



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICO MATEMÁTICAS

EFECTO DE LA VARIACIÓN DE NICHOS EN LA
COEXISTENCIA DE ESPECIES

Tesis para obtener el grado de
LICENCIADA EN FÍSICA APLICADA

PRESENTA
Nelly Grethel Gutiérrez González

DIRECTOR
Jorge Velázquez Castro

Puebla, Puebla Junio de 2022

Título: Efecto en de la variación de nicho en la coexistencia de especies

Estudiante: Nelly Grethel Gutiérrez González

COMITÉ

DRA. BEATRIZ BONILLA CAPILLA
PRESIDENTE

DR. OLIVEROS OLIVEROS JOSÉ JACOBO
SECRETARIO

DR. ANZO HERNÁNDEZ ANDRÉS
VOCAL

DR. JORGE VELÁZQUEZ CASTRO
ASESOR

*A mi familia, pero en especial a mi abuelo que ya no esta conmigo y no pasa
un día sin hacerme falta.*

Agradecimientos

Principalmente doy gracias a la vida que me permitió nacer con las condiciones para estudiar una carrera, a mi universidad y a cada maestro que impacto mi vida y mi formación académica, pero en especial al Dr. Gerardo por todas sus enseñanzas dentro y fuera del aula, al Dr. Escalante por la presión que ejerció sobre mi en cada clase y al Dr. Jorge por su paciencia y dedicación como asesor y profesor, a todos ellos gracias por sus enseñanzas y buen humor.

Especialmente quiero agradecer a mi familia por su apoyo en los momentos más complicados, a mi hermana y hermano por la ayuda que siempre estuvieron dispuestos a brindarme, a mi madre por su dulzura y cariño, a mi abuelo por toda el apoyo que me brindo durante su vida. También a mis amigos por su afecto, a Carlos, Maggie, Dany y Alo por su comprensión y compañía cuando más la he necesitado.

Índice general

1. Introducción	1
2. Preliminares	2
2.1. Sistemas de ecuaciones diferenciales	2
2.2. Dinámica de poblaciones	6
3. Modelos Ecológicos	10
3.1. Crecimiento Exponencial	10
3.2. Modelo logístico	11
3.3. Ecuaciones Lotka-Volterra	12
3.4. Competencia entre especies	14
3.5. Mutualismo	17
4. Modelo Propuesto	20
4.1. Estacionarios y estabilidad	23
4.2. Simulaciones numéricas	33
5. Conclusiones	38

Capítulo 1

Introducción

Las comunidades ecológicas como un gran sistema dinámico han sido estudiadas desde el siglo XVIII, sin embargo los estudios que más destacan fueron propuestos por Clements y Gleason [5,6] entre finales del siglo XIX e inicios del siglo XX. Clements entendía a las comunidades ecológicas como una especie de “superorganismo” en el que cada especie jugaba un papel fundamental para el funcionamiento del sistema. Una de las implicaciones más importantes de su trabajo es el planteamiento de límites relativamente precisos entre comunidades (como ocurre en los organismos). Por otro lado, Gleason planteó que la estructura y composición de las comunidades está fuertemente determinada por factores azarosos. Según su teoría ninguna especie es fundamental para la comunidad y sus límites son difusos. En la actualidad la teoría de Gleason ha inclinado la balanza a su favor gracias a una gran cantidad de resultados paleoecológicos que permiten respaldar las principales implicaciones de su teoría. A mediados del siglo XX surgió una corriente apoyada principalmente por Roberto MacArthur [6] que postulaba la “competencia” como la interacción biótica fundamental, capaz de controlar la organización de las comunidades. Estas ideas fueron grandes precursoras de los llamados *modelos del no equilibrio*, los cuales reconocen a las comunidades como sistemas que varían en el tiempo, y estas variaciones son parte del funcionamiento natural de las comunidades. Actualmente el concepto de nicho es fundamental para comprender la coexistencia de especies que compiten por recursos similares. Sin embargo, sólo recientemente se ha planteado el rol de la variación del nicho-intraespecífico [8,9] en la coexistencia de especies. Se ha especulado que la posibilidad de coexistencia entre especies aumenta si los individuos de una especie consumen un recurso preferente, pero difieren en sus preferencias secundarias. De tal forma que cuando el recurso primario escasea, los individuos de la especie comienzan a buscar recursos alternativos y diversos que produce una reducción en la competencia intra-específica aumentando las posibilidades de supervivencia. En la tesis, se planteará un modelo de la dinámica poblacional entre dos especies, tomando en cuenta la variación de nicho-intraespecífico. Este modelo permitirá determinar el rol y la importancia que tiene la variación de nicho-intraespecífico en la coexistencia de especies.

Capítulo 2

Preliminares

Los modelos ecológicos que implican interacciones entre especies con frecuencia se diseñan con sistemas de ecuaciones diferenciales, en muchos casos (como el nuestro) no lineales. Es bien sabido que no todos los sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales pueden ser solucionados usando métodos analíticos, afortunadamente existen diversas herramientas matemáticas y computacionales que nos permiten analizarlos, en este capítulo estudiaremos estas herramientas matemáticas.

2.1. Sistemas de ecuaciones diferenciales

Consideremos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden no lineales

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= F_1(x_1, x_2, \dots, x_n; t) \\ \frac{dx_2}{dt} &= F_2(x_1, x_2, \dots, x_n; t) \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= F_n(x_1, x_2, \dots, x_n; t)\end{aligned}$$

donde $\frac{dx_i}{dt}$ denota la derivada temporal de la variable $x_i \forall i \in 1, \dots, n$ mientras que $F_j \forall j \in 1, \dots, n$ son funciones no lineales de las variables x_1, \dots, x_n y diferenciable de t . En un contexto ecológico las x_i 's denotan el tamaño de la población i -ésima y las funciones F_i 's denotan la dinámica de la población i -ésima con respecto a los tamaños de las poblaciones interactuantes, las cuales cambian unas respecto a otras en el tiempo.

Como ya lo hemos mencionado antes no existe un método analítico que podamos emplear para solucionar este tipo de sistema; sin embargo, una de las

características más importantes que podemos analizar son aquellos puntos en los que el sistema se “estaciona” en un punto del espacio fase, es decir, aquel punto cuyos valores $x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*$ implican $\frac{dx_i}{dt}(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) = 0 \forall i \in 1, \dots, n$ a este punto se le conoce como equilibrio o estacionario y su comportamiento en regiones cercanas es algo que si podemos conocer. Para hallar los puntos de equilibrio del sistema, buscamos las soluciones de

$$\begin{aligned} F_1(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*; t) &= 0 \\ F_2(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*; t) &= 0 \\ &\vdots \\ F_n(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*; t) &= 0. \end{aligned} \tag{1.1}$$

Una vez que tenemos los estacionarios del sistema resulta importante analizar las regiones cercanas a ellos para conocer su naturaleza, para esto resulta conveniente definir las *perturbaciones* como

$$\begin{aligned} \tilde{x}_1 &= x_1 - x_1^* \\ \tilde{x}_2 &= x_2 - x_2^* \\ &\vdots \\ \tilde{x}_n &= x_n - x_n^* \end{aligned}$$

Veamos que la evolución de las perturbaciones estada dada por las siguientes ecuaciones

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{x}_1}{dt} &= F_1(\tilde{x}_1 + x_1^*, \tilde{x}_2 + x_2^*, \dots, \tilde{x}_n + x_n^*; t) \\ \frac{d\tilde{x}_2}{dt} &= F_2(\tilde{x}_1 + x_1^*, \tilde{x}_2 + x_2^*, \dots, \tilde{x}_n + x_n^*; t) \\ &\vdots \\ \frac{d\tilde{x}_n}{dt} &= F_n(\tilde{x}_1 + x_1^*, \tilde{x}_2 + x_2^*, \dots, \tilde{x}_n + x_n^*; t) \end{aligned}$$

Hacemos una expansión en serie de las funciones F_1, F_2, \dots, F_n

$$\begin{aligned} \frac{d\tilde{x}_1}{dt} &= \frac{\partial F_1}{\partial x_1(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_1 + \frac{\partial F_1}{\partial x_2(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_2 + \dots + \frac{\partial F_1}{\partial x_n(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_n + \theta_1(2) \\ \frac{d\tilde{x}_2}{dt} &= \frac{\partial F_2}{\partial x_1(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_1 + \frac{\partial F_2}{\partial x_2(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_2 + \dots + \frac{\partial F_2}{\partial x_n(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_n + \theta_2(2) \\ &\vdots \\ &\vdots \\ \frac{d\tilde{x}_n}{dt} &= \frac{\partial F_n}{\partial x_1(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_1 + \frac{\partial F_n}{\partial x_2(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_2 + \dots + \frac{\partial F_n}{\partial x_n(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \tilde{x}_n + \theta_n(2) \end{aligned}$$

dado que nos interesa conocer las regiones cercanas de $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ nos quedamos a primer orden, es decir despreciamos las funciones θ 's, de modo que podemos escribir la dinámica de las perturbaciones como

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \tilde{x}_1 \\ \tilde{x}_2 \\ \vdots \\ \tilde{x}_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial x_1} & \frac{\partial F_1}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial F_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial F_2}{\partial x_1} & \frac{\partial F_2}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial F_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial F_n}{\partial x_1} & \frac{\partial F_n}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial F_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}_{(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} \begin{pmatrix} \tilde{x}_1 \\ \tilde{x}_2 \\ \vdots \\ \tilde{x}_n \end{pmatrix} \quad (1.2)$$

que es una linealización del sistema alrededor de $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$, donde la matriz de las derivadas parciales, la cual en adelante denotaremos por \mathbf{J} , es llamada *Jacobiana* y se encuentra evaluada en el estacionario, en el contexto de modelado en biología esta matriz se conoce como *matriz de comunidad*.

Ahora tenemos un sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden lineal, el cual tiene como solución

$$\tilde{\mathbf{x}}(t) = \tilde{\mathbf{x}}_0 e^{\mathbf{J}_{(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)} t} \quad (1.3)$$

o bien

$$\tilde{\mathbf{x}}(t) = \sum_i c_i \mathbf{v}_i e^{\xi_i t} \quad (1.4)$$

Donde los c_i son constantes determinadas por las condiciones iniciales, mientras que \mathbf{v}_i y ξ_i son los eigenvectores y eigenvalores de \mathbf{J} , respectivamente. Notemos que la evolución de la solución (exponenciales) esta regida por los eigenvalores de la matriz Jacobiana, a continuación presentamos la relación de los eigenvalores con la naturaleza del estacionario

- **Nodo** cuando $\xi_i \in \mathbb{R} \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$ y son todos del mismo signo.
 - **Nodo estable** $\xi_i < 0 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$
 - **Nodo inestable** $\xi_i > 0 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$
- **Punto de silla** cuando ξ_i tiene diferente signo que ξ_j e $i \neq j$
- **Centro** cuando $\xi_i \in \mathbb{I} \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$
- **Espiral** cuando $\xi_i \in \mathbb{C} \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$
 - **Espiral estable** $Re(\xi_i) < 0 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$
 - **Espiral inestable** $Re(\xi_i) > 0 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, n\}$

La linealización nos permite analizar el comportamiento del sistema alrededor de los puntos estacionarios por medio del análisis de un sistema lineal. Es por

eso que estudiaremos con más detalle el siguiente sistema lineal de coeficientes constantes.

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy, \quad (1.5)$$

en adelante supondremos que $ad - cb \neq 0$.

