1/2$ .

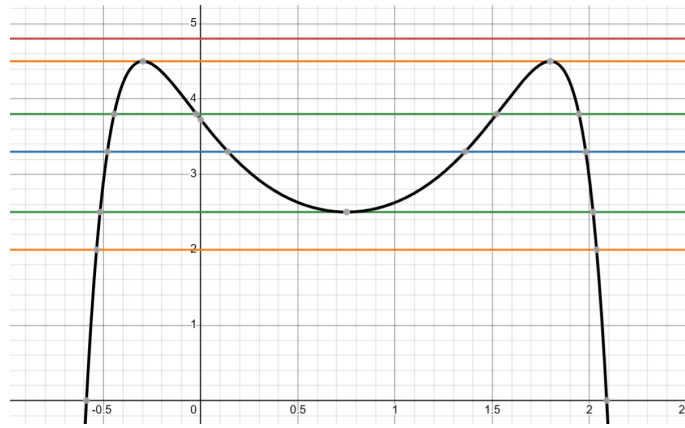


Figura 4.6: Intersección de  $l(x)$  y  $g(x)$  con  $r = 3$ ,  $a = 1$  y  $\mu_1\mu_2/b = 1/2$ .

Retomando que los puntos de equilibrio satisfacen el sistema:

$$\begin{aligned} 0 &= -\mu_1 + bye^{-(x-a)^2}, \\ 0 &= r - \mu_2y - cxe^{-(x-a)^2}, \end{aligned}$$

podemos utilizar estas ecuaciones para dejar la matriz jacobiana solamente en términos de  $x$ , así:

$$J(x) = \begin{pmatrix} \mu_1(-2x^2 + 2ax) & bxe^{-(x-a)^2} \\ \frac{2c\mu_1(x-a)}{b} & -\frac{\mu_1\mu_2e^{(x-a)^2}}{b} \end{pmatrix}.$$

Tabla 4.3: Puntos de equilibrio generados al variar el parámetro  $c$ .

Condición sobre $c$	Cantidad de puntos de equilibrio	Intervalo de definición
$c < r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}$	1	$x_1 \in \left( a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)} \right)$
$c = r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}$	2	$x_1 = a$ $x_2 \in \left( a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)} \right)$
$c \in \left( r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}, re^{a^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{2a^2} \right)$	3	$x_1 \in (0, a)$ $x_2 \in \left( a, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)} \right)$ $x_3 \in \left( a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)} \right)$
$c \in \left( re^{a^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{2a^2}, \frac{r^2b}{\mu_1\mu_2} \right)$	2	$x_1 \in \left( a, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)} \right)$ $x_2 \in \left( a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)} \right)$
$c = \frac{r^2b}{\mu_1\mu_2}$	1	$x_1 = a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}$
$c > \frac{r^2b}{\mu_1\mu_2}$	0	$\emptyset$

Notemos que  $J(x)$  es una matriz de tamaño  $2 \times 2$ , por lo tanto se tiene que el polinomio característico es

$$P(\lambda) = \lambda^2 - \text{Traza}(J(x))\lambda + \text{Det}(J(x)). \quad (4.15)$$

Las raíces de esta ecuación cuadrática nos dan los valores propios de  $J(x)$ , los cuales están dados por

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{Traza}(J(x)) \pm \sqrt{\text{Traza}(J(x))^2 - 4\text{Det}(J(x))}}{2}, \quad (4.16)$$

donde,

$$\text{Det}(J(x)) = 2\mu_1(xa - x^2) \left( ce^{-(x-a)^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} \right) = -x\mu_1 e^{-(x-a)^2} g'(x).$$

Por la forma de la función  $g(x)$  surgen los siguientes casos:

- $Det(J(x)) > 0$ , si  $x \in (0, a)$ .
- $Det(J(x)) < 0$ , si  $x \in \left(a, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}\right)$ .
- $Det(J(x)) > 0$ , si  $x \in \left(a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)}\right)$ .

Por otro lado,

$$Traza(J(x)) = \mu_1 \left(2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b}e^{(x-a)^2}\right).$$

De esta forma tenemos el siguiente teorema.

**Teorema 4.5.** *Dado el sistema (4.7) y las condiciones sobre  $c$  de la Tabla 4.3, tenemos la estabilidad de los puntos de equilibrio:*

- i) Si  $x \in \left(a, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}\right)$ , entonces el punto de equilibrio  $E(x, y)$  es un punto silla (inestable).
- ii) Si  $x \in \left(a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)}\right)$ , entonces el punto de equilibrio  $E(x, y)$  es asintóticamente estable.

**Demostración:** Notemos que para valores de  $x$  mayores al parámetro  $a$ , se tiene que  $Traza(J(x)) < 0$ , de aquí surgen los siguientes casos:

- i) Notemos que si  $x \in \left(a, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}\right)$  entonces,  $Det(J(x)) < 0$ . Luego,

$$|Traza(J(x))| < \sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))},$$

y en consecuencia sus valores propios son

$$\lambda_1 = \frac{Traza(J(x)) + \sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))}}{2} > 0,$$

$$\lambda_2 = \frac{Traza(J(x)) - \sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))}}{2} < 0,$$

es decir el punto de equilibrio  $x$  tiene un valor propio  $\lambda_1$  positivo y un valor propio  $\lambda_2$  negativo, entonces por definición  $x$  es un punto silla y en consecuencia es inestable.

ii) Ahora si  $x \in \left( a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{2\mu_1\mu_2}\right)}, a + \sqrt{\ln\left(\frac{rb}{\mu_1\mu_2}\right)} \right)$  entonces  $Det(J(x)) > 0$ , por lo tanto,

- Si  $Traza(J(x))^2 > 4Det(J(x))$ , se tiene que

$$|Traza(J(x))| > \sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))},$$

luego sus valores propios cumplen:

$$\lambda_1 = \frac{Traza(J(x)) + \sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))}}{2} < 0,$$

$$\lambda_2 = \frac{Traza(J(x)) - \sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))}}{2} < 0,$$

en consecuencia, el punto de equilibrio  $x$  es un sumidero.

- Si  $Traza(J(x))^2 < 4Det(J(x))$ , se tiene que

$$\sqrt{Traza(J(x))^2 - 4Det(J(x))} \in \mathbb{C},$$

entonces el punto de equilibrio  $x$  tiene valores propios complejos  $\lambda_1, \lambda_2$  con parte real negativa.

Y por lo tanto,  $x$  es asintóticamente estable.

□

Veamos ahora el comportamiento en el caso cuando  $x < a$ , para esto resolvamos la ecuación

$$0 = r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} - ce^{2(x-a)^2}. \quad (4.17)$$

Tomando la sustitución  $u = e^{(x-a)^2}$ , se tendría la ecuación cuadrática en  $u$ ,

$$0 = r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}u - cu^2,$$

resolviendo esta ecuación cuadrática y despejando a  $x$  de la sustitución dada; obtenemos que los valores que cumplen la ecuación (4.17) son:

$$\blacksquare \quad x_1 = a - \sqrt{\ln\left(\frac{br}{2\mu_1\mu_2} + \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2 c}{b}}}{2\mu_1\mu_2}\right)},$$

$$\begin{aligned} \blacksquare x_2 &= a - \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}, \\ \blacksquare x_3 &= a + \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}, \\ \blacksquare x_4 &= a + \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} + \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}. \end{aligned}$$

Recordemos que solamente nos interesan los casos donde  $x > 0$ ; con las condiciones dadas se tiene que  $x_1 < 0$ , y de acuerdo a los valores de  $c$  las soluciones restantes se pueden volver complejos. Sin embargo, los valores dados en la Tabla 4.3 para este término nos ayudan a saber cuales son. Ahora,  $x_2 < a$  siempre y cuando

$$c \in \left( r - \frac{\mu_1\mu_2}{b}, re^{a^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{2a^2} \right).$$

**Lema 4.6.** *Para  $x < a$  se tienen los siguientes casos:*

- i) Si  $2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} < 0$ , entonces el punto de equilibrio es
- un sumidero si  $\text{Traza}(J(x))^2 > 4\text{Det}(J(x))$ ,
  - un foco si  $\text{Traza}(J(x))^2 < 4\text{Det}(J(x))$ .

