

BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICO MATEMÁTICAS



Uso de un modelo matemático del Síndrome de Abejas Anarquistas para proponer una estrategia paleativa

TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIATURA EN FÍSICA APLICADA

PRESENTA:

ESLI DANIEL MORALES TEHUITZITL

ASESOR: DR. JORGE VELÁZQUEZ CASTRO

*Si llegaré a ser el héroe de mi propia vida u otro ocupará ese lugar, lo mostrarán estas
páginas.*

Charles Dickens

Agradecimientos

Agradezco a mis padres y mis hermanos por el apoyo brindado en la realización de esta tesis, así como su apoyo para brindarme las facilidades necesarias para completar mi formación académica.

Resumen

En apicultura, el síndrome de Abejas Anarquistas es un fenómeno en el cual las abejas trabajadoras ponen huevecillos sin fertilizar. Esto lleva al nacimiento de zánganos¹ ya que sólo los huevos fertilizados por la reina generan abejas trabajadoras. Lo anterior resulta en un consumo adicional de los recursos de la colmena así como una baja producción de miel debido a la reducción del trabajo realizado por las trabajadoras. El mecanismo natural de control que surge en la población para disminuir los efectos negativos se le conoce como “vigilancia del trabajador”; abejas que comen huevos sin fertilizar. En la presente investigación se estudia de forma cuantitativa el fenómeno del síndrome de Abejas Anarquistas. Y se propone una estrategia de manejo de las colmenas que disminuya sus efectos negativos en la apicultura. Para lograrlo, se desarrolla un modelo dinámico no lineal que modela la interacción de este fenómeno. Empleando conceptos de la teoría de sistemas complejos se analiza la efectividad natural del fenómeno vigilancia del trabajador y finalmente se propone una estrategia de control poblacional para reducir los efectos negativos en la apicultura y la producción de miel.

¹Abejas macho

Índice general

Agradecimientos	II
Resumen	III
Introducción	VII
1. Las Abejas	1
1.1. Mecanismo de supresión de reproducción	1
1.1.1. Vigilancia de la trabajadora	1
1.1.2. Vigilancia de la Reina	2
1.1.3. Feromonas de la reina y de la cría	3
1.2. El síndrome de Abejas Anarquistas	3
1.2.1. Costo de la anarquía	4
1.2.2. ¿Como las abejas trabajadoras evaden la vigilancia?	6
2. Sistemas dinámicos	7
2.0.1. Ecuaciones diferenciales	7
2.1. Ecuaciones de primer orden	8
2.1.1. Ecuaciones homogéneas	8
2.1.2. Ecuaciones exactas	9
2.1.3. Factor integrante	10
2.1.4. Ecuaciones lineales	11
2.2. Ecuaciones de segundo orden	12
2.2.1. Solución general de la ecuación homogénea	14

2.2.2. Uso de una función conocida para encontrar otra	15
2.2.3. Ecuaciones homogéneas con coeficientes constantes	16
2.2.4. Método de variación de parámetros	17
2.3. Sistemas de ecuaciones de primer orden	18
2.3.1. Sistemas lineales	20
2.3.2. Sistemas lineales homogéneos con coeficientes constantes	22
2.4. Ecuaciones no lineales	24
2.4.1. Linealización	26
2.4.2. Análisis de estabilidad para sistemas no lineales	27
3. Modelos Poblacionales	37
3.1. Modelo de Malthus	37
3.2. Modelo de Verhulst	39
3.3. Modelo de Lotka - Volterra	42
4. El modelo	46
4.1. Modelo matemático del Síndrome Anarquista	46
4.2. Análisis de modelo	48
4.2.1. Puntos estacionarios para el Modelo propuesto	48
4.3. Modelo extendido	51
4.4. Análisis de la estrategia paliativa propuesta	52
4.4.1. Puntos estacionarios para el Modelo extendido	52
4.5. Búsqueda de los parámetros ρ y k óptimos	53
5. Resultados	55
5.1. Análisis numérico del modelo del síndrome anarquista	55
5.2. Simulaciones numéricas para el Modelo extendido	58
6. Conclusiones	62