Dado que en adelante este tipo de sistemas aparecerán recurrentemente resultaría conveniente poder analizar la naturaleza de sus estacionarios, para lograr esto primero veamos que el sistema puede escribirse de la siguiente manera

$$\frac{d}{dt}\mathbf{x} = \mathbf{A}\mathbf{x} \quad (1.6)$$

donde

$$\mathbf{x} \equiv \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad \mathbf{A} \equiv \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}.$$

La ecuación (1.6) no es más que un caso particular del sistema descrito por la ecuación (1.2), esto quiere decir que su solución debe ser un caso particular de (1.4). Si deseamos obtener los eigenvalores de \mathbf{A} es fácil ver que el polinomio característico que se obtiene es $\xi^2 - (a+d)\xi + (ad-bc) = 0$, o bien $\xi^2 - Tr(\mathbf{A})\xi + det(\mathbf{A}) = 0$, la solución para ξ esta dad por

$$\xi = \frac{Tr(\mathbf{A}) \pm \sqrt{Tr(\mathbf{A})^2 - 4det(\mathbf{A})}}{2}. \quad (1.7)$$

Notemos que la expresión (1.7) nos ayuda a identificar el tipo de punto de equilibrio que tenemos, por conveniencia definimos $\Delta = Tr(\mathbf{A})^2 - 4det(\mathbf{A})$, ahora veamos que es posible determinar el tipo de estacionarios en términos de \mathbf{A} del la siguiente manera

- **Punto silla** si $det(\mathbf{A}) < 0$
- **Estable** si $det(\mathbf{A}) > 0$ y $Tr(\mathbf{A}) < 0$
 - **Nodo** si $\Delta \geq 0$
 - **Espiral** si $\Delta < 0$
- **Inestable** si $det(\mathbf{A}) > 0$ t $Tr(\mathbf{A}) > 0$
 - **Nodo** si $\Delta \geq 0$
 - **Espiral** si $\Delta < 0$
- **Centro** si $det(\mathbf{A}) > 0$ y $Tr(\mathbf{A}) = 0$

Ahora que hemos definido someramente el tipo de sistemas con el que estaremos trabajando también resultaría conveniente hacer algunas menciones mas específicas sobre características más puntuales de los modelos matemáticos que se emplean en la modelación de poblaciones ecológicas. A continuación presentamos información un poco más especializada en los casos que estaremos tratando.

2.2. Dinámica de poblaciones

Consideremos la forma en la que se suele describir la dinámica poblacional entre dos especies con tamaños $x(t)$ y $y(t)$ que interactúan

$$\frac{dx}{dt} = xF(x, y; t) \quad , \quad \frac{dy}{dt} = yG(x, y; t)$$

de modo que $F(x, y; t)$ y $G(x, y; t)$ son las tasas de crecimiento per cápita de las especies. La matriz de comunidad tienen la forma

$$\begin{pmatrix} x^* \frac{\partial F(x^*, y^*)}{\partial x} + F(x^*, y^*) & x^* \frac{\partial F(x^*, y^*)}{\partial y} \\ y^* \frac{\partial G(x^*, y^*)}{\partial x} & y^* \frac{\partial G(x^*, y^*)}{\partial y} + G(x^*, y^*) \end{pmatrix}$$

Dada la forma del sistema podemos distinguir que existen cuatro tipos distintos de puntos de equilibrio:

1. $(0, 0)$ con matriz de comunidad

$$\begin{pmatrix} F(0, 0) & 0 \\ 0 & G(0, 0) \end{pmatrix}$$

2. $(k, 0)$ con $k > 0$ y $F(k, 0) = 0$ teniendo una matriz de comunidad

$$\begin{pmatrix} k \frac{\partial F(k, 0)}{\partial x} & k \frac{\partial F(k, 0)}{\partial y} \\ 0 & G(k, 0) \end{pmatrix}$$

3. $(0, m)$ con $m > 0$ y $G(0, m) = 0$ con matriz de comunidad

$$\begin{pmatrix} F(0, m) & 0 \\ m \frac{\partial G(0, m)}{\partial x} & m \frac{\partial G(0, m)}{\partial y} \end{pmatrix}$$

4. (x^*, y^*) con $x^* > 0$, $y^* > 0$, $F(x^*, y^*) = 0$, $G(x^*, y^*) = 0$ con matriz de comunidad

$$\begin{pmatrix} x^* \frac{\partial F(x^*, y^*)}{\partial x} & x^* \frac{\partial F(x^*, y^*)}{\partial y} \\ y^* \frac{\partial G(x^*, y^*)}{\partial x} & y^* \frac{\partial G(x^*, y^*)}{\partial y} \end{pmatrix}$$

En los cuatro anteriores puntos hemos supuesto, y no por casualidad, que los estacionarios se encuentran en el primer cuadrante del espacio fase, es decir $x \geq 0$ y $y \geq 0$, esto es debido a que solo los tamaños de población positivos son biológicamente aceptables. En el caso 4, en el cual hay coexistencia de especies, los términos $\partial_x F(x^*, y^*)$ y $\partial_y G(x^*, y^*)$ son términos *auto reguladores* que

normalmente son negativos (pues lo que regulan es el tamaño de sus poblaciones correspondientes). Los términos $\partial_y F(x^*, y^*)$ y $\partial_x G(x^*, y^*)$ son términos de *interacción*, cuyas combinaciones de signos describen la naturaleza de la interacción, si ambos signos son negativos se dice que las especies compiten, si tienen signos opuestos se dice que las especies están en una relación depredador-presa y finalmente si ambos términos son positivos se le llama mutualismo a la interacción.

Definición 1 Se dice que un equilibrio es *estable* si para toda solución $\mathbf{x}(t)$ con condiciones iniciales $\mathbf{x}(0)$ lo suficientemente cerca del equilibrio, permanece cerca del equilibrio para todo $t \rightarrow 0$.

Definición 2 Se dice que un equilibrio es *asintóticamente estable* si para toda solución $\mathbf{x}(t)$ con condiciones iniciales $\mathbf{x}(0)$ lo suficientemente cerca del equilibrio, tiende al equilibrio para todo $t \rightarrow 0$.

Podemos enunciar los siguientes teoremas, que resultaran útiles más adelante.

Teorema 1.1 Si (x^*, y^*) es un equilibrio del sistema

$$\frac{dx}{dt} = F(x, y) \quad , \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y)$$

y si todas las soluciones de la linealización, evaluadas en el equilibrio, tienden a cero cuando $t \rightarrow \infty$ entonces el equilibrio (x^*, y^*) es asintóticamente estable.

Teorema 1.2 Bajo la hipótesis del teorema 1.1 si:

(i) Si

$$\frac{P(x, y)}{\sqrt{(x - x^*)^2 + (y - y^*)^2}} \rightarrow 0 \text{ cuando } (x, y) \rightarrow (x^*, y^*)$$

$$\text{y } \frac{Q(x, y)}{\sqrt{(x - x^*)^2 + (y - y^*)^2}} \rightarrow 0 \text{ cuando } (x, y) \rightarrow (x^*, y^*),$$

las soluciones del sistema perturbado

$$\frac{dx}{dt} = F(x, y) + P(x, y) \quad , \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y) + Q(x, y),$$

comenzando lo suficientemente cerca de (x^*, y^*) tienden a (x^*, y^*) cuando $t \rightarrow \infty$.

(ii) Si $|P(x, y)| \leq A$, $|Q(x, y)| \leq A$ para todo x, y y A lo suficientemente pequeño, entonces las soluciones del sistema perturbado permanecen dentro de KA , para alguna constante K , de las soluciones del sistema no perturbado

$$\frac{dx}{dt} = F(x, y) \quad , \quad \frac{dy}{dt} = G(x, y)$$

para $t \geq 0$.

El teorema 1.2 nos dice que un equilibrio asintóticamente estable es relativamente insensible tanto a los cambios en los tamaños de población inicial como a las pequeñas interacciones adicionales que pudieran hacer variar a la población.

Capítulo 3

Modelos Ecológicos

El estudio de ecosistemas como modelos dinámicos puede ser analizado considerando la variación temporal de innumerables parámetros, pero el más utilizado sin duda es el tamaño de población de los organismos de interés del estudio. Uno de los primeros modelos de dinámica de poblaciones llamado *modelo exponencial* se construye considerando una población en la que los individuos se desarrollan independientemente de otros, en un ambiente sin restricciones de recursos y en el cual no es posible ninguna forma de competencia.

Denotamos a la densidad de población de una especie al tiempo t por $x(t)$, donde se asume que x siempre es diferenciable. Notemos que esta asunción es poco realista pues en realidad x toma valores estrictamente enteros, pero la suposición de diferenciable provee una aproximación razonable para poblaciones grandes.

La tasa de cambio de la densidad población puede determinarse a partir de las tasas de nacimiento, muerte y migración. Si consideramos que esta población es cerrada, es decir, que no tiene una corriente inmigratoria o emigratoria, entonces el tamaño de la población solo cambia a través de las tasas de nacimiento y muerte. La formulación de modelos específicos requiere la especificación de las tasas de nacimiento y muerte.

3.1. Crecimiento Exponencial

Para microorganismos que se reproducen por fragmentación es razonable asumir que la tasa de natalidad es proporcional al número de individuos. Similarmente la tasa de muertes se considera proporcional al número de individuos. Obtenemos la aproximación

$$\frac{x(t+h) - x(t)}{h} \approx (b - \mu)x(t),$$

donde h es un intervalo de tiempo, b es la tasa de natalidad per cápita y μ es la tasa de mortalidad per cápita. En el límite cuando $h \Rightarrow 0$ tenemos $dx(t)/dt = (b - \mu)x(t)$, si la tasa de crecimiento es definida como $r \equiv b - \mu$ obtenemos la ecuación diferencial

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t), \quad (2.1)$$

cuyas solución esta dada por una familia de funciones infinita $x(t) = k \exp rt$. La manera más conveniente para imponer una condición capaz de describir la dinámica de población de una población particular es especificando el tamaño inicial de la población al tiempo cero, es decir,

$$x(t = 0) = x_0.$$

El problema dado por las ecuaciones y es conocido como el *problema de valor inicial*, cuya única solución es

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad (2.2)$$

cuando $r > 0$ (o bien $b > \mu$) implica que la población $x \Rightarrow \infty$ si $t \Rightarrow \infty$, mientras que si $r < 0$ (o equivalentemente $b < \mu$) implica que la población $x \Rightarrow 0$ si $t \Rightarrow \infty$. En ausencia de nacimientos, es decir, $b = 0$ la población disminuye con una tasa μ , la esperanza de vida promedio de un miembro de la población es $1/\mu$. Si $b > 0$ entonces el número promedio de descendientes durante la vida de un individuo según el modelo de Malthus es b/μ , denominado comúnmente como *número reproductivo básico* o radio \mathcal{R}_0 , si es mayor que uno los nacimientos exceden las muertes y el promedio de descendientes por individuo a lo largo de su vida es mayor que uno, es decir, la población crece; si la razón es menor que uno, entonces el número de muertes exceda a los nacimientos y la población desaparece.

La dinámica de una población puede ser aproximada por este modelo solo por periodos cortos de tiempo. La suposición de que la tasa de crecimiento de una población es proporcional a su tamaño suele ser poco realista para escalas de tiempo largas.

A continuación consideramos modelos no lineales en la tasa de crecimiento, esto nos conducirá a resultados muy diferentes, pero mas consistentes con las observaciones experimentales.

3.2. Modelo logístico

Las poblaciones cuyas tasas de crecimiento dependen únicamente del tamaño de población suelen ser las que están compuestas de organismos simples, para organismos complejos se debe considerar otros factores como lo son la competencia de recursos, edad de los individuos, entre otros. Mas adelante hablaremos

de algunos de estos factores.

Ahora consideramos que la tasa de crecimiento total disminuye a medida que aumenta el tamaño de la población, un modelo poblacional simple en el que se cumple lo anterior es cuando la tasa de crecimiento se describe por $\lambda - ax$. Esto conduce a la ecuación diferencial logística

$$\frac{dx}{dt} = (\lambda - ax)x. \quad (2.3)$$

Esta ecuación también es comúnmente escrita como

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k}\right), \quad (2.4)$$

con $r = \lambda$, $k = \lambda/a$, los parámetros r y k se asumen positivos. Esta nueva expresión nos permite ver que cuando x es muy pequeña el sistema crece exponencialmente, mientras que cuando x se acerca a k la población no cambia, o bien se “estanca”.

La solución de la ecuación (2.4), con condición inicial $x(t = 0) = x_0$ es

$$x(t) = \frac{kx_0}{x_0 + (k - x_0)e^{-rt}}. \quad (2.5)$$

El parámetro k es conocido como la *capacidad de carga* de la población, representa el tamaño de población que los recursos disponibles pueden sustentar. El parámetro r se denomina *tasa de crecimiento intrínseca*, representa la tasa de crecimiento la tasa de crecimiento per cápita si el tamaño de población fuera lo suficientemente pequeño como para despreocupar las limitaciones propias de los recursos. Este modelo predice un crecimiento inicial rápido, para $0 < x_0 < k$, seguido de una disminución en la velocidad de crecimiento de la población provocando que el tamaño de la población se acerque a un valor límite.