*En ambos casos el punto de equilibrio es localmente asintóticamente estable.*

- ii) Si  $2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} > 0$ , entonces el punto de equilibrio es inestable.

**Demostración:** Por la hipótesis si  $x < a$ , tenemos que  $\text{Det}(J(x)) > 0$ .

- i) Así, si  $2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} < 0$ , se tendría que  $\text{Traza}(J(x)) < 0$ ; lo cual nos lleva a dos casos:

caso 1: Si  $\text{Traza}(J(x))^2 > 4\text{Det}(J(x))$ , entonces los valores propios del punto de equilibrio satisfacen:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{\text{Traza}(J(x)) + \sqrt{\text{Traza}(J(x))^2 - 4\text{Det}(J(x))}}{2} < 0, \\ \lambda_2 &= \frac{\text{Traza}(J(x)) - \sqrt{\text{Traza}(J(x))^2 - 4\text{Det}(J(x))}}{2} < 0, \end{aligned}$$

al ser ambos negativos el punto de equilibrio es un sumidero.

caso 2: Si  $\text{Traza}(J(x))^2 < 4\text{Det}(J(x))$ , entonces

$$\sqrt{\text{Traza}(J(x))^2 - 4\text{Det}(J(x))} \in \mathbb{C},$$

por lo tanto se tienen valores propios complejos

$$\lambda_1 = \frac{\text{Traza}(J(x)) + i\sqrt{4\text{Det}(J(x)) - \text{Traza}(J(x))^2}}{2},$$

$$\lambda_2 = \frac{\text{Traza}(J(x)) - i\sqrt{4\text{Det}(J(x)) - \text{Traza}(J(x))^2}}{2},$$

donde la parte real es negativa; por lo tanto, el punto de equilibrio es un foco estable.

ii) Supongamos que  $2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} > 0$ , entonces  $\text{Traza}(J(x))$  sería positiva, lo cual nos lleva a dos casos:

caso 1: Si  $\text{Traza}(J(x))^2 < 4\text{Det}(J(x))$ , entonces los valores propios son complejos, y al tener parte real positiva sería un foco inestable.

caso 2: Si  $\text{Traza}(J(x))^2 > 4\text{Det}(J(x))$ , entonces ambos valores propios son positivos y por lo tanto sería un nodo inestable.

□

En las aplicaciones, es de interés observar el comportamiento oscilatorio de la dinámica de las poblaciones; en especial las oscilaciones no amortiguadas. Este comportamiento surge al observar los valores propios complejos de la matriz jacobiana. El teorema que nos ayuda a detectar oscilaciones no amortiguadas es el Teorema de Hopf 2.10.

Como los valores propios del punto de equilibrio no trivial  $E_3(x, y)$  son complejos cuando  $\text{Traza}(J(x))^2 < 4\text{Det}(J(x))$ , entonces podemos ir en busca de soluciones periódicas. De esta forma tenemos el siguiente teorema.

**Teorema 4.6.** *Supongamos que se cumplen las siguientes condiciones:*

$$i) x \in (0, a),$$

$$ii) \text{Traza}(J(x))^2 < 4\text{Det}(J(x)),$$

$$iii) 2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b}e^{(x-a)^2} = 0.$$

Entonces, existe un órbita periódica alrededor del punto de equilibrio  $E_3(x, y)$ .

**Demostración:** Notemos que podemos reescribir el sistema (4.7) de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} x' &= f(x, y; a) = -\mu_1 x + be^{-(x-a)^2} xy, \\ y' &= g(x, y; a) = ry - \mu_2 y^2 - ce^{-(x-a)^2} y. \end{aligned}$$

Notemos que las funciones  $f$  y  $g$  son continuas y diferenciables; ahora supongamos que el punto de equilibrio  $x$  esta en el intervalo  $(0, a)$  y que  $x$  depende del parámetro  $a$ . En este caso los valores propios de este punto son

$$\lambda(a) = \frac{\text{Traza}(J(x(a))) \pm \sqrt{\text{Traza}(J(x(a)))^2 - 4\text{Det}(J(x(a)))}}{2}.$$

Si  $\text{Traza}(J(x(a)))^2 < 4\text{Det}(J(x(a)))$ , entonces  $\lambda(a)$  son valores propios complejos. Además,

$$\text{Re}(\lambda(a)) = \frac{\text{Traza}(J(x(a)))}{2},$$

y

$$\text{Im}(\lambda(a)) = \frac{\sqrt{4\text{Det}(J(x(a))) - \text{Traza}(J(x(a)))^2}}{2}.$$

Siguiendo el Teorema de Hopf 2.10, el parámetro de bifurcación será el parámetro  $a$ . Ahora probemos que existe  $a^*$  tal que  $\text{Re}(\lambda(a^*)) = 0$  e  $\text{Im}(\lambda(a)) \neq 0$ . Para esto,  $x_2 \in (0, a)$  y tiene la forma

$$x_2 = a - \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2 c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}.$$

Así la traza de la matriz  $J$  viene dada por

$$\begin{aligned} \text{Traza}(J(x_2)) = \mu_1 & \left[ 2 \left( a - \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)} \right) \left( \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)} \right) \right. \\ & \left. - \mu_1 \left[ \frac{\mu_2}{b} \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right) \right] \right]. \end{aligned}$$

Luego,  $\text{Traza}(J(x_2(a))) = 0$  si y sólo si  $a$  toma el valor de

$$\frac{\frac{\mu_2}{b} \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}{2\sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}} + \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)}.$$

Denotemos este valor por  $a^*$ . Así,

$$\lambda(a^*) = \pm i\sqrt{\text{Det}(J(x_2(a^*)))}.$$

Ahora, calculando la derivada de la parte real de  $\lambda(a)$  con respecto del parámetro  $a$  y evaluando en  $a^*$  se tiene que

$$\frac{d\text{Re}(\lambda(a^*))}{da} = \mu_1 \left( \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} - \frac{b\sqrt{r^2 - \frac{4\mu_1\mu_2c}{b}}}{2\mu_1\mu_2} \right)} \right) \neq 0$$

por lo tanto, se cumplen las hipótesis del Teorema de Hopf.  $\square$

El teorema anterior garantiza la existencia de órbitas periódicas; y en consecuencia la coexistencia entre las especies. En el siguiente capítulo se mostrará la aparición de estas orbitas periódicas por medio de simulaciones numéricas variando el parámetro  $a$ .



# Capítulo 5

## Simulación numérica e interpretación biológica

*A ningún hombre debe obligársele a hacer el trabajo que puede hacer una máquina.*

*Henry Ford*

Con el fin de mostrar el comportamiento de los resultados teóricos del capítulo 4, en este capítulo se presentaran algunas simulaciones del modelo (4.7). Para este propósito se utilizan dos métodos clásicos: bisección para hallar raíces y Runge-Kutta de orden 4 para resolver el sistema de EDO, así como el software matemático wxMaxima y el lenguaje de programación *Python*.

En las siguientes simulaciones numéricas se tomarán los valores de las poblaciones de ambas especies en orden de miles. Supongamos que  $r = 4$ ; es decir, de cada polinizador nacen 4 descendientes, y  $\mu_2 = 2$ ; recordemos que este parámetro modela la tasa de competencia entre los polinizadores. Ahora, para el caso de las plantas, supongamos que muere una planta por unidad de tiempo cuando no hay polinizadores; es decir,  $\mu_1 = 1$ , y de cada 10 encuentros efectivos con los polinizadores nacerán 5 plantas; es decir,  $b = 0.5$ . Finalmente, el nivel máximo de plantas que puede tolerar el polinizador es de 1800 ejemplares ( $a = 1.8$ ), y debido al engaño que causan las plantas a los polinizadores, mueren 3 por unidad de tiempo; es decir,  $c = 3$ . El valor de  $a$  puede variar de acuerdo al aprendizaje que tenga el polinizador y de su tolerancia a las plantas que engañan.

Con estos valores, el punto de equilibrio  $E_2(0, 1.94)$  tiene los valores propios:

$\lambda_1 = -0.96$  y  $\lambda_2 = -3.88$ , notemos que ambos valores son negativos, por lo tanto  $E_2(0, 1.94)$  es un sumidero. Además, con estos valores se tiene que la función  $g(x)$  es negativa; por lo que no existirán puntos de equilibrio no triviales, como se puede ver en la Figura 5.1.

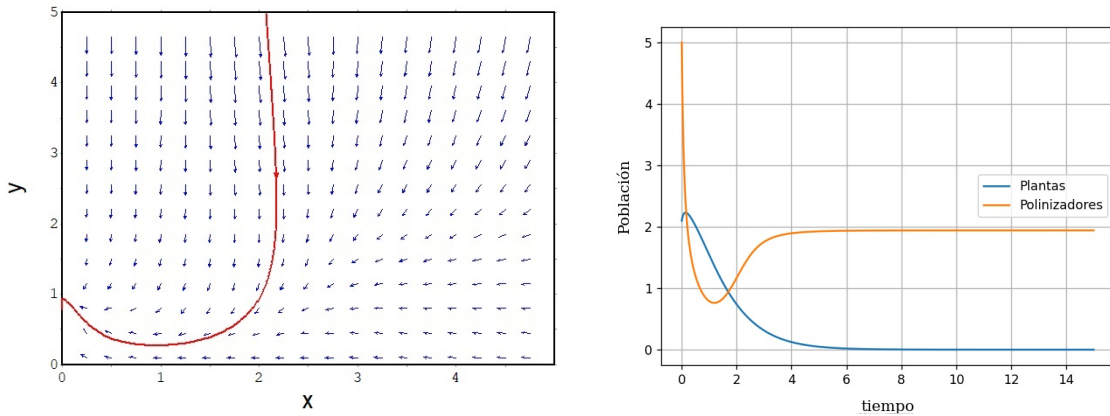


Figura 5.1: Retrato fase y comportamiento típico de las soluciones del sistema (4.7) con parámetros:  $b = 0.5$ ,  $r = 4$ ,  $\mu_1 = 1$ ,  $\mu_2 = 2$ ,  $a = 1.8$  y  $c = 3$ .

En la figura 5.1 podemos ver que si en un ecosistema tenemos una población inicial de 2100 plantas y de 5000 polinizadores conforme avanza el tiempo; la población de polinizadores disminuirá rápidamente debido al engaño ocasionando por las plantas, lo que conducirá a la extinción de ellas mismas y los polinizadores a su capacidad de carga cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Otro escenario claves es: de cada polinizador nacerán 4 descendientes ( $r = 4$ ) y morirán 12 polinizadores de cada 100 ( $\mu_2 = 0.12$ ), debido a la competencia que tienen por los recursos disponibles, además de cada 10 encuentros efectivos que tengan las plantas con los polinizadores nacerán 15 nuevo ejemplares ( $b = 1.5$ ), sin embargo de cada 10 plantas morirán 8 ( $\mu_1 = 0.8$ ) y el nivel máximo de plantas que puede tolerar el polinizador es de 1800 ejemplares ( $a = 1.8$ ) y el costo ( $c$ ) que ocasiona una planta a un polinizador sera variable.

Con los datos anteriores, y tomando valores de  $c$  menores a 60.409, se tendrían valores propios reales de signo opuesto para el punto de equilibrio trivial  $E_2(0, y)$  y, por lo tanto es un punto silla, además con estos valores la función  $g(x)$  seguirá el comportamiento de la Figura 5.2.

Ahora si variamos el valor del costo que sufren los polinizadores ocasionado por las plantas al ofrecerles falsas recompensas. Conforme a lo expresado en la Tabla 4.3, obtenemos los siguientes resultados.

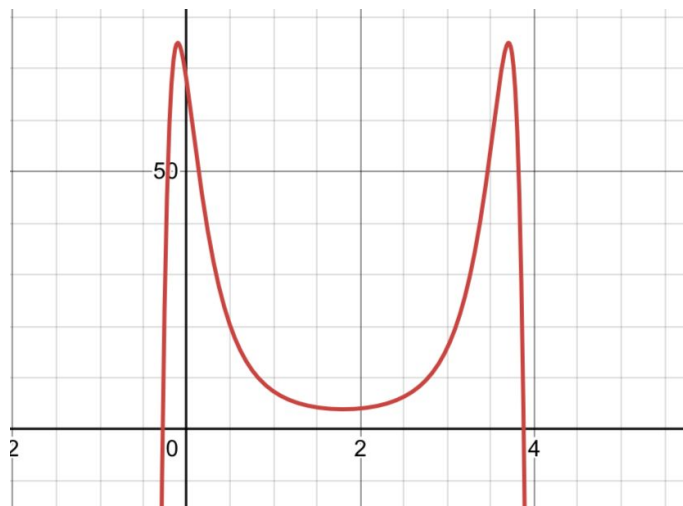


Figura 5.2: Función  $g(x)$  con parámetros:  $b = 1.5$ ,  $r = 4$ ,  $\mu_1 = 0.8$ ,  $\mu_2 = .12$  y  $a = 1.8$ .

- Si  $c = 3$ , entonces tenemos que  $c < r - \frac{\mu_1 \mu_2}{b}$ . En este caso solo hay un punto de equilibrio no trivial el cual es  $E_3(3.83, 32.86)$  y como  $x = 3.83$  satisface la condición *ii* del teorema 4.5, entonces es asintóticamente estable.

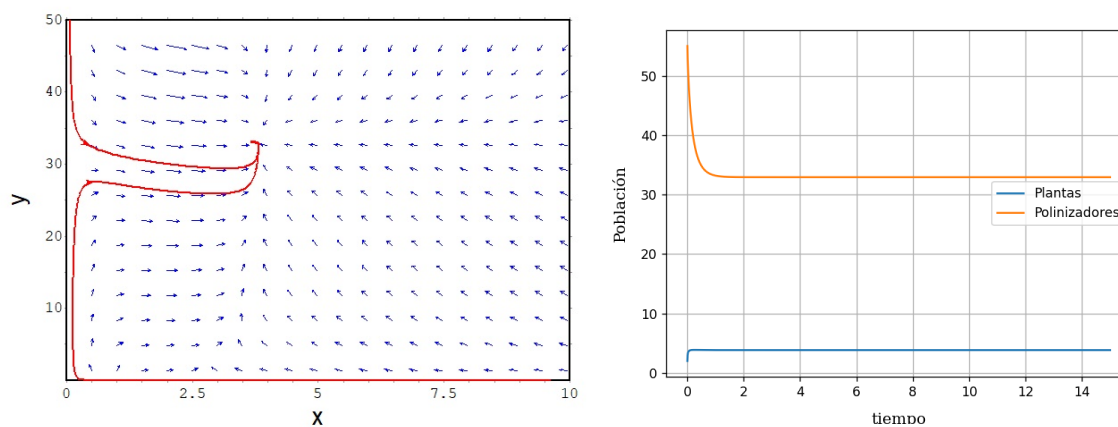


Figura 5.3: Retrato fase y el comportamiento de una solución típica del sistema (4.7) con  $c = 3$ .

En la Figura 5.3, podemos observar que si hay población inicial muy grande de polinizadores pero una población muy pequeña de plantas; conforme avance el

tiempo la población de plantas comenzará a engañar, logrando un aumento en su población, pero provocando una disminución en la población de polinizadores; sin embargo, este aumento y disminución se estabilizará con el tiempo; es decir, siempre habrá coexistencia de ambas especies.

En cambio si tomamos una población muy grande de plantas pero una población muy pequeña de polinizadores, la interacción será casi nula; por lo que su población irá en descenso y, al haber pocas plantas que engañan, la población de polinizadores comenzará a crecer provocando mayor posibilidad de interacción. En consecuencia, la población de plantas tendrá un aumento. Esto se puede ver en el retrato fase de la Figura 5.3.