3.3. Ecuaciones Lotka-Volterra

En este caso nos encontramos con un modelo del tipo presa-depredador, denotamos al tamaño de población de las presas por $x(t)$ y al de depredadores con $y(t)$. Asumimos que el alimento de las presas es ilimitado, es decir, en ausencia del depredado la población de presas se comportaría de acuerdo con el modelo de crecimiento exponencial, por otra parte, los depredadores dependen de la cantidad de presas. Asumimos que en ausencia de presas los depredadores deben tener una tasa de muerte per capital constante, es decir en ausencia de presas $dy/dt = -\mu y$, donde $\mu > 0$, también asumimos que la presencia de presas aumenta la tasa de crecimiento del depredador, mientras que la presencia de depredadores reduce la población de presas. Esto nos conduce a las ecuaciones

$$\frac{dx}{dt} = (\lambda - by)x \quad (2.6)$$

$$\frac{dy}{dt} = (cx - \mu)y \quad (2.7)$$

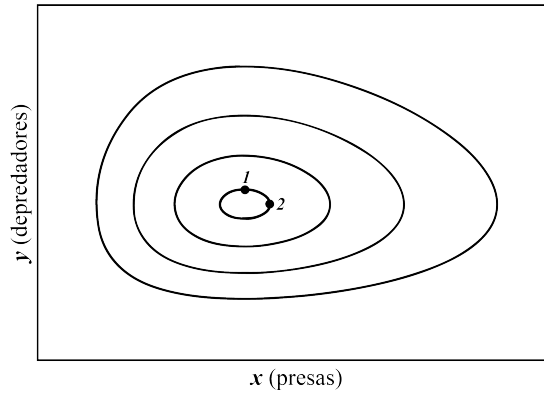


Figura 2.1 Espacio fase de las ecuaciones Lotka-Volterra, donde el punto denotado por 1 corresponde al máximo de depredadores, mientras que el punto 2 corresponde al número máximo de presas para la órbita más pequeña que los contiene.

No es posible resolver este sistema analíticamente, pero podemos obtener información de la solución, eliminando t y analizando la relación entre los tamaños de las poblaciones, vía el espacio fase. Podemos eliminar t haciendo el cociente de (7) y (6)

$$\frac{dy}{dx} = \frac{(cx - \mu)y}{(\lambda - by)x},$$

cuya solución es

$$-\mu \log x - \lambda \log y + cx + by = h. \quad (2.8)$$

El valor mínimo de la función $v(x, y) = -\mu \log x - \lambda \log y + cx + by$, está dado por $x^* = \mu/c$, $y^* = \lambda/b$, este es un punto estacionario del sistema (2.6)-(2.7), el cual también puede ser descrito por $v(x^*, y^*) = h_0$. Cada órbita del sistema está dada por una curva de nivel de $v(x, y) = h$, para alguna h constante que cumpla $h \geq h_0$, para entender lo que pasa en regiones cercanas al estacionario, nos situamos en un punto cercano $x = x^* + u$, $y = y^* + v$ de donde obtenemos $\frac{c^2}{\mu}u^2 + \frac{b^2}{\lambda}v^2 = h - h_0$, esto muestra que cerca del estacionario las órbitas son curvas cerradas al rededor del punto de equilibrio; dado que las soluciones corren al rededor de las órbitas cerradas, deben ser periódicas como se muestra en la figura 2.1. El modelo Lotka-volterra es un claro triunfo de los modelos matemáticos de poblaciones ecológicas.

3.4. Competencia entre especies

Consideremos dos especies de tamaño $x(t)$ y $y(t)$, tal que interactúan obediendo el modelo

$$\frac{dx}{dt} = F(x, y) \quad (2.9)$$

$$\frac{dy}{dt} = G(x, y) \quad (2.10)$$

Existen diferentes tipos de interacciones ecológicas que se representan matemáticamente por diferentes signos para las tasas de cambio de las tasas de crecimiento $F(x, y)$ y $G(x, y)$ con respecto a los tamaños las poblaciones $x(t)$ y $y(t)$. En particular para especies en *competencia*, una de las principales características es que cuando ocurre un aumento en el tamaño de cualquiera de las especies en competencia disminuirá la tasa de crecimiento de la otra población, de modo que $F_y(x, y) < 0$, $G_x(x, y) < 0$. También se asume que un incremento en el tamaño de cualquiera de las poblaciones tiende a inhibir la tasa de crecimiento de esa población, de modo que si x y y no están cerca de cero $F_x(x, y) < 0$ y $G_y(x, y) < 0$.

Nos ocuparemos de modelos en los que la tasa de crecimiento per cápita es lineal de la siguiente forma

$$\frac{dx}{dt} = x(\lambda - ax - by) \quad (2.11)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(\mu - cx - dy) \quad (2.12)$$

donde λ , μ , a , b , c y d son constantes positivas. Para este tipo de modelo existen los siguientes cuatro puntos de equilibrio

1. $(0, 0)$ con matriz de comunidad $\begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix}$
2. $(K, 0)$ donde $K = \frac{\lambda}{a}$, matriz de comunidad $\begin{pmatrix} -\lambda & -\frac{b\lambda}{a} \\ 0 & \mu - \frac{c\lambda}{a} \end{pmatrix}$, traza $\frac{a\mu - (a+c)\lambda}{a}$
y determinante $\frac{\lambda(c\lambda - a\mu)}{a}$
3. $(0, M)$ donde $M = \frac{\mu}{d}$, matriz de comunidad $\begin{pmatrix} -\lambda - \frac{b\mu}{d} & 0 \\ \frac{c\mu}{d} & \mu \end{pmatrix}$, traza $\frac{d\lambda - (b+d)\mu}{d}$
y determinante $\frac{\mu(b\mu - d\lambda)}{d}$
4. (x^*, y^*) con $x^* = \frac{d\lambda - b\mu}{ad - bc}$, $y^* = \frac{a\mu - c\lambda}{ad - bc}$ y $x^* > 0$, $y^* > 0$, matriz de comunidad $\begin{pmatrix} -ax^* & -bx^* \\ -cy^* & -dy^* \end{pmatrix}$, traza $-ax^* - dy^* < 0$ y determinante $x^*y^*(ad - bc)$

El primer equilibrio describe la situación en la que ambas especies se extinguen, mientras que el segundo y el tercero corresponden a la situación en la cual una especie sobrevive y la otra se extingue. El cuarto equilibrio describe la coexistencia de ambas especies. Es fácil comprobar que los tres primeros equilibrios cumplen con $\Delta \geq 0$, es decir, en la ausencia de alguna o ambas especies el sistema no tiene puntos espiral ni centro, pero esta no es la única información que podemos extraer de los puntos estacionarios, si nos centramos en el primero es fácil corroborar que tanto el determinante como la traza de la matriz de comunidad son positivas, esto nos indica que $(0, 0)$ es un nodo inestable, independientemente de la naturaleza de los otros puntos.

Consideremos el equilibrio cuatro y analicemos las posibles combinaciones de signo para $d\lambda - b\mu$ y $a\mu - c\lambda$, excluimos el caso para el cual alguna de estas expresiones es igual a cero pues implicaría que en el cuarto punto no existe la coexistencia.

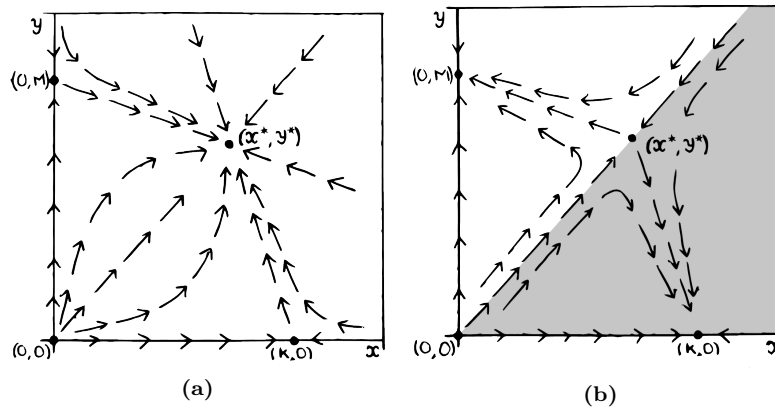


Figura 2.2 Espacio fase del (a) caso 1 y (b) caso 2, la zona sombreada representa las orbitas tales que, de iniciar el sistema en alguno de sus puntos, llevarían a la especie y a la extinción, mientras que el para el área sin sombrear pasa algo similar, pero para la especie x extinta.

Caso 1 $d\lambda - b\mu > 0$ y $a\mu - c\lambda > 0$

Esta suposición tiene tres implicaciones importantes, las cuales son $ad - bc > 0$, $x^* > 0$ y $y^* > 0$. entonces hay un punto de equilibrio en el primer cuadrante del espacio fase, el cual es un nodo estable, ya que el determinante y traza de la matriz de comunidad son positiva y negativa, respectivamente, mientras que para los punto tres y cuatro, ambos con determinante negativo, encontramos que ambos son puntos silla. Todo lo antes descrito se muestra en la figura 2.2 (a). En este caso no importa cual sea la condición inicial, siempre que sea distinta de cero, todas las orbitas tienden al punto (x^*, y^*) si $t \rightarrow \infty$

Caso 2 $d\lambda - b\mu < 0$ y $a\mu - c\lambda < 0$

Se sigue de las anteriores relaciones que $ad - bc < 0$, es decir, otra vez el punto estacionario se encuentra en el primer cuadrante del espacio fase, pero en este caso la matriz de comunidad tiene determinante negativo, por lo que el estacionario es un punto silla. Los puntos $(0, M)$ y $(K, 0)$ en este caso son puntos estables, pues el determinante de sus matrices de comunidad es positivo, mientras que las trazas son negativas, entonces el espacio fase se divide en dos zonas, que se pueden observar en la figura 2.2 (b), que se distinguen por orbitas que siempre terminarían llevando a alguna de las dos especies a la extinción y a la otra a la supervivencia, mientras que la coexistencia es prácticamente imposible, cualquier pequeña perturbación cambiaría la orbita y ocasionaría la extinción de alguna especie.

Caso 3 $d\lambda - b\mu > 0$ y $a\mu - c\lambda < 0$

En este caso no hay punto equilibrio en el primer cuadrante, ya que x^* y y^* independientemente del signo de $ad - bc$ tienen signos opuestos. Por otra parte si examinamos el estacionario $(K, 0)$ notamos que es estable, mientras que en $(0, M)$ hay un punto silla. Todo nos indica que en este caso todas las orbitas conducirán a $(K, 0)$.

Caso 4 $d\lambda - b\mu < 0$ y $a\mu - c\lambda > 0$

De nuevo el punto de equilibrio se encuentra fuera del primer cuadrante. Este ocurre algo muy similar que en el caso anterior, solo que en esta situación $(K, 0)$ es un punto silla, mientras que $(0, M)$ es un nodo estable. Bajo estas condiciones la especie x tiende a extinguirse y la y tiende a un tamaño de población M cuanto $t \rightarrow \infty$.

A los números K y M se les llama *capacidades de carga* de las especies x e y respectivamente, son el tamaño de población que alcanzaría cada especie alcanzaría en ausencia de las otras especies, es decir libre de competencia. Podemos distinguir dos tipos de competencia como *calificada* y *no calificada* según el efecto inhibitor que cada especie tenga sobre la otra. Diremos que la competencia no esta calificada si $\frac{x^*}{K} + \frac{y^*}{M} \leq 1$, es decir, si la competencia tiende a reducir el tamaño total de la población. Esto tiene la intención de describir una situación en la que ambas especies dependen de una fuente común de alimentos y la competencia se hace difícil la supervivencia de ambas especies. La condición $\frac{x^*}{K} + \frac{y^*}{M} \leq 1$ es equivalente a

$$(c\lambda - a\mu)(d\lambda - b\mu) \geq 0 \quad (2.13)$$

Esto corresponde a los casos cuatro y tres. Si por otra parte suponemos que la competencia esta calificada, decimos que

$$(c\lambda - a\mu)(d\lambda - b\mu) < 0 \quad (2.14)$$

lo que corresponde al caso uno y dos.