- Si  $c = 10$ , entonces pertenece al intervalo,

$$c \in \left( r - \frac{\mu_1 \mu_2}{b}, r e^{a^2} - \frac{\mu_1 \mu_2}{b} e^{2a^2} \right),$$

y de acuerdo a la Tabla 4.3 hay 3 puntos de equilibrio no triviales:

- $E_3(0.82, 1.39)$ . Para este punto de equilibrio tenemos que  $2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b} e^{(x-a)^2} > 0$  y  $x = 0.82 < a$ ; por lo tanto, por el inciso *ii* del lema 4.6 el punto de equilibrio es inestable.

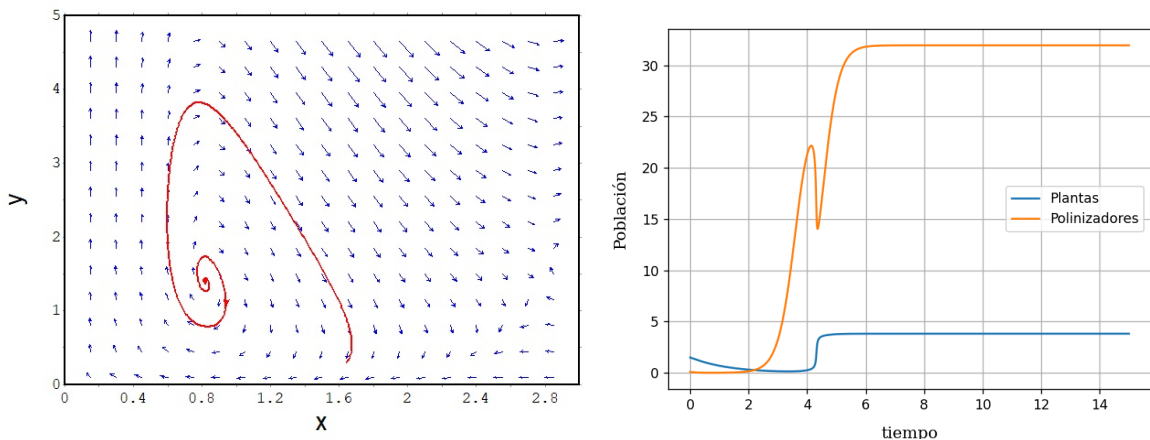


Figura 5.4: Punto de equilibrio  $E_3$  en el retrato fase y el comportamiento típico de las soluciones en esta configuración.

Podemos ver en la Figura 5.4 que si se tienen poblaciones iniciales cercanas al punto  $E_2$ , conforme avanza el tiempo las poblaciones de ambas especies comenzarán a oscilar acercándose a poblaciones cercanas a cero,

lo cual se vuelve peligroso ante cualquier fenómeno externo que pudiera llevar a la extinción de ambas especies. Con la disminución de la población de las plantas, la población de polinizadores logra recuperarse y en consecuencia también la población de plantas. Aunque hay peligro de extinción por la amplitud de las oscilaciones, siempre habrá coexistencia.

- $E_4(2.77, 1.36)$ . En este caso,  $x = 2.77$  pertenece al intervalo,

$$x \in \left( a, a + \sqrt{\ln \left( \frac{br}{2\mu_1\mu_2} \right)} \right),$$

luego, por el inciso *i* del teorema 4.5,  $E_4(2.77, 1.36)$  es un punto silla.

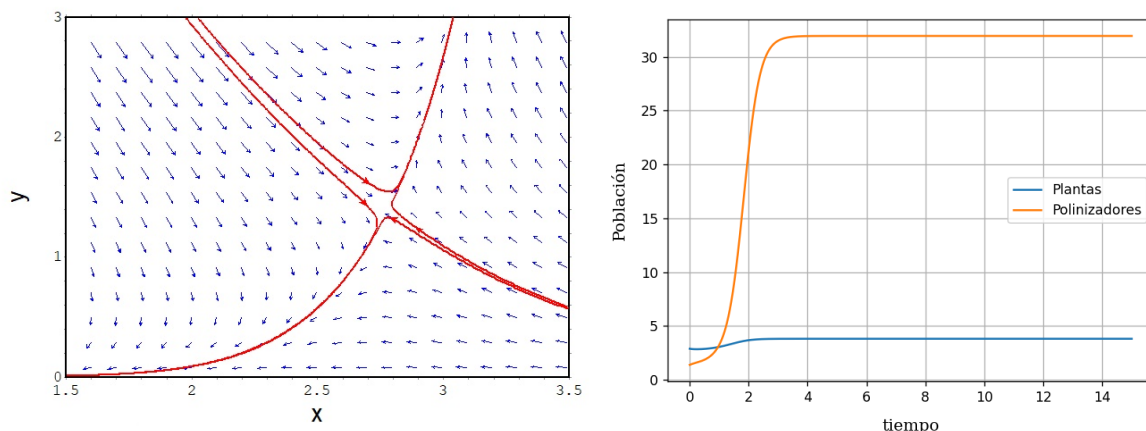


Figura 5.5: El punto de equilibrio  $E_4(2.77, 1.36)$  es un punto silla.

En este caso, al tener poblaciones iniciales cercanas al punto  $E_4$  se tendría que conforme avance el tiempo, las poblaciones comenzarán a crecer o a decrecer, dependiendo de las regiones generadas por la variedad estable o inestable.

- $E_5(3.82, 31.55)$ . Para este punto de equilibrio se satisfacen las condiciones del inciso *ii* del Teorema 4.5, por lo tanto  $E_5(3.82, 31.55)$  es localmente asintóticamente estable.

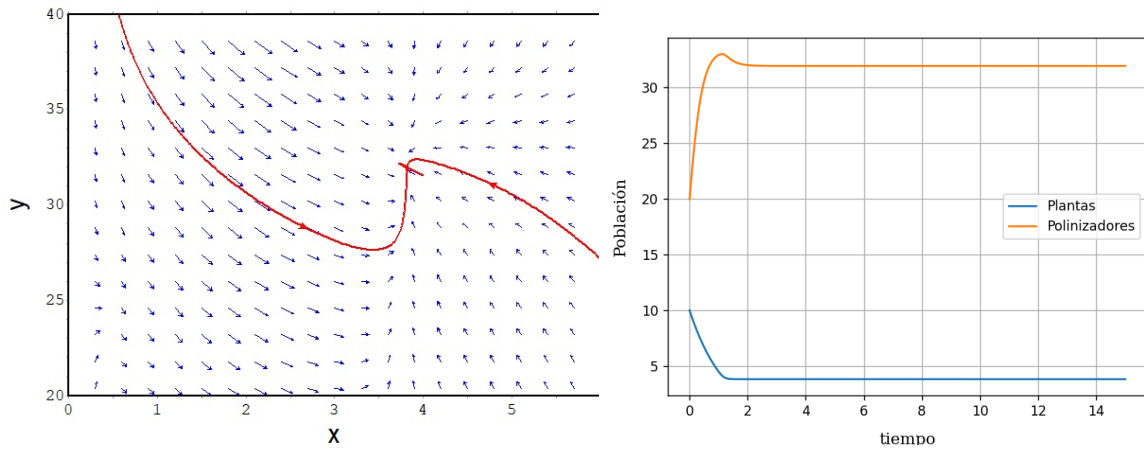


Figura 5.6: El punto de equilibrio  $E_5(3.82, 31.55)$  es localmente asintóticamente estable.

En las figuras 5.6 y 5.7, se puede observar que independientemente de las poblaciones iniciales conforme avanza el tiempo; las poblaciones de polinizadores y plantas tenderán a 31550 y 3820 ejemplares, respectivamente, esto siempre y cuando no se vean afectados por cuestiones externas cuando tengas poblaciones pequeñas.