3.5. Mutualismo

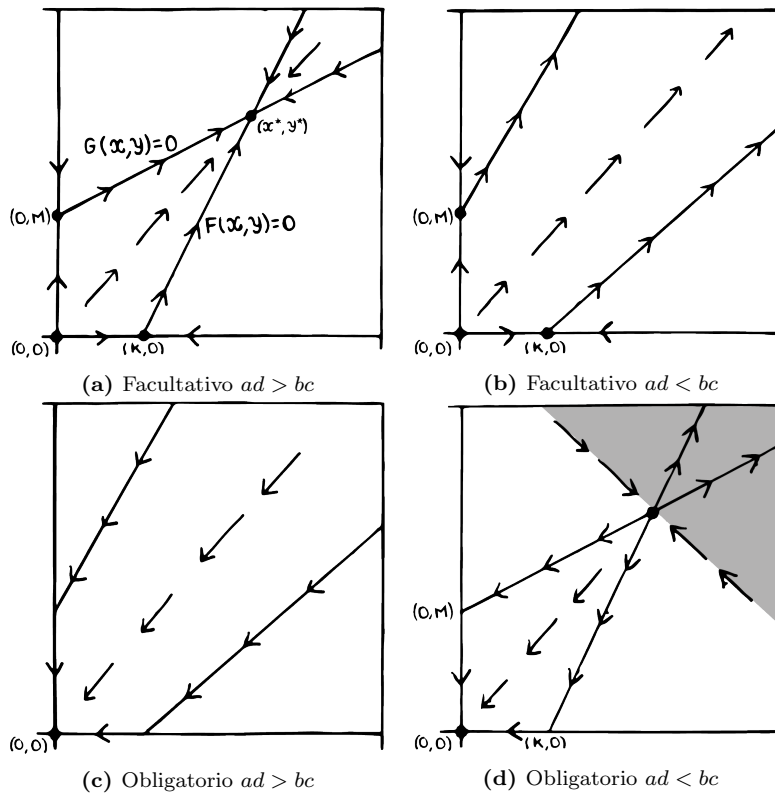


Figura 2.3

Hay situaciones en las que la interacción entre especies tiene beneficios mutuos, por ejemplo un sistema planta-polinizador. La interacción puede ser *facultativa*, no indispensable, u *obligatoria*, lo que quiere decir que cada especie se extinguirá sin ayuda de la otra. Modelamos un sistema mutualista mediante un par de ecuaciones diferenciales con tasas de crecimiento per cápita lineales

$$\frac{dx}{dt} = x(\lambda - ax + by) = F(x, y) \quad (2.15)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(\mu + cx - dy) = G(x, y). \quad (2.16)$$

El mutualismo de la interacción es modelado por la naturaleza positiva de los términos cx y by . En interacciones facultativas las constantes λ y μ son positivas,

mientras que en interacciones obligatorias las constantes λ y μ son negativas. En cada tipo de interacción hay dos posibilidades, dependiendo de la relación entre la pendiente b/a de la isoclina x y la pendiente d/c de la isoclina y (figura 2.3). Si $ad > bc$ los efectos mutualistas son menores que los términos auto limitantes en las tasas de crecimiento per cápita, y la pendiente de la isoclina x es mayor que la pendiente de la isoclina y .

Los estacionarios del sistema son

1. $(0, 0)$ con matriz de comunidad $\begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix}$, determinante $\lambda\mu > 0$ y traza $\lambda + \mu$
2. $(K, 0)$ donde $K = \frac{\lambda}{a}$, matriz de comunidad $\begin{pmatrix} -\lambda & \frac{b\lambda}{a} \\ 0 & \mu + \frac{c\lambda}{a} \end{pmatrix}$, determinante $-\lambda\mu - \frac{c}{a}\lambda^2 < 0$ y traza $\left(\frac{c}{a} - 1\right)\lambda + \mu$
3. $(0, M)$ donde $M = \frac{\mu}{d}$, matriz de comunidad $\begin{pmatrix} \lambda + \frac{b\mu}{d} & 0 \\ \frac{c\mu}{d} & -\mu \end{pmatrix}$, determinante $-\lambda\mu - \frac{b}{d}\mu^2 < 0$ y traza $\left(\frac{b}{d} - 1\right)\mu + \lambda$
4. (x^*, y^*) con $x^* = \frac{d\lambda + b\mu}{ad - bc}$, $y^* = \frac{a\mu + c\lambda}{ad - bc}$ y $x^* > 0$, $y^* > 0$, matriz de comunidad $\begin{pmatrix} -ax^* & -bx^* \\ -cy^* & -dy^* \end{pmatrix}$, determinante $\frac{(d\lambda + b\mu)(c\lambda + a\mu)}{ad - bc}$ y traza $-\frac{a(b+d)\mu + d(a+c)\lambda}{ad - bc}$

Tanto en interacciones facultativas como obligatorias, si $ad < bc$ los estacionarios se encuentran en una región del espacio fase biológicamente inaccesible, esto sugiere que el modelo debe restringirse al caso $ad > bc$, siendo el caso facultativo el único equilibrio asintóticamente estable. En el caso obligatorio el único equilibrio asintóticamente estable es el origen, así, en el caso obligatorio ninguna especie sobrevive. Este modelo puede ser aceptable en el caso facultativo, no obstante, no describe el mutualismo obligatorio. Si consideramos el caso obligatorio con $ad > bc$, el equilibrio estable es el origen, mientras que el punto (x^*, y^*) es un punto silla que define dos regiones (figura 2.3) una de extinción mutua y otra de crecimiento infinito, si omitimos el crecimiento infinito, esta separación es posible biológicamente, es por esto que para el caso del mutualismo obligatorio se debe dar un modelo más adecuado.

Capítulo 4

Modelo Propuesto

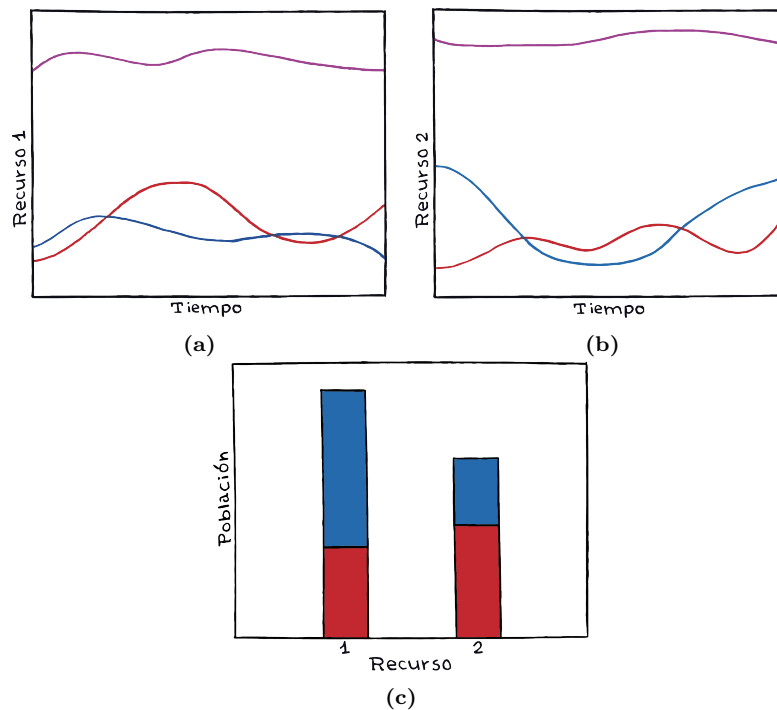


Figura 3.1 Variación del uso del (a) recurso 1 y (b) recurso 2, donde la gráfica morada representa el tamaño de la capacidad de carga, la gráfica azul el tamaño de la población x que usa el recurso y la gráfica roja la cantidad de la población y que utiliza el recurso. (c) Para un tiempo fijo, se representa en azul el tamaño de la población x que gusta del recurso 1 (barra 1) y 2 (barra 2), mientras que en rojo se observa la cantidad de individuos que prefieren el recurso 1 (barra 1) y 2 (barra 2).

Consideremos dos especies cuya interacción ecológica esta determinada por

la competencia de recursos, donde la población total de cada especie se divide en dos grupos que se distinguen por sus preferencias en el consumo de recursos, es decir, las poblaciones están sujetas a ciertas preferencias relacionadas con la competencia, disponibilidad de recursos, condiciones bióticas y abióticas del medio ambiente, entre otras. Describimos la dinámica de estas dos especies en competencia con el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{dx_i}{dt} = X\beta_x P_x(i) \left(1 - \frac{x_i + y_i}{c_i}\right) - \gamma_x x_i \quad , \quad i = 1, 2 \quad (3.1)$$

$$\frac{dy_i}{dt} = Y\beta_y P_y(i) \left(1 - \frac{x_i + y_i}{c_i}\right) - \gamma_y y_i \quad , \quad i = 1, 2 \quad (3.2)$$

donde:

x_i : población de la especie x que consume el recurso i

y_i : población de la especie y que consume el recurso i

$\beta_x > 0$: tasa de natalidad de la especie x

$\beta_y > 0$: tasa de natalidad de la especie y

$\gamma_x > 0$: tasa de mortalidad de la especie x

$\gamma_y > 0$: tasa de mortalidad de la especie y

$c_i > 0$: capacidad de carga del recurso i

$X = \sum_i x_i$: población total de la especie x

$Y = \sum_i y_i$: población total de la especie y

$0 < P_x(i) < 1$: distribución del nicho de la especie i

$0 < P_y(i) < 1$: distribución del nicho de la especie i .

Además

$$\sum_i P_x(i) = \sum_i P_y(i) = 1.$$

Notemos que el lado izquierdo de ambas ecuaciones diferenciales no es más que el cambio de la población x_i , o bien y_i , con respecto al tiempo. Por otra parte el primer término del lado derecho de la ecuación es el producto de la población total de la especie; tasa de natalidad, que indica la frecuencia de nacimientos; distribución del nicho, que no es más que la manera en la que se dividen y/o

distribuyen los recursos que emplea una especie (como en una distribución de probabilidad discreta), el producto de estos tres términos representa la fracción de individuos que nacen con preferencias al consumo del recurso “ i ”, el cual hemos asumido es proporcional al tamaño de la población, el último término de este producto, $1 - \frac{x_i + y_i}{c_i}$, representa la fracción del recurso i que se encuentra disponible, lo que indica que este término sirve como un “regulador” del tamaño de población que puede sustentar una cantidad de recursos específica. El último término es la multiplicación de la tasa de mortalidad, que representa la frecuencia de muertes, por el tamaño de la población, este producto representa el número de muertes en este grupo de la población por unidad de tiempo, notemos que la tasa de mortalidad es la misma para ambos grupos pertenecientes a la misma especie, esto ocurre ya que consideramos que el consumo de diferentes recursos no genera una distinción significativa entre los dos grupos, de hecho esto no solo ocurre con la tasa de mortalidad, también ocurre con la tasa de natalidad.

Para tener más claras las diferencias sutiles que existen en la dinámica de cada grupo escribimos explícitamente el sistema de ecuaciones (3.1)-(3.2)

$$\frac{dx_1}{dt} = (x_1 + x_2)\beta_x P_x(1) \left(1 - \frac{x_1 + y_1}{c_1}\right) - \gamma_x x_1$$

$$\frac{dx_2}{dt} = (x_1 + x_2)\beta_x P_x(2) \left(1 - \frac{x_2 + y_2}{c_2}\right) - \gamma_x x_2$$

$$\frac{dy_1}{dt} = (y_1 + y_2)\beta_y P_y(1) \left(1 - \frac{x_1 + y_1}{c_1}\right) - \gamma_y y_1$$

$$\frac{dy_2}{dt} = (y_1 + y_2)\beta_y P_y(2) \left(1 - \frac{x_2 + y_2}{c_2}\right) - \gamma_y y_2.$$

Dado el alto número de parámetros presentes en nuestro sistema resulta conveniente adimensionalizar. Proponemos el cambio de variables $u_1 = \frac{x_1}{c_1}$, $v_1 = \frac{y_1}{c_1}$, $u_2 = \frac{x_2}{c_2}$, $v_2 = \frac{y_2}{c_2}$ y $\tau = t\gamma_x$, este cambio de variables no solo nos sirve para reducir el número de parámetros, también hemos normalizado el tamaño de las poblaciones, esto es claro si recordamos que la capacidad de carga representa la cantidad de individuos que un conjunto de recursos pueden sustentar, si recordamos que el subíndice denota la relación de los recursos y el consumo de los grupos es claro que estas nuevas variables tomarán valores entre 0 y 1. Después de realizar la sustitución y luego de hacer algo de álgebra, obtenemos el siguiente sistema

$$\frac{du_1}{d\tau} = \left(u_1 + \frac{u_2}{c}\right) \nu_1 P_x(1) (1 - u_1 - v_1) - u_1 = f(u_1, v_1, u_2, v_2) \quad (3.3)$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = (cu_1 + u_2) \nu_1 P_x(2) (1 - u_2 - v_2) - u_2 = g(u_1, v_1, u_2, v_2) \quad (3.4)$$

$$\frac{dv_1}{d\tau} = \left(v_1 + \frac{v_2}{c}\right) \nu_2 P_y(1) (1 - u_1 - v_1) - \gamma v_1 = h(u_1, v_1, u_2, v_2) \quad (3.5)$$

$$\frac{dv_2}{d\tau} = (cv_1 + v_2) \nu_2 P_y(2) (1 - u_2 - v_2) - \gamma v_2 = i(u_1, v_1, u_2, v_2) \quad (3.6)$$

donde $c = \frac{c_1}{c_2}$, $\nu_1 = \frac{\beta_x}{\gamma_x}$, $\nu_2 = \frac{\beta_y}{\gamma_x}$ y $\gamma = \frac{\gamma_y}{\gamma_x}$ son los nuevos parámetros del sistema y son todos positivos. Hemos encontrado que el nuevo sistema es descriptible con solo seis términos, lo cual resulta mas conveniente.

4.1. Estacionarios y estabilidad

Hallemos y analicemos sus puntos estacionarios. Primero obtengamos la matriz Jacobiana o de comunidad del sistema.

$$J = \begin{pmatrix} \partial_{u_1} f & \partial_{u_2} f & \partial_{v_1} f & \partial_{v_2} f \\ \partial_{u_1} g & \partial_{u_2} g & \partial_{v_1} g & \partial_{v_2} g \\ \partial_{u_1} h & \partial_{u_2} h & \partial_{v_1} h & \partial_{v_2} h \\ \partial_{u_1} i & \partial_{u_2} i & \partial_{v_1} i & \partial_{v_2} i \end{pmatrix}, \quad (3.11)$$

Después de realizar las derivadas parciales del sistema (3.3)-(3.6) obtenemos las entradas de la matriz de comunidad

$$\partial_{u_1} f = \nu_1 P_x(1) \left(1 - 2u_1 - v_1 - \frac{u_2}{c}\right) - 1$$

$$\partial_{u_2} f = \frac{\nu_1 P_x(1)}{c} (1 - u_1 - v_1)$$

$$\partial_{v_1} f = -\frac{\nu_1 P_x(1)}{c} (cu_1 + u_2)$$

$$\partial_{v_2} f = 0$$

$$\partial_{u_1} g = c\nu_1 P_x(2) (1 - u_2 - v_2)$$

$$\partial_{u_2} g = \nu_1 P_x(2) (1 - 2u_2 - v_2 - cu_1) - 1$$

$$\partial_{v_1} g = 0$$

$$\partial_{v_2} g = -\nu_1 P_x(2) (cu_1 + u_2)$$

$$\partial_{u_1} h = -\nu_2 P_y(1) \left(v_1 + \frac{v_2}{c}\right)$$

$$\partial_{u_2} h = 0$$

$$\partial_{v_1} h = \nu_2 P_y(1) \left(1 - u_1 - 2v_1 - \frac{v_2}{c}\right) - \gamma$$

$$\partial_{v_2} h = \frac{\nu_2 P_y(1)}{c} (1 - u_1 - v_1)$$

$$\partial_{u_1} i = 0$$

$$\partial_{u_2} i = -\nu_2 P_{y0}(2) (cv_1 + v_2)$$

$$\partial_{v_1} i = c\nu_2 P_y(2) (1 - u_2 - v_2)$$

$$\partial_{v_2} i = \nu_2 P_y(2) (1 - u_2 - 2v_2 - cv_1) - \gamma.$$

Ahora que tenemos la matriz de comunidad. Hallemos los estacionarios haciendo $f = g = h = i = 0$. Entonces hay que resolver el sistema

$$(cu_1 + u_2) \nu_1 P_x(1) (1 - u_1 - v_1) - cu_1 = 0 \quad (3.7)$$

$$(cu_1 + u_2) \nu_1 P_x(2) (1 - u_2 - v_2) - u_2 = 0 \quad (3.8)$$

$$(cv_1 + v_2) \nu_2 P_y(1) (1 - u_1 - v_1) - \gamma cv_1 = 0 \quad (3.9)$$

$$(cv_1 + v_2) \nu_2 P_y(2) (1 - u_2 - v_2) - \gamma v_2 = 0. \quad (3.10)$$

Primer Estacionario

Primero notemos que nuestro sistema (3.7)-(3.10) posee el estacionario trivial, es decir, $u_1^* = 0, u_2^* = 0, v_1^* = 0, v_2^* = 0$ este punto de equilibrio representa la extinción de ambas especies. Para conocer la naturaleza de este estacionario evaluamos en la matriz de comunidad y obtenemos

$$J_{(0,0,0,0)} = \begin{pmatrix} \nu_1 P_x(1) - 1 & \frac{\nu_1 P_x(1)}{c} & 0 & 0 \\ c\nu_1 P_x(2) & \nu_1 P_x(2) - 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \nu_2 P_y(1) - \gamma & \frac{\nu_2 P_y(1)}{c} \\ 0 & 0 & c\nu_2 P_y(2) & \nu_2 P_y(2) - \gamma \end{pmatrix},$$

cuyo polinomio característico, después factorizar, es

$$p_{J_{(0,0,0,0)}}(\xi) = [(\nu_2 P_y(1) - \gamma - \xi) (\nu_2 P_y(2) - \gamma - \xi) - \nu_2^2 P_y(1) P_y(2)] \times \\ [(\nu_1 P_x(1) - 1 - \xi) (\nu_1 P_x(2) - 1 - \xi) - \nu_1^2 P_x(1) P_x(2)] = 0,$$

para que el polinomio anterior sea igual a cero se debe cumplir que

$$[(\nu_2 P_y(1) - \gamma - \xi) (\nu_2 P_y(2) - \gamma - \xi) - \nu_2^2 P_y(1) P_y(2)] = 0 \quad (3.12)$$

o bien

$$[(\nu_1 P_x(1) - 1 - \xi) (\nu_1 P_x(2) - 1 - \xi) - \nu_1^2 P_x(1) P_x(2)] = 0, \quad (3.13)$$

primero consideremos la ecuación (3.12), de la cual obtenemos

$$\xi^2 - (\nu_2 - 2\gamma)\xi + \gamma(\gamma - \gamma\nu_2) = 0 \\ \Rightarrow \xi = \frac{\nu_2 - 2\gamma \pm \sqrt{(\nu_2 - 2\gamma)^2 - 4\gamma(\gamma - \nu_2)}}{2},$$

$$\Rightarrow \xi_1 = \nu_2 - \gamma, \quad \xi_2 = -\gamma,$$

si ahora consideramos la ecuación (3.13)

$$\xi^2 - (\nu_1 - 2)\xi + (1 - \nu_1) = 0$$

$$\Rightarrow \xi = \frac{\nu_1 - 2 \pm \sqrt{(\nu_1 - 2)^2 - 4(1 - \nu_1)}}{2},$$

$$\Rightarrow \xi_3 = \nu_1 - 1, \quad \xi_4 = -1,$$

finalmente los eigenvalores son $\xi_1 = \nu_2 - \gamma$, $\xi_2 = -\gamma$, $\xi_3 = \nu_1 - 1$ y $\xi_4 = -1$, de este resultado podemos decir que dada la naturaleza de ν_1 , ν_2 y γ , todos positivos reales, los eigenvalores solo pueden ser reales, más aún hay dos negativos, esto nos sugiere que solo existen dos posibilidades, que los ξ 's tengan diferentes signos y el estacionario sea un punto silla, en este caso una pequeña perturbación al rededor de $(0, 0, 0, 0)$ provocaría que el sistema evolucionara lejos de este estacionario, la otra posibilidad es que los eigenvalores son negativos, para que esto ocurra es necesario que se cumplan las condiciones $\nu_2 < \gamma$ y $\nu_1 < 1$, en este caso el estacionario resulta un nodo estable y las pequeñas perturbaciones regresarían al sistema a la extinción, para entender mejor las condiciones que propician este comportamiento regresemos a las variables originales, dando como resultado las condiciones $\beta_y < \gamma_y$ y $\beta_x < \gamma_x$, estas relaciones nos permiten ver que el sistema evoluciona hacia la extinción si las tasas de mortalidad de cada especie son mayores a las tasas de natalidad de su especie correspondiente, es decir, solo si dentro de las poblaciones se mueren mas individuos de los que nacen.

Segundo Estacionario

Lo siguiente que hacemos es proponer casos que simplifiquen el despeje, por ejemplo $u_1^* = 0$, es fácil ver que si sustituimos en la ecuación (3.7) esto implica $u_2 = 0 \vee v_1 = 1$, si sustituimos $v_1 = 1$ en el resto de ecuaciones esto causara una incongruencia, por lo que nos quedamos con la opción $u_2^* = 0$, al resolver bajo estas condiciones obtenemos

$$u_1^* = 0$$

$$u_2^* = 0$$

$$v_1^* = 1 + \frac{P_y(2)}{P_y(1)} (1 - v_2^*) - \frac{\gamma}{\nu_2 P_y(1)}$$

$$v_2^* = \frac{\left(1 - c + \frac{\gamma c}{\nu_2 P_y(1)} - \frac{\gamma}{\nu_2 P_y(2)} - 2c \frac{P_y(2)}{P_y(1)}\right)}{2 \left(c \frac{P_y(2)}{P_y(1)} - 1\right)}$$

$$\pm \frac{\sqrt{\left(1-c+\frac{\gamma c}{\nu_2 P_y(1)}-\frac{\gamma}{\nu_2 P_y(2)}-2c\frac{P_y(2)}{P_y(1)}\right)^2+4c\left(1-c\frac{P_y(2)}{P_y(1)}\right)\left(1+\frac{P_y(2)}{P_y(1)}-\frac{\gamma}{\nu_2 P_y(1)}\right)}}{2\left(c\frac{P_y(2)}{P_y(1)}-1\right)}$$

Con la intención de obtener mas información de los estacionaros posibles despejamos v_2 de la ecuación (3.10), bajo estas condiciones ($u_1 = 0$ y $u_2 = 0$), pero dejándolo en términos de v_1 , obtenemos

$$v_2^* = -\frac{cv_1 + \frac{\gamma}{\nu_2 P_y(2)} - 1}{2} \pm \frac{\sqrt{\left(cv_1 + \frac{\gamma}{\nu_2 P_y(2)} - 1\right)^2 + 4cv_1}}{2}$$

Hasta ahora no hemos mencionado la existencia de ninguna restricción sobre las variables poblacionales u_i y v_i , no obstante es de esperar que sean positivas, pues si bien es posible obtener valores negativos para ellas no serían resultados interpretables biologicamente, es por esto que resulta deseable restringirnos a aquellos casos para los que $u_i \geq 0$ y $v_i \geq 0$. Entonces solo nos interesa considerar el panorama para el que el término dentro de la raíz es positivo, además notemos que para que el estacionario sea positivo, es decir biológicamente aceptable, solo podemos hacer uso de la suma en el estacionario v_2 .

Tercer Estacionario

Si continuamos con este razonamiento, proponiendo una o mas variables igual a cero, nos encontraremos con que solo hay un estacionario más, el cual es

$$u_1^* = 1 + \frac{P_x(2)}{P_x(1)}(1 - u_2^*) - \frac{1}{\nu_1 P_x(1)}$$

$$u_2^* = \frac{\left(1-c+\frac{c}{\nu_1 P_x(1)}-\frac{1}{\nu_1 P_x(2)}-2c\frac{P_x(2)}{P_x(1)}\right)}{2\left(c\frac{P_x(2)}{P_x(1)}-1\right)}$$

$$\pm \frac{\sqrt{\left(1-c+\frac{c}{\nu_1 P_x(1)}-\frac{1}{\nu_1 P_x(2)}-2c\frac{P_x(2)}{P_x(1)}\right)^2+4c\left(1-c\frac{P_x(2)}{P_x(1)}\right)\left(1+\frac{P_x(2)}{P_x(1)}-\frac{1}{\nu_1 P_x(1)}\right)}}{-2\left(c\frac{P_x(2)}{P_x(1)}-1\right)}$$

$$v_1^* = 0$$

$$v_2^* = 0.$$

De manera muy similar a lo que ocurrió con el estacionario anterior estas expresiones representan la extinción de una especie, mientras que la otra subsiste. Notemos que la variación de estos estacionarios es equivalente, en el sentido