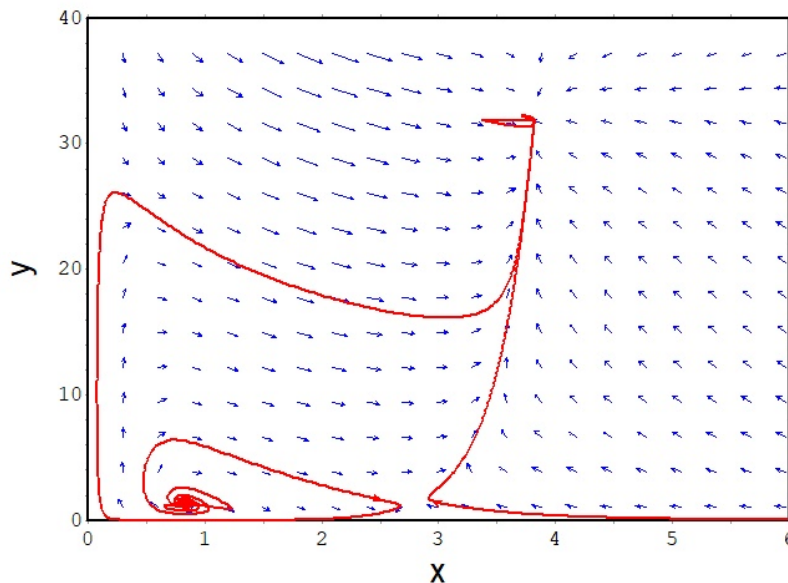


Figura 5.7: Retrato fase del sistema (4.7) con  $c = 10$ .

- Para  $c = 61$ , se tiene que el punto de equilibrio  $E_2(0, 13.42)$  tiene el valor propio  $\lambda_1 = -0.01$ , y como  $\lambda_2$  siempre es negativo entonces  $E_2$  es un sumi-

dero. De esta forma, si tomamos valores cercanos a este punto de equilibrio, conforme el tiempo avanza, las poblaciones convergerán a los valores del punto de equilibrio, cómo se puede ver en la siguiente Figura 5.8.

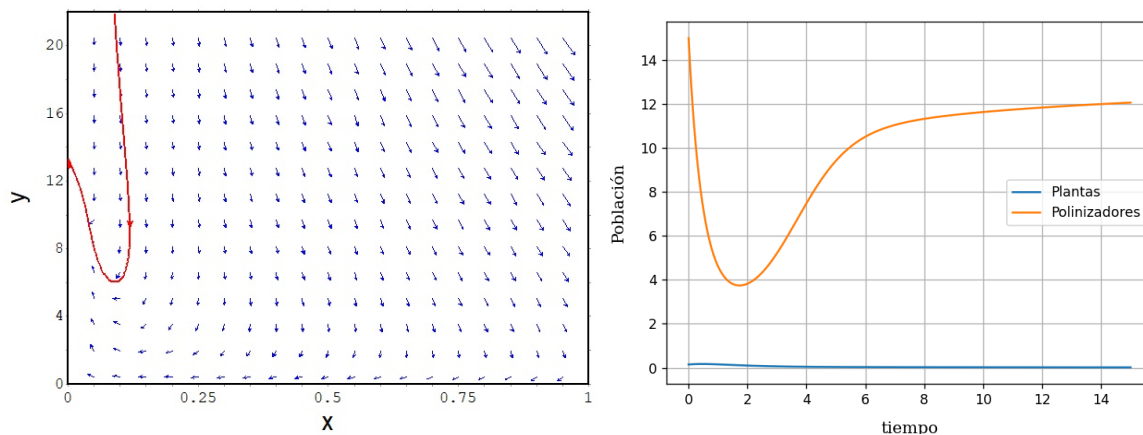


Figura 5.8: El punto de equilibrio  $E_2(0, 13.42)$  es localmente asintóticamente estable.

Además, como

$$c \in \left( re^{a^2} - \frac{\mu_1\mu_2}{b}e^{2a^2}, \frac{r^2b}{\mu_1\mu_2} \right).$$

Entonces hay dos puntos de equilibrio no triviales:

- $E_3(3.61, 14.12)$ . Para este punto de equilibrio,  $x = 3.61$  satisface la condición  $i$  del Teorema 4.5, por lo tanto,  $E_3(3.61, 14.12)$  es un punto silla.

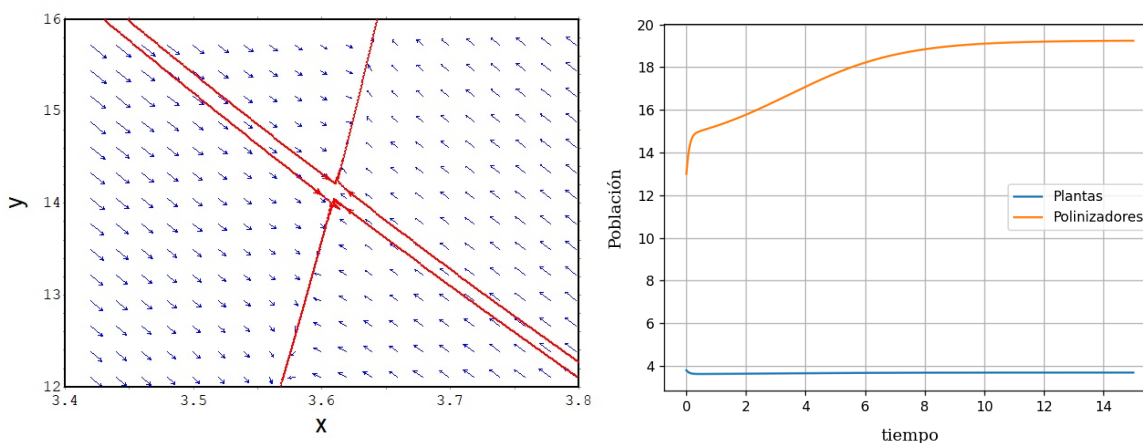


Figura 5.9: El punto de equilibrio  $E_3(3.61, 14.12)$  es un punto silla.

- $E_4(3.69, 18.92)$ . Para este punto de equilibrio,  $x = 3.69$  satisface la condición *ii* del Teorema 4.5, por lo tanto,  $E_4(3.69, 18.92)$  es localmente asintóticamente estable.

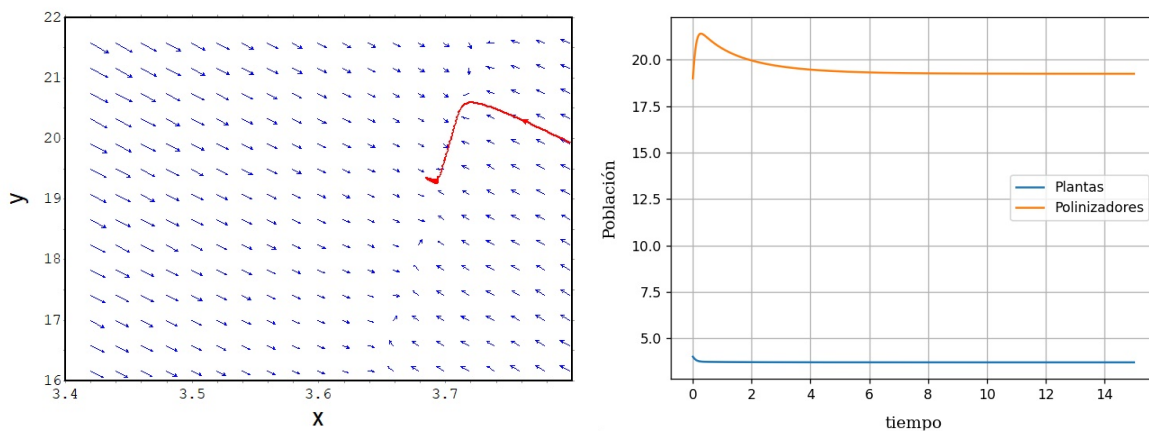


Figura 5.10: El punto de equilibrio  $E_4(3.69, 18.92)$  es localmente asintóticamente estable.

De las Figuras 5.8, 5.9 y 5.10 podemos observar que dependiendo de la cercanía de las poblaciones iniciales de plantas y polinizadores al punto  $E_3$ ; con el transcurso del tiempo las poblaciones pueden converger a  $E_2$  o a  $E_4$ .

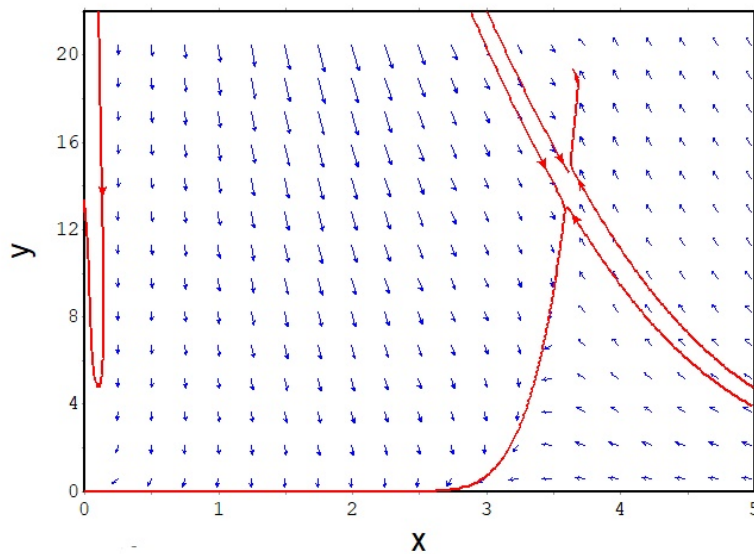


Figura 5.11: Retrato fase del sistema (4.7) con  $c = 61$ .



- Si  $c = 63$ , se tendría que el punto de equilibrio  $E_2(0, 12.77)$  tiene el valor propio  $\lambda_1 = -0.05$ , y como  $\lambda_2$  siempre es negativo entonces  $E_2$  será un sumidero, además

$$c > \frac{r^2 b}{\mu_1 \mu_2},$$

por lo tanto no hay puntos de equilibrio no triviales. Así, para cualquier población inicial de plantas y polinizadores, con el transcurso del tiempo la población de plantas se extinguirá y solo sobrevivirán los polinizadores.

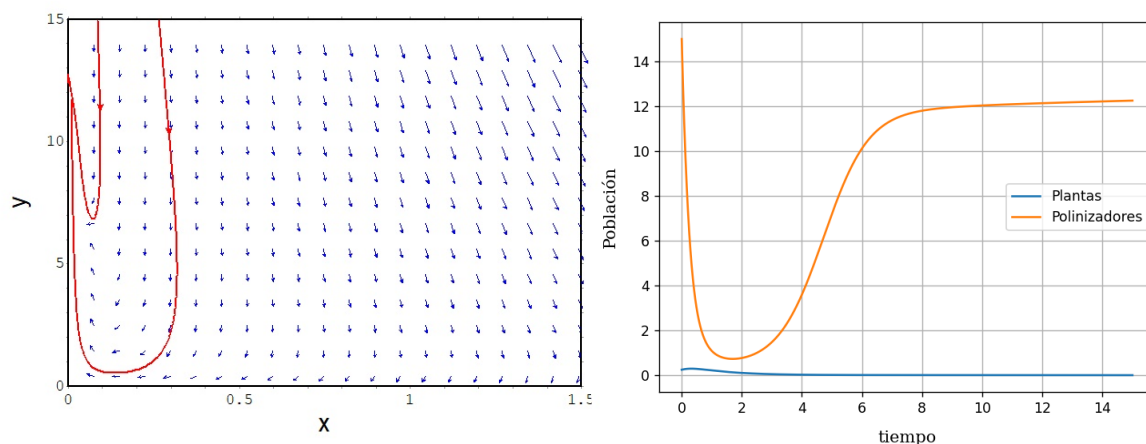


Figura 5.12: Retrato fase del sistema (4.7) con  $c = 63$ .

Finalmente, supongamos que de cada polinizador nacerán 4 descendientes ( $r = 4$ ) y debido a la competencia por los recursos morirán dos ( $\mu_2 = 2$ ). Además, de cada 10 encuentros efectivos que tengan las plantas con los polinizadores nacerán 5 nuevos ejemplares ( $b = 0.5$ ), sin embargo, morirá una planta ( $\mu_1 = 1$ ), y el nivel máximo de plantas que puede tolerar el polinizador es cercano a 446 ejemplares. En este caso supondremos que el costo es  $c = 4$ , con estos parámetros se cumple que

$$c \in \left( r - \frac{\mu_1 \mu_2}{b}, r e^{a^2} - \frac{\mu_1 \mu_2}{b} e^{2a^2} \right),$$

lo que implica que hay 3 puntos de equilibrio no triviales:

- $E_3(0.31, 0.54)$ . Como  $x = 0.31$  satisface la ecuación

$$2xa - 2x^2 - \frac{\mu_2}{b} e^{(x-a)^2} = 0,$$

por el Teorema 4.6 el punto de equilibrio  $E_3$  presenta una órbita periódica alrededor de ella.

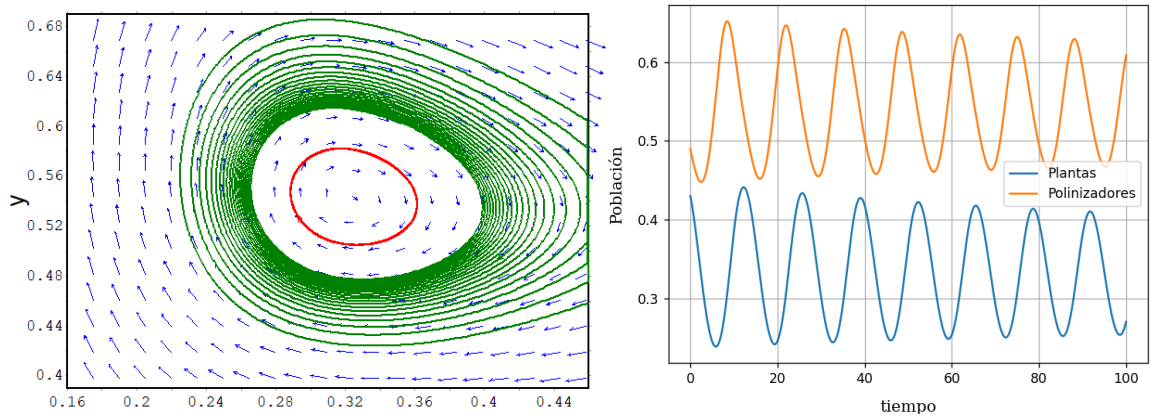


Figura 5.13: El punto de equilibrio  $E_3(0.31, 0.54)$  presenta una órbita periódica alrededor de él.

Podemos ver en la Figura 5.13 que si se toman poblaciones iniciales cercanas a  $E_3$ , conforme avance el tiempo las poblaciones oscilarán disminuyendo su amplitud hasta alcanzar la órbita periódica.

- Para el punto de equilibrio  $E_4(0.57, 0.54)$ , notemos que  $x = 0.57$  pertenece al intervalo

$$x \in \left( a, a + \sqrt{\ln \left( \frac{rb}{2\mu_1\mu_2} \right)} \right).$$

Así, por el inciso  $i$  del Teorema 4.5 el punto de equilibrio es un punto silla.

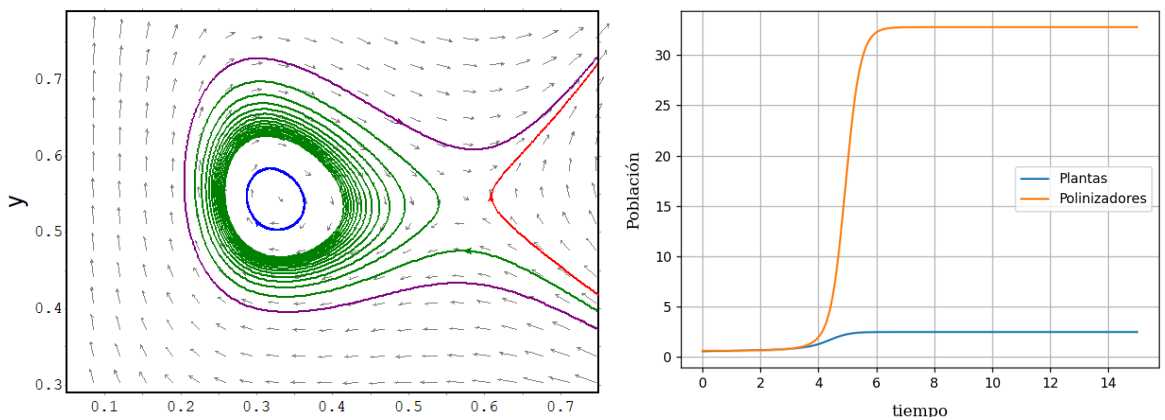


Figura 5.14: El punto de equilibrio  $E_4(0.57, 0.54)$  es un punto silla; de hecho este punto genera una separatriz entre las trayectorias que se aproximan a la órbita periódica o se alejan de ella.