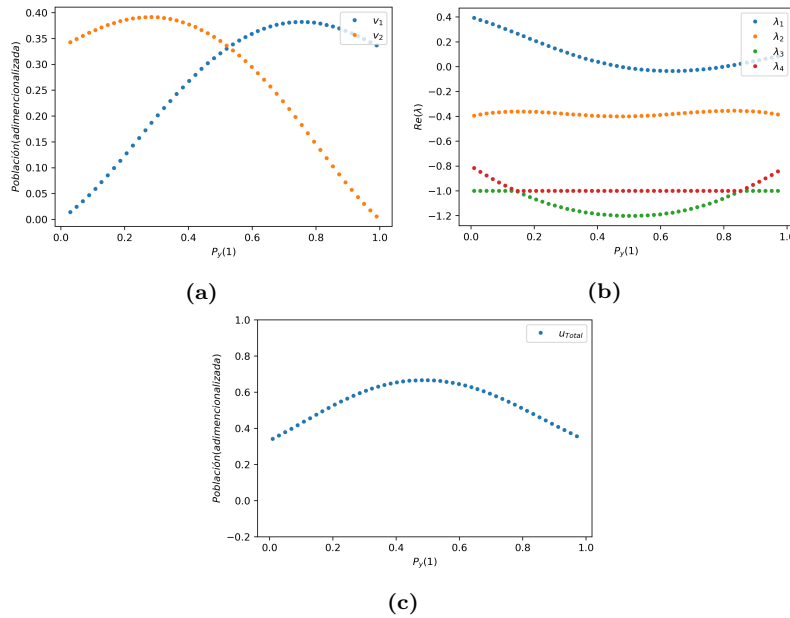


Figura 3.2 Diagrama de (a) bifurcación y de (b) estabilidad del estacionario en el que se extingue la especie u y v persiste, con el resto de parámetros fijados en $P_x(1) = 0,8$, $c = 0,9$, $\nu_1 = 1,5$, $nu_2 = 1,2$, $\gamma = 0,8$. También se muestra el (c) tamaño completo de la población v .

de que podemos etiquetar a las especies de forma aleatoria, junto con sus respectivos parámetros. Entonces basta con considerar la bifurcación de alguno de los dos. Tomemos el primer estacionario, en el que sobrevive la especie v y consideremos su variación respecto a $P_y(1)$, como se muestra en la figura 3.2 (a). Además podemos notar de la figura 3.2 (b), que bajo esta configuración de los parámetros, el estacionario es inestable (punto silla), cabe aclarar que bajo otras consideraciones esto no tiene por que mantenerse.

Este estacionario describe la extinción de alguna de las especies, lo cual reduce el problema al caso en el que una especie se establece en una región y consume recursos hasta llegar a un estado estacionario, es decir, no hay competencia. Lo que si podemos observar es cambia el tamaño final de cada grupo, en general se observa como una preferencia “débil” por el recurso ocasiona la disminución del tamaño poblacional del grupo, mientras que de manera análoga una preferencia “fuerte” implica un crecimiento en la población, hasta llegar a un máximo.

Cuarto Estacionario

Para hallar condiciones de coexistencia entre especies en competencia es

necesario obtener un estacionario donde $u_i \neq 0$ y $v_i \neq 0$, $i = 1, 2$, para obtener dicho estacionario sumamos (3.7) con (3.8); (3.7) con (3.9); (3.9) con (3.10) y (3.8) con (3.9) de donde obtenemos, respectivamente, el siguiente sistema

$$(cu_1 + u_2)\nu_1 [P_x(1)(1 - u_1 - v_1) + P_x(2)(1 - u_2 - v_2)] - (cu_1 + u_2)$$

$$(1 - (u_1 + v_1)) [\nu_1 P_x(1)(cu_1 + u_2) + nu_2 P_y(1)\gamma^{-1}(cv_1 + v_2)] - c(u_1 + v_1)$$

$$(cv_1 + v_2)\nu_2\gamma^{-1} [P_y(1)(1 - u_1 - v_1) + P_y(2)(1 - u_2 - v_2)] - (cv_1 + v_2)$$

$$(1 - (u_2 + v_2)) [\nu_1 P_x(2)(cu_1 + u_2) + nu_2 P_y(2)\gamma^{-1}(cv_1 + v_2)] - (u_2 + v_2).$$

Proponemos el cambio de variables $w_1 = cu_1 + u_2$, $w_2 = cv_1 + v_2$, $w_3 = u_1 + v_1$, $w_4 = u_2 + v_2$ y obtenemos

$$P_x(1)w_3 + P_x(2)w_4 = 1 - \frac{1}{\nu_1} \quad (3.14)$$

$$\nu_1 P_x(1)w_1 + \frac{\nu_2 P_y(1)}{\gamma} w_2 = \frac{cw_3}{1 - w_3} \quad (3.15)$$

$$P_y(1)w_3 + P_y(2)w_4 = 1 - \frac{\gamma}{\nu_2} \quad (3.16)$$

$$\nu_1 P_x(2)w_1 + \frac{\nu_2 P_y(2)}{\gamma} w_2 = \frac{w_4}{1 - w_4}. \quad (3.17)$$

Para conseguir este sistema de ecuaciones hemos usado el hecho de que $P_x(1) + P_x(2) = P_y(1) + P_y(2) = 1$.

Notemos que el sistema de las ecuaciones (3.14) y (3.16) se puede escribir como sigue

$$\begin{pmatrix} P_x(1) & P_x(2) \\ P_y(1) & P_y(2) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_3 \\ w_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \nu_1^{-1} \\ 1 - \gamma\nu_2^{-1} \end{pmatrix}$$

Entonces

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} w_3 \\ w_4 \end{pmatrix} &= \frac{1}{P_x(1)P_y(2) - P_y(1)P_x(2)} \begin{pmatrix} P_y(2) & -P_x(2) \\ -P_y(1) & P_x(1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 - \nu_1^{-1} \\ 1 - \gamma\nu_2^{-1} \end{pmatrix} \\ &= \frac{1}{P_x(1) - P_y(1)} \begin{pmatrix} P_y(2)(1 - nu_1^{-1}) - P_x(2)(1 - \gamma\nu_2^{-1}) \\ -P_y(1)(1 - nu_1^{-1}) + P_x(1)(1 - \gamma\nu_2^{-1}) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Por otra parte, podemos escribir el sistema compuesto por (3.15) y (3.17) como

$$\begin{pmatrix} \nu_1 P_x(1) & \nu_2 \gamma^{-1} P_y(1) \\ \nu_1 P_x(2) & \nu_2 \gamma^{-1} P_y(2) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c w_3 (1 - w_3)^{-1} \\ w_4 (1 - w_4)^{-1} \end{pmatrix}$$

Entonces

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \end{pmatrix} &= \frac{1}{\nu_1 \nu_2 \gamma^{-1} (P_x(1) P_y(2) - P_y(1) P_x(2))} \begin{pmatrix} \nu_2 \gamma^{-1} P_y(2) & -\nu_2 \gamma P_y(1) \\ -\nu_1 P_x(2) & \nu_1 P_x(1) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c w_3 (1 - w_3)^{-1} \\ w_4 (1 - w_4)^{-1} \end{pmatrix} \\ &= \frac{1}{\nu_1 \nu_2 \gamma^{-1} (P_x(1) - P_y(1))} \begin{pmatrix} \nu_2 \gamma^{-1} P_y(2) c w_3 (1 - w_3)^{-1} - \nu_2 \gamma P_y(1) w_4 (1 - w_4)^{-1} \\ -\nu_1 P_x(2) c w_3 (1 - w_3)^{-1} + \nu_1 P_x(1) w_4 (1 - w_4)^{-1} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Ahora pensemos en las siguientes reducciones

$$\begin{aligned} w_3 &= \frac{P_y(2) - P_x(2) - P_y(2) \nu_1^{-1} + P_x(2) \gamma \nu_2^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} = \\ &= \frac{1 - P_y(1) - 1 + P_x(1)}{P_x(1) - P_y(1)} + \frac{P_x(2) \gamma \nu_2^{-1} - P_y(2) \nu_1^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} = 1 - \frac{P_y(2) \nu_1^{-1} - P_x(2) \gamma \nu_2^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} \\ w_4 &= \frac{P_x(1) - P_y(1) + P_y(1) \nu_1^{-1} + P_x(1) \gamma \nu_2^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} = 1 - \frac{P_x(1) \gamma \nu_2^{-1} - P_y(1) \nu_1^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} \end{aligned}$$

Además

$$\begin{aligned} \frac{w_3}{1 - w_3} &= \frac{P_y(2) - P_x(2) - P_y(2) \nu_1^{-1} + P_x(2) \gamma \nu_2^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} \div \frac{P_y(2) \nu_1^{-1} - P_x(2) \gamma \nu_2^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} = \\ &= \frac{P_x(2) - P_y(2)}{P_x(2) \gamma \nu_2^{-1} - P_y(2) \nu_1^{-1}} - 1 \\ \frac{w_4}{1 - w_4} &= \frac{P_x(1) - P_y(1) + P_y(1) \nu_1^{-1} + P_x(1) \gamma \nu_2^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} \div \frac{P_x(1) \gamma \nu_2^{-1} - P_y(1) \nu_1^{-1}}{P_x(1) - P_y(1)} = \\ &= \frac{P_x(1) - P_y(1)}{P_x(1) \gamma \nu_2^{-1} - P_y(1) \nu_1^{-1}} - 1 \end{aligned}$$

Sustituyendo esto en w_1 , w_2 y haciendo algo de álgebra, obtenemos

$$\begin{aligned} w_1 &= \frac{1}{\nu_1 (P_x(1) - P_y(1))} \times \\ & \left[P_y(1) - c P_y(2) + \frac{c P_y(2) (P_x(2) - P_y(2))}{\gamma \nu_2^{-1} P_x(2) - \nu_1^{-1} P_y(2)} - \frac{P_y(1) (P_x(1) - P_y(1))}{\gamma \nu_2^{-1} P_x(1) - \nu_1^{-1} P_y(1)} \right] \\ w_2 &= \frac{1}{\nu_2 \gamma^{-1} (P_x(1) - P_y(1))} \times \\ & \left[c P_x(2) - P_x(1) + \frac{P_x(1) (P_x(1) - P_y(1))}{\gamma \nu_2^{-1} P_x(1) - \nu_1^{-1} P_y(1)} - \frac{c P_y(2) (P_x(2) - P_y(2))}{\gamma \nu_2^{-1} P_x(2) - \nu_1^{-1} P_y(2)} \right] \end{aligned}$$

Si despejamos u_1, u_2, v_1, v_2 de las ecuaciones (3.7)-(3.10) obtenemos

$$u_1 = \frac{\nu_1 P_x(1)}{c} (cu_1 + u_2) (1 - (u_1 + v_1)) = \frac{\nu_1 P_x(1)}{c} w_1 (1 - w_3)$$

$$u_2 = \nu_1 P_x(2) (cu_1 + u_2) (1 - (u_2 + v_2)) = \nu_1 P_x(2) w_1 (1 - w_4)$$

$$v_1 = \frac{\nu_2 P_y(1)}{\gamma c} (cv_1 + v_2) (1 - (u_1 + v_1)) = \frac{\nu_2 P_y(1)}{\gamma c} w_2 (1 - w_3)$$

$$v_2 = \frac{\nu_2 P_y(2)}{\gamma} (cv_1 + v_2) (1 - (u_2 + v_2)) = \frac{\nu_2 P_y(2)}{\gamma} w_2 (1 - w_4)$$

Ahora veamos que $u_1^*, u_2^*, v_1^*, v_2^*$ en términos de sus variables originales son

$$u_1^* = \frac{P_x(1) (P_y(2)\nu_1^{-1} - P_x(2)\gamma\nu_2^{-1})}{c(P_x(1) - P_y(1))^2} \times$$

$$\left[P_y(1) - cP_y(2) + \frac{cP_y(2) (P_x(2) - P_y(2))}{P_x(2)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(2)\nu_1^{-1}} - \frac{P_y(1) (P_x(1) - P_y(1))}{P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1}} \right]$$

$$u_2^* = \frac{P_x(2) (P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1})}{(P_x(1) - P_y(1))^2} \times$$

$$\left[P_y(1) - cP_y(2) + \frac{cP_y(2) (P_x(2) - P_y(2))}{P_x(2)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(2)\nu_1^{-1}} - \frac{P_y(1) (P_x(1) - P_y(1))}{P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1}} \right]$$

$$v_1^* = \frac{P_y(1) (P_y(2)\nu_1^{-1} - P_x(2)\gamma\nu_2^{-1})}{c(P_x(1) - P_y(1))^2} \times$$

$$\left[cP_x(2) - P_x(1) - \frac{cP_x(2) (P_x(2) - P_y(2))}{P_x(2)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(2)\nu_1^{-1}} + \frac{P_x(1) (P_x(1) - P_y(1))}{P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1}} \right]$$

$$v_2^* = \frac{P_y(2) (P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1})}{(P_x(1) - P_y(1))^2} \times$$

$$\left[cP_x(2) - P_x(1) - \frac{cP_x(2) (P_x(2) - P_y(2))}{P_x(2)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(2)\nu_1^{-1}} + \frac{P_x(1) (P_x(1) - P_y(1))}{P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1}} \right]$$

Esto funciona para $0 \leq w_3 \leq 1$ y $0 \leq w_4 \leq 1$, cuando esta condición no se cumple obtendremos que una de las poblaciones tienen tamaño 0, es decir que obtendríamos nuevamente el estacionario trivial y se tendrían que usar las expresiones para este estacionario, este hecho se observa con más claridad si regresamos a las variables originales para obtener las condiciones $0 \leq \frac{x_1 + y_1}{c_1} \leq 1$ y $0 \leq \frac{x_2 + y_2}{c_2} \leq 1$, esto puede interpretarse como el hecho de que ninguna población puede exceder el tamaño de la capacidad de carga del recurso que esta empleando.