- Para el punto de equilibrio  $E_5(2.47, 32.79)$ , se tiene que  $x = 2.47$  cumple,

$$x \in \left( a + \sqrt{\ln \left( \frac{rb}{2\mu_1\mu_2} \right)}, a + \sqrt{\ln \left( \frac{rb}{\mu_1\mu_2} \right)} \right),$$

luego, por el inciso *i* del Teorema 4.5, el punto  $E_5(2.47, 32.79)$  es localmente asintóticamente estable.

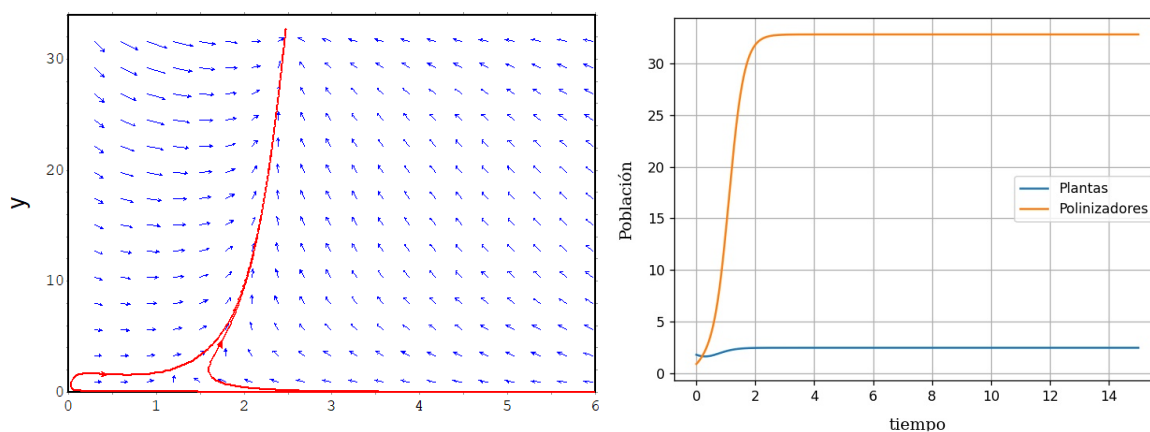


Figura 5.15: El punto de equilibrio  $E_5(2.47, 32.79)$  es localmente asintóticamente estable.

Una forma interesante de analizar la reacción del aprendizaje por parte de los polinizadores frente al engaño de las plantas es viendo el comportamiento de las oscilaciones una vez que estas aparecen. Para lograr ésto, graficamos el valor umbral  $a^*$  como función de  $c$ ; esto se muestra en la Figura 5.16.

En la Figura 5.16 a) podemos observar que existe un costo tal que el aprendizaje alcanza un valor mínimo; debajo de este valor mínimo, el polinizador puede tolerar a las plantas y coexistir con ellas sin ningún problema, pero una vez rebasando este nivel mínimo, al polinizador le cuesta mantener a la planta, generando oscilaciones con amplitud muy grande, como se muestra en la Figura 5.16 b). Estas oscilaciones llegan a tener amplitudes muy grandes, lo cual pone en peligro de extinción a ambas especies frente a un fenómeno externo.

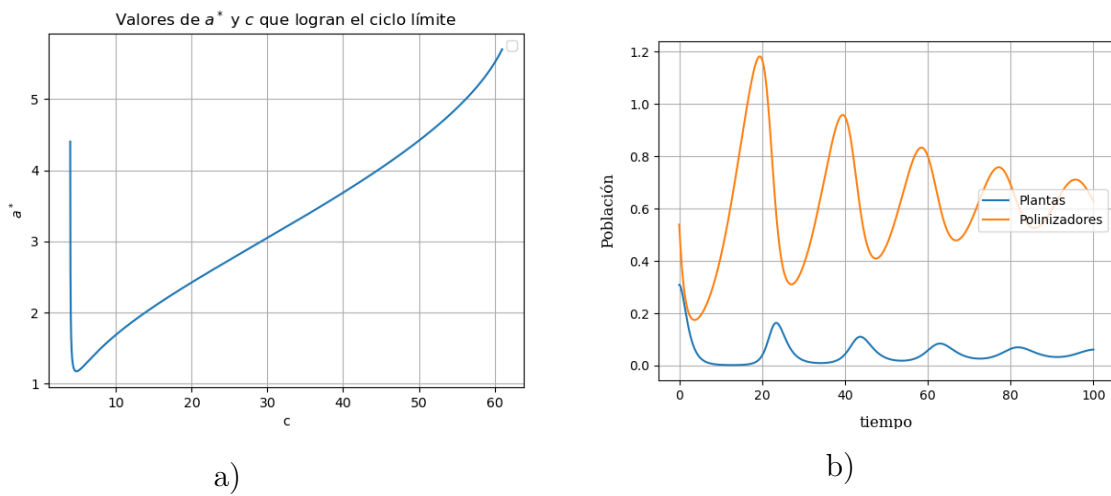


Figura 5.16: a) Comportamiento del aprendizaje del polinizador frente al engaño.  
b) Comportamiento de las poblaciones para  $c = 4.6$ .

# Conclusiones

La polinización por engaño es un caso sorprendente de la evolución, debido a que las plantas florales que practican este tipo de polinización optan por reducir o descartar la producción de recompensas para su agente polinizador, esto con el fin de aumentar sus posibilidades de supervivencia. Por lo que en este trabajo de tesis se planteó un modelo matemático para modelar la dinámica evolutiva de la polinización por engaño. Dicho modelo se obtuvo al adaptar el modelo presentado en el artículo "*Deceptive pollination and insects learning: a delicate balance*" ([19]). En el modelo que presentamos en este trabajo se introdujo una función de forma explícita para modelar el aprendizaje. Esta función depende de un parámetro que modela la tolerancia que tienen los polinizadores frente al engaño de las plantas debido a la interacción. Este efecto lo captura el parámetro  $a$  en el modelo (4.7).

En la función de aprendizaje propuesta en el capítulo 4 se observa que a menor tolerancia, el aprendizaje será rápido; en consecuencia, los polinizadores empezarán a evitar a las plantas que engañan, poniendo en riesgo la polinización exitosa. En caso contrario, al tener un aprendizaje lento, las plantas podrían aprovechar esto y aumentar su población. Sin embargo, si los polinizadores sufren un costo biológico alto al interactuar con las plantas, entonces pondrían en riesgo su población y, en consecuencia, la población de las plantas. Por ello, se buscó los niveles de costo y de aprendizaje de tal forma que ambas especies puedan coexistir.

En el capítulo 4 se realizó el análisis de estabilidad local del modelo con ayuda de las herramientas de sistemas dinámicos planteados en el capítulo 2. Se obtuvo que, dependiendo del nivel de costo, existirán diferentes números de puntos de equilibrios no triviales cómo se puede observar en la tabla 4.3, y de acuerdo a su cercanía con el parámetro  $a$  serán estables o inestables. Estos resultados los proporciona el Lema 4.6 y el Teorema 4.5. Estos resultados teóricos implican que siempre que se tenga

una tolerancia aceptable y un costo bajo, existirá al menos un punto de equilibrio asintóticamente estable, lo cual significa que ambas especies pueden coexistir. Sin embargo, si el costo aumenta, surge un punto de equilibrio inestable que es un punto silla. Además, el alto costo puede poner en riesgo las poblaciones de ambas especies, por lo tanto, hay una delicada relación entre el costo y el aprendizaje que sufre el polinizador para la coexistencia de ambas especies.