Para que las poblaciones relativas a u y v no diverjan a ∞ se han de cumplir las siguientes condiciones

- $\nu_1 \neq 0$ y $\nu_2 \neq 0$, lo cual no supone ninguna inconsistencia biológica, de hecho la suposición de las ν s iguales a cero implicaría la extinción de las especies, llegando entonces al estacionario trivial.
- $c(P_x(1) - P_y(1))^2 \neq 0 \Rightarrow P_x(1) \neq P_y(1) \Rightarrow \frac{P_x(1)}{P_y(1)} \neq 1$ lo cual implica $P_x(2) \neq P_y(2) \Rightarrow \frac{P_x(2)}{P_y(2)} \neq 1$. Esta condición tiene dos particularidades interesantes, la primera es cuando las P 's son cero, caso en el que no tenemos particular interés, pues esto implicaría una simplificación y reducción en el sistema cuyo análisis puede hacerse fuera de estas expresiones analíticas y que de hecho describiría el caso en el que la especie deja de consumir dos recursos para consumir únicamente uno, lo cual no describe el comportamiento que estamos analizando aquí. La segunda particularidad es que el sistema indica que los $P_i(1)$ s no pueden ser iguales pues esto provocaría que el sistema tendiera a infinito, veremos mas adelante como esto afecta nuestra capacidad para hacer una imagen completa de la bifurcación.
- $P_x(2)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(2)\nu_1^{-1} \neq 0 \Rightarrow P_x(2)\gamma\nu_2^{-1} \neq P_y(2)\nu_1^{-1} \Rightarrow \frac{P_x(2)}{P_y(2)} \neq \frac{1}{\gamma} \frac{\nu_2}{\nu_1}$, pero justamente $\frac{P_x(2)}{P_y(2)}$ si consideramos la condición anterior, $\frac{P_x(2)}{P_y(2)} \neq 1$, entonces es razonable la existencia del caso para el cual $\frac{1}{\gamma} \frac{\nu_2}{\nu_1} = 1 \Rightarrow \gamma = \frac{\nu_2}{\nu_1}$. Recordemos que $\gamma = \frac{\gamma_y}{\gamma_x}$, $\nu_1 = \frac{\beta_x}{\gamma_x}$ y $\nu_2 = \frac{\beta_y}{\gamma_x}$, sustituyendo en nuestra condición obtenemos $\frac{\gamma_y}{\gamma_x} = \frac{\beta_y}{\beta_x} \Rightarrow \frac{\beta_x}{\gamma_x} = \frac{\beta_y}{\gamma_y}$, esto tiene implicaciones relacionadas a la natalidad y la mortalidad de las especies, pues sugiere que la relación entre el número de nacimientos y el número de muertes que ocurren dentro de una especie, debe ser el mismo para ambas especies. Es importante destacar que esta situación describe solo uno de muchos casos igualmente aceptables.
- $P_x(1)\gamma\nu_2^{-1} - P_y(1)\nu_1^{-1} \neq 0$, notemos que esta condición deriva en lo mismo que la anterior, es decir $\gamma = \frac{\nu_2}{\nu_1}$ y en consecuencia $\frac{\beta_x}{\gamma_x} = \frac{\beta_y}{\gamma_y}$.

La condición que hemos inferido $\frac{\beta_x}{\gamma_x} = \frac{\beta_y}{\gamma_y}$ puede ser interpretada como la relación que existe entre la *aptitud* de la especie x y y , es decir, es una comparación de las capacidades que poseen las especies para soportar las condiciones de desarrollo del sistema, entonces esta condición sugiere que el punto de equilibrio ha de lograrse cuando las dos especies están igualmente capacitadas para subsistir, si también consideramos la segunda condición $\frac{P_x(1)}{P_y(1)} \neq 1$ que representa la restricción de la distribución de nichos, en otras palabras, para que el equilibrio no exceda los límites biológicos establecidos, las especies en competencia

no deben tener hábitos de consumo similares.

Posiblemente la condición más destacable de entre las cuatro en listadas es $P_x(1) \neq P_y(1)$, no obstante también emplearemos la condición $\gamma = \frac{\nu_2}{\nu_1}$, estas restricciones casos, en los cuales las distribuciones de nicho de las especies deben ser lo menos parecidas posible, mientras que sus aptitudes deben ser similares. Sin embargo, más adelante analizaremos que es lo que ocurre fuera de estas restricciones con ayuda de simulaciones numéricas que nos permitan crear una imagen más amplia de las bifurcaciones de los estacionarios.

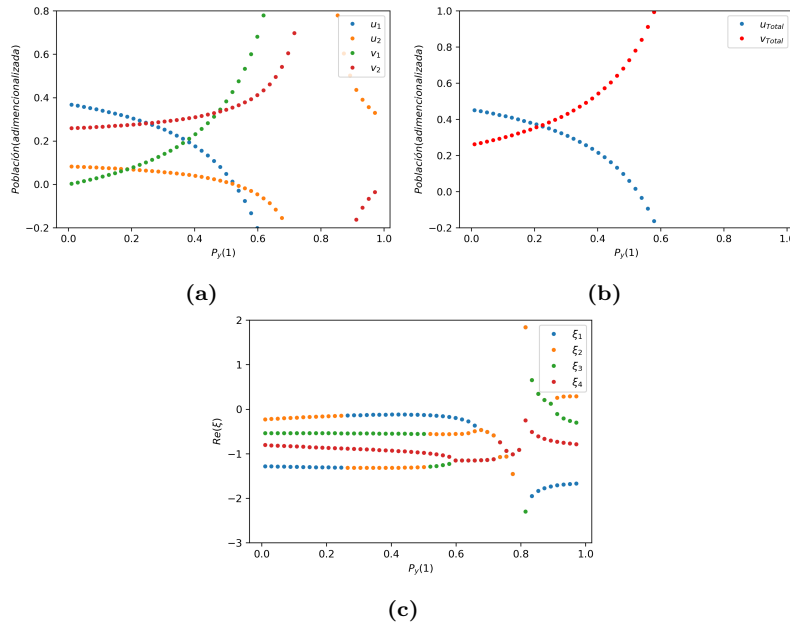


Figura 3.3 (a) Bifurcación y (c) diagrama de estabilidad del cuarto punto de equilibrio, en el que las especie u y v persisten, con el resto de parámetros fijados en $P_x(1) = 0,8$, $P_x(2) = 0,2$ $c = 0,9$, $\nu_1 = 1,5$, $\nu_2 = 1,2$, $\gamma = 0,8$. También se muestra el (d) tamaño completo de las poblaciones finales u y v .

Como ya hemos mencionado para que esta solución proporcione resultados biológicamente coherentes debemos restringirla, en la figura 3.3 se muestra el diagrama de bifurcación y estabilidad bajo condiciones óptimas para la subsistencia, en particular si nos fijamos en la figura 3.3 (a) podemos notar como las poblaciones divergen rápidamente mientras $P_y(1)$ se acerca a $P_x(1)$, por otra parte el diagrama de estabilidad figura 3.3 (c) puede dividirse en tres regiones interesantes, la primera en un intervalo $0 < P_y(1) \leq 0,55$ los puntos estacionarios en esta región son biológicamente aceptables (todas las poblaciones tienen tamaños entre 0 y 1), además son nodos estables, la segunda región esta carac-

terizada por el intervalo $0,55 \leq P_y(1) \leq 0,79$ en la cual también se tienen nodos estables; sin embargo, son biológicamente inaccesibles pues $u_1 < 0$ y $u_2 < 0$. La última región $0,81 \leq P_y(1) \leq 0,97$ contiene estacionarios negativos y mayores a uno (inaccesibles para cualquier población) que además son puntos silla.

4.2. Simulaciones numéricas

Para comprobar que ocurre con los estacionarios consideramos la solución numérica del sistema, para obtener información significativa de las simulaciones consideramos la combinación de la evolución de los parámetros $P_y(1)$ y ν_2 , a continuación en la figura 3.4 se muestran algunos de los resultados obtenidos mediante la resolución numérica, en Python, del sistema adimensional (3.3)-(3.6).

La evolución de los estacionarios, según se muestra en la figura 3.4, está íntimamente relacionado con el cociente $\frac{\nu_1}{\nu_2}$ que en términos de las variables originales es $\frac{\beta_x}{\beta_y}$, notemos que cuando este cociente es “lejano” a 1 (por arriba o por abajo) el sistema denota una fuerte tendencia a la extinción de alguna de las dos especies. Como se mencionó anteriormente la estabilidad de los dos primeros estacionarios depende de una correcta elección de los parámetros originales β_x , β_y , γ_x y γ_y , este hecho fue corroborado pues la solución numérica nos conduce a este resultado como se muestra en la figura 3.4 (l). Asimismo para $\frac{\nu_1}{\nu_2} \approx 1$ figuras 3.4 (e)-(j), la región en la que $P_y(1)$ es lejano al valor de $P_x(1)$ indica perfiles similares a los obtenidos para el cuarto estacionario. Finalmente para las regiones que se encontraban restringidas para los estacionarios observamos que existen equilibrios estables, los cuales tienen poblaciones más uniformes, lo que es de esperarse pues la distribución de nicho son similares. En general la evolución de $P_y(1)$ muestra una clara posibilidad de coexistencia de especies en todos los casos mostrados en la figura 3.4, solo en casos extremos las poblaciones se vuelven críticas llegando a la extinción, lo cual es consistente con el hecho de que una diferencia “grande” en la tasa de natalidad de dos especies determina fuertemente el establecimiento y extinción de las dos poblaciones.

Cabe destacar que se observa que hay coexistencia cuando $P_y(1)$ está alejado del valor $P_x(1) = 0,6$, indicando la reducción de competencia interespecífica para cuando las especies difieren en su nicho. Es decir, cuando ambas especies tienen las mismas preferencias y por lo tanto la misma distribución de nicho $P_y(1) = P_x(1)$, la especie más débil “ u ” tiende a extinguirse o bien a reducir su población. Por otro lado, si su nicho no es el mismo, su población aumenta como resultado de la disminución de competencia inter-específica. Notamos que la población “ v ” que representa la especie dominante cuando las especies tienen nichos idénticos no es necesariamente dominante con respecto a todos los recur-

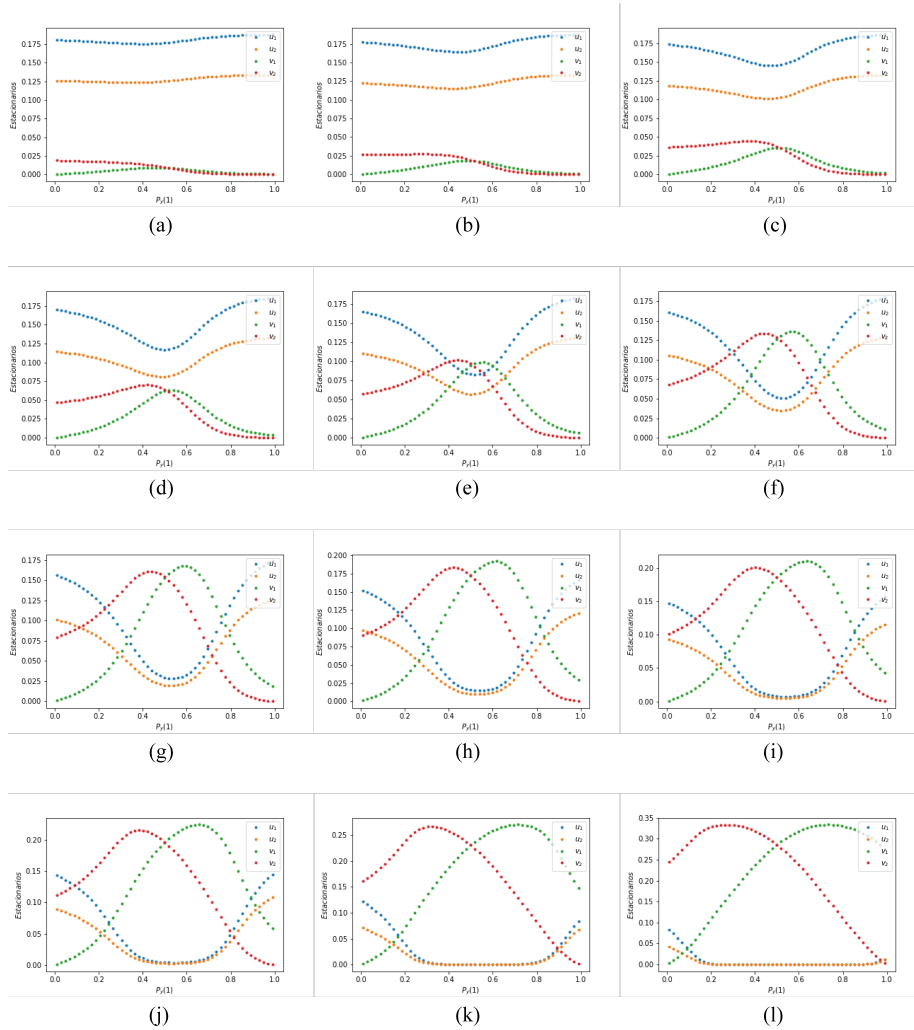


Figura 3.4 Evolución de los puntos estacionarios, donde las figuras de (a) a (l) corresponden a $\nu_2 = 1,16$, $\nu_2 = 1,17$, $\nu_2 = 1,18$, $\nu_2 = 1,19$, $\nu_2 = 1,20$, $\nu_2 = 1,21$, $\nu_2 = 1,22$, $\nu_2 = 1,23$, $\nu_2 = 1,24$, $\nu_2 = 1,25$, $\nu_2 = 1,30$, $\nu_2 = 1,40$ respectivamente. El resto de los parámetros se ha fijado como $c = 1,0$, $\gamma = 1,0$, $P_x(1) = 0,6$, $P_x(2) = 0,4$, $\nu_1 = 1,2$ y las condiciones iniciales $u_1 = u_2 = v_1 = v_2 = 0,6$

sos y por lo tanto su población disminuye. Es decir, la dominancia de las especies es con respecto a cada recurso. El conjunto de sus aptitudes “locales” en cada recurso da a las especies su aptitud global. Sin embargo, las inhomogeneidades en la dominancia con respecto a los recursos puede propiciar la coexistencia de especies cuando comparten un nicho amplio.

Ahora que hemos hecho un análisis general de las bifurcaciones observables resulta interesante llevar a cabo un diagrama que complete el panorama que se observe bajo las restricciones del cuarto estacionario. Este diagrama se muestra en la figura 3.5 (a), el cual en un intervalo $P_y(1) < 0,5$ nos remite al caso del cuarto estacionario, después de pasar esta región nos conduce a un nuevo estacionario en el que la coexistencia se mantiene, hasta que finalmente para $P_y(1)$ cercano a 1 la especie v se extingue.

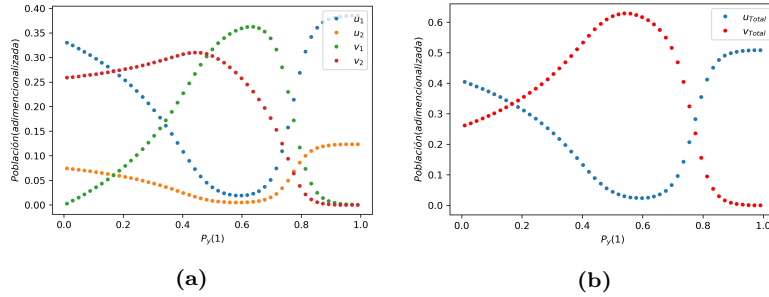


Figura 3.5 (a) Bifurcación y (b) tamaño completo de las poblaciones finales, donde $P_x(1) = 0,8$, $P_x(2) = 0,2$, $c = 0,9$, $\nu_1 = 1,5$, $\nu_2 = 1,2$, $\gamma = 0,8$ y condiciones iniciales $u_1(0) = 0,5$, $u_2(0) = 0,5$, $v_1(0) = 0,2$, $v_2(0) = 0,1$.

En marcado contraste con los diagramas de bifurcación anteriores figura 3.4 (a)-(1) en este caso figura 3.5 (a) la distribución de nicho de u es marcadamente desigual para el recurso 1, del cual gusta la mayor parte de la población y el recurso 2, del cual disfrutan pocos individuos, esto tiene un fuerte impacto en el establecimiento de las poblaciones. Primero notemos como la población u_2 siempre mantiene un tamaño “pequeño” a pesar de que se aligere la competencia, es decir cuando $P_y(1)$ es grande. En segundo lugar el hecho de que la competencia se mantenga relativamente ligera para v_2 en la región $P_y(1) < 0,8$ ayuda al establecimiento de una poblaciones relativamente grande. Finalmente para $P_y(1) > 0,8$ “ u ” se convierte en la especie dominante.

Todas las gráficas que hemos analizado hasta el momento nos refieren al estado final del sistema. Con la intención de poder visualizar el desarrollo de las poblaciones hemos simulado la evolución del sistema adimensional (3.3)-(3.6). Para ello nos hemos inspirado del diagrama de bifurcación figura 3.5 (a), el cual nos ha ayudado a seleccionar la distribución de nicho para cada caso que deseamos mostrar. En la figura 3.6 (a) hemos seleccionado una configuración

tal que la especie u tiene una fuerte preferencia por el recurso 1, mientras que la especie v la tiene por el recurso 2, es notable el hecho de que esta “baja” competencia ha permitido el establecimiento de poblaciones con un tamaño significativo, u_1 y v_2 , permitiendo también el establecimiento de u_2 y v_1 . El resto de figuras 3.6 (b)-(d) no comparten el establecimiento de dos poblaciones tan parecidas en tamaño, en ellas observamos como alguna de las poblaciones u_2 para la figura 3.6 (b); v_1 para la figura 3.6 (c) o bien u_1 para la figura 3.6 (d), siempre tiene un tamaño significativamente mayor, esto nos indica el fuerte papel que juega el solapamiento nichos al volver la competencia más fuerte para los consumidores de un recurso limitado, ocasionando que la especie con mayor dominancia sea la mejor establecida.

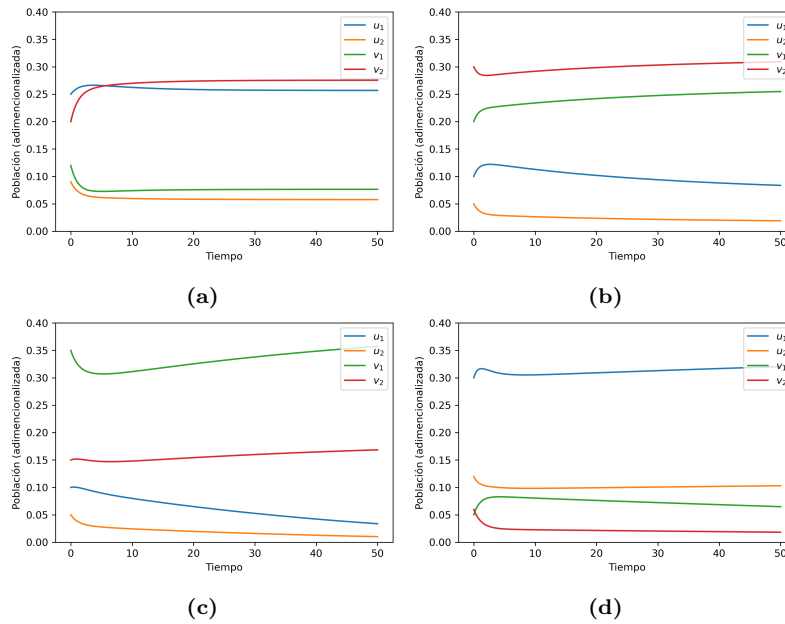


Figura 3.6 Simulación de la dinámica poblacional del sistema adimensional donde las condiciones son (a) $P_y(1) = 0,2$ $u_1(0) = 0,25$, $u_2(0) = 0,9$, $v_1(0) = 0,08$, $v_2(0) = 0,25$, (b) $P_y(1) = 0,43$ $u_1(0) = 0,1$, $u_2(0) = 0,05$, $v_1(0) = 0,2$, $v_2(0) = 0,3$, (c) $P_y(1) = 0,72$ $u_1(0) = 0,1$, $u_2(0) = 0,05$, $v_1(0) = 0,35$, $v_2(0) = 0,5$ y (d) $P_y(1) = 0,82$ $u_1(0) = 0,3$, $u_2(0) = 0,12$, $v_1(0) = 0,05$, $v_2(0) = 0,06$, el resto de parámetros se mantuvieron fijos en todas las simulaciones en $P_x(1) = 0,8$, $c = 0,9$, $\nu_1 = 1,5$, $\nu_2 = 1,2$, $\gamma = 0,8$.

Capítulo 5

Conclusiones

En este trabajo hemos realizados una revisión exhaustiva de la dinámica de poblaciones ecológicas, los tipos de interacciones y las características de su evolución. Inspirados por la que, según el ecólogo Canadiense Robert MacArthur, es la interacción biótica más fundamental hemos construido un modelo de dos especies en competencia con nichos solapados, considerando tanto la competencia interespecífica como la intraespecífica. Finalmente hemos encontrado cuatro puntos estacionarios, el primero que discutimos describe las condiciones bajo las cuales ambas especies se extinguen, el segundo y el tercero refiere al caso en el que una especie se extingue mientras que la otra subsiste, el cuarto punto explica bajo que condiciones la coexistencia de ambas especies es posible.

Con el análisis del modelo propuesto se pudo concluir que la variación de nicho si puede propiciar, para algunos casos, la coexistencia de especies. En general, si una especie con aptitud débil se encuentra en competencia con una especie con actitud fuerte y la débil exhibe una variación de nicho, la competencia interespecífica puede reducirse si su nueva preferencia no es altamente preferida por la especie dominante. Incluso se observo que debido a la competencia por este nuevo recurso, los individuos de la especie dominante que prefieren este recurso se ven disminuidos. Esto es debido a que la especie dominante globalmente, no es dominante con respecto a este recurso secundario.

Bibliografía

- [1] Tilman, D. (2004), Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS*, 101(30).
- [2] Pigolotti, S., López, C. y Hernández, E. (2007) Species Clustering Competitive Lotka-Volterra Models. *PhysRevLett*, 98(25).
- [3] Velázquez, J., Garrahan, J.P. y Eichhorn, M.P. (2014) Spatial Complementary and the Coexistence of Species. *PLoS ONE*, 9(12).
- [4] Sayama, H. (2015) Introduction to the Modeling and Analysis of Complex Systems. New York: OPEN Suny Textbooks.
- [5] McIntosh, R. P. (1975). H. A. Gleason-“Individualistic Ecologist” 1882-1975: His Contributions to Ecological Theory. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 102(5), 253–273
- [6] Brauer, F. y Castillo, C. (2012) *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. Springer.
- [7] Valverde, T. y Cano, Z. (2005) *Ecología y medio ambiente* (pp.79-100). PEARSON.
- [8] E. Padre, C., Agashé, D. y I. Bolnick, D. (2014) Intraspecific competition reduces niche width in experimental populations. *Ecol. Evol.*, 4(20).
- [9] S. Cloyd, C. y K. Eason, P. (2017) Niche partitioning and the role of intraspecific niche variation in structuring a guild of generalist anurans. *R. Soc. Open Sci.*, 4(3).
- [10] Balcells, E. (1975). Observaciones en el ciclo biológico de anfibios de alta montaña y su interés en la detección del inicio de la estación vegetativa. *P. Cent. Pir. Biol. Exp.*, 7(2), 55-135.
- [11] Eustace, R., Wack, A., Mangus, L. y Bronson, E. (2018) Causes of mortality in captive Panamanian golden frog at the Maryland zoo in Baltimore 2001-2013. *JZWM*, 49(2), 324-334.

- [12] Čeirāns, A., Pupina, A. y Pupins, M. (2020) A new method for the estimation of minimum adult frog density from a large-scale audial survey. *Sci. Rep.*, 10, 8627.
- [13] Amphibia survival alliance (2022) Database Amphibia Web. <https://amphibiaweb.org/search/index.html>
- [14] Human Ageing Genomic Resources (2022) The animal ageing and longevity database. <https://genomics.senescence.info/species/index.html>