Otro resultado importante que se obtuvo al analizar el modelo es la existencia de órbitas periódicas. Este resultado se enuncia en el Teorema 4.6, en este teorema podemos ver que, bajo ciertas hipótesis, la relación entre ambas especies tendrá un comportamiento oscilatorio no amortiguado, como se puede ver en la Figura 5.13.

Por último, se realizaron las simulaciones numéricas de los resultados teóricos encontrados, esto con la finalidad de mostrar el comportamiento dinámico de la interacción entre la planta que engaña y su agente polinizador. En las Figuras 5.3 y 5.6 podemos ver que conforme aumenta el costo, los valores de los puntos de equilibrio no trivial disminuirán. Esto tiene sentido, ya que al aumentar el perjuicio, la población de polinizadores disminuirá y, si esta disminuye, la población de plantas también disminuirá, por lo que ambas poblaciones se ponen en riesgo de extinción, como se puede ver en la Figura 5.8 y 5.16. Los resultados muestran que la planta siempre puede parasitar al polinizador cuando el costo biológico no pone en riesgo la supervivencia de ambos.

Como trabajo futuro, sería interesante considerar un modelo donde la planta se divide en dos clases: una que no ofrece recompensa y otra que sí produce alimento para los polinizadores. En este caso, el modelo consistiría de tres ecuaciones diferenciales ordinarias.

# Apéndice

## Python

Simulaciones numéricas de curvas solución en  $\mathbb{R}^2$  con rk4.

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

#importar metodo Runge kutta
import rk4
#Definir el modelo matematico
def modelopol(Y):
    dy = np.zeros(len(Y))
    # mortalidad (planta)
    b1 = .8
    # beneficio (planta)
    b2 = 1.5
    # valor exponencial
    b3 =0.445584271427
    # crecimiento (polinizadores)
    b4 = 4
    # comptencia
    b5 = .12
    # costo
    b6=4

    dy[0] = -b1 * Y[0] + b2 * (np.exp(-(Y[0]-b3)**2)) * Y[0] *Y[1]
    dy[1] = b4*Y[1]-b5*Y[1]**2 - b6 *np.exp(-(Y[0]-b3)**2) *Y[1]
```

```
    return dy

# Resolvemos el sistema de ecuaciones diferenciales con rk4

rango_t = [0, 15]
h = .01
t = np.arange(rango_t[0], rango_t[1] + h, h)
# Definimos las condiciones iniciales
Y0 = np.array([1.8, .91])
Y = rk4.rungek4(modelopol, rango_t, Y0, h)

# Graficando la solucion

font = {'family': 'serif',
        'color': 'xkcd:black',
        'weight': 'normal',
        'size': 12,
        }

plt.plot(t, Y[:, 0], label="Plantas")
plt.plot(t, Y[:, 1], label="Polinizadores")

plt.legend(loc=5)
plt.xlabel(" tiempo", labelpad=10, fontdict=font)
plt.ylabel(" Poblaci n", labelpad=10, fontdict=font)
plt.grid()
plt.show()
```



Metodo Runge-Kutta de orden 4

```
[language=Python]

#Importando modulos necesarios
import numpy as np

#Definir el metodo RK4
def rungek4(sist_edo , rango_t , Z0, h=0.01):
    t0 , tf = rango_t
    t = np.arange(t0 , tf + h, h)
    nt = len(t)
    nz = len(Z0)
    Z = np.zeros((nt , nz))
    Z[0] = Z0

    for i in range(1, nt):
        M1 = sist_edo(Z[i - 1])
        M2 = sist_edo(Z[i - 1] + h * M1 / 2)
        M3 = sist_edo(Z[i - 1] + h * M2 / 2)
        M4 = sist_edo(Z[i - 1] + h * M3)
        Z[i] = Z[i - 1] + h * (M1 + 2 * M2 + 2 * M3 + M4) / 6

    return Z
```



# Bibliografía

- [1] Asencio, O. J. (2017). Modelo depredador presa de Lotka-Volterra. Universidad de La Laguna. Disponible en <https://riull.ull.es/xmlui/bitstream/handle/915/6217/Modelo%20depredador-presa%20de%20Volterra-Lotka.pdf?sequence=1>
- [2] Edelstein-Keshet, L. (1988). Mathematical models in biology. Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM, 3600 Market Street, Floor 6, Philadelphia, PA 19104). ISBN 9780898719147.
- [3] Braun, M. (1991). Ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones. Iberoamericana.
- [4] Castillo, R. A., Cordero, C., y Domínguez, C. A. (1999). Ecología y evolución de la polinización por engaño. *Botanical Sciences*, 64, 57-64.
- [5] Faegri, K., y Van Der Pijl, L. (2013). The principles of pollination ecology (3a. ed.). Elsevier. ISBN 9781483293035.
- [6] Fdez. Roldán, L. (2022). Qué es la polinización y sus tipos. *Ecología Verde*. Disponible en [https://www.ecologiaverde.com/que-es-la-polinizacion-y-sus-tipos-2813.html#anchor\\_0](https://www.ecologiaverde.com/que-es-la-polinizacion-y-sus-tipos-2813.html#anchor_0) (Consultado el 5 de diciembre de 2023).
- [7] García, R. A. M., y Martínez, D. M. (2011). Conservación de orquídeas, una tarea de todos. Universidad Autónoma Chapingo.
- [8] Golubov, J., y Mandujano, M. C. (2009). ¿Por qué los polinizadores visitan las flores? *Revista bimestral Casa del Tiempo*, 21, 39-41.
- [9] Hirsch, M. W., y Smale, S. (1983). Differential equations, dynamical systems and linear algebra. Alianza Editorial. ISBN 9788420680613.

- [10] Jersáková, J., Johnson, S. D., y Kindlmann, P. (2007). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 219-235. doi: 10.1017/S1464793105006986.
- [11] Loaiza, R. M. (2024). Capítulo 3. Disponible en [http://catarina.udlap.mx/u\\_dl\\_a/tales/documentos/lem/loaiza\\_r\\_m/capitulo3.pdf](http://catarina.udlap.mx/u_dl_a/tales/documentos/lem/loaiza_r_m/capitulo3.pdf) (Consultado el 20 de enero de 2024).
- [12] López Morago, C. (2024). ¿Sabes qué es la polinización y cómo se produce? Disponible en <https://www.hidden-nature.com/sabes-que-es-la-polinizacion-y-como-se-produce/> (Consultado el 5 de enero de 2024).
- [13] Perko, L. (2006). *Differential equations and dynamical systems* (3rd ed.). Springer. ISBN 9780387951164.
- [14] Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2023). Principios y avances sobre polinización como servicio ambiental para la agricultura sostenible en países de Latinoamérica y el Caribe. Disponible en <https://www.fao.org/3/i3547s/i3547s.pdf> (Consultado el 30 de noviembre de 2023).
- [15] Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2023). Polinización un servicio del ecosistema. Disponible en <https://www.fao.org/3/i0112s/i0112s06.pdf> (Consultado el 19 de noviembre de 2023).
- [16] Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2023). Acción mundial de la FAO sobre servicios de polinización para una agricultura sostenible. Disponible en <https://www.fao.org/pollination/es/> (Consultado el 18 de noviembre de 2023).
- [17] Borrás Riera, J. I. (2018). Análisis de los parámetros que afectan al éxito reproductivo de *Ophrys balearica* P. Delforge. Universidad de las Islas Baleares. (Tesis de maestría).
- [18] Tamayo Cei, I. (2016). Polinización por engaño de *Lophisrid sndrewsia* (Orchidaceae: Incidiinae). Herbario CICY, 4-8. ISSI: 2395-8790.

- 
- [19] Virgilio, V. y Barradas, I. (2017). Deceptive pollination and insects' learning: a delicate balance. *Journal of Biological Dynamics*, 11(1), 299-322. doi: 10.1080/17513758.2017.1337246.
- [20] William E. Boyce y Richard C. DiPrima (2000). *Ecuaciones diferenciales con valores en la frontera* (4ta ed.). Limusa.