Introducción

La división del trabajo es una de las principales características que define a las sociedades *eusociales* de insectos [5]. Esto es, sociedades con un nivel muy alto de organización. En muchas colonias himenópteras² normalmente solo la reina se reproduce. Trabajadores de estas sociedades no se aparean, por lo tanto pueden producir sólo machos que se desarrollan a partir de huevos no fertilizados. Normalmente todos los trabajadores dirigen su esfuerzo hacia el mantenimiento de la colonia y la crianza de los huevos de la reina. En abejas *Apis Mellifera*, la reina es normalmente la única hembra que se reproduce, responsable de la producción de machos y hembras. Menos del 1 % de machos producidos en colonias de abejas con reina, son resultado de la reproducción de trabajadoras. Si una colonia pierde su reina, las trabajadoras son capaces de activar sus ovarios y pueden poner huevos. Sin embargo, las abejas tienen un control poblacional muy estricto el cual es resultado de la evolución y del mantenimiento de la esterilidad en las abejas trabajadoras. Normalmente, las trabajadoras no ponen huevos, aunque en circunstancias extraordinarias llegan a hacerlo. La reproducción de abejas trabajadoras es normal en colonias sin reina, mientras que en colonias con reina es muy rara. La existencia del síndrome anarquista, es decir, cuando hay reproducción notable de las abejas trabajadoras en colonias regidas por una reina, da lugar a un fenómeno de control natural llamado “vigilancia del trabajador” [6]. La reproducción de trabajadoras en estas colonias anarquistas es mucho más grande que en colonias con reina.

²Traducido de *Hymenoptera*; grupo de insectos que poseen dos pares de alas membranosas como hormigas, avispas y abejas

LAS ABEJAS

El control de reproducción tan estricto que tienen las abejas, donde la reina es la única que produce hembras y machos, es debido a la existencia de varios tipos de mecanismos que mantienen la esterilidad en la colmena. Las características y efectividad de cada uno de estos mecanismos se presentarán a continuación, donde veremos además las razones por las cuales llegan a fallar y como consecuencia llevan a la reproducción exitosa de abejas trabajadoras.

1.1. Mecanismo de supresión de reproducción

1.1.1. Vigilancia de la trabajadora

Existe un mecanismo de control en la población que sirve para disminuir la tasa de nacimientos que no provienen de la reina. En especies poliandrosas¹, el único compromiso es con la reina que produce todos los machos [6]. En este sentido la “vigilancia del trabajador”² se define como; cualquier clase de comportamiento que previene que otras trabajadoras produzcan crías propias. Si este sistema es efectivo, el comportamiento colectivo de las trabajadoras tiene mayor poder sobre la reproducción individual, y con esto, se puede controlar el comportamiento reproductivo de la colmena. En general, la vigilancia³, puede ocurrir por medio de agresión física sobre las trabajadoras [6] que se reproducen o comiendo los huevos⁴ dejados por éstas, esto es, por oofagia. La vigilancia por vía de oofagia requiere de una señal que permita la distinción entre las huevos dejados por las trabajadoras y los huevos dejados por

¹Acto de apareamiento con multiples machos

²Traducido literalmente de “Worker policing”

³Policing

⁴*Oophagy*: Oofagia



Fig. 1.1. Abeja *A. mellifera*, también conocida como abeja doméstica. Especie de abejas usada para la modelación.

la reina. Esta señal se presenta en los huevos de la reina pero no en los de las trabajadoras. Es probable que esta señal sea producida por algún proceso estructural que este presente en reinas pero ausente en las trabajadoras. Si este no es el caso, la señal no puede ser tomada como una señal verdadera de un huevo dejado por la reina y deja el sistema de vigilancia vulnerable a la desestabilización por engaños de las trabajadoras [6].

1.1.2. Vigilancia de la Reina

En colonias con poca población, la reina puede usar dominio físico para prevenir la reproducción de las trabajadoras, pero este mecanismo es considerado poco probable en colonias de mayor población. Dado que incluso la más pequeña colonia de abejas, tiene alrededor de 6,000 trabajadoras [1] en promedio, colonias *A. mellifera* tienen diez veces ese número. Entonces para *Apis*⁵, la regulación de la reproducción es mediada feromonalmente y a través de interacciones trabajadora-trabajadora [1].

⁵*Apis mellifera*, especie usada para la modelación

1.1.3. Feromonas de la reina y de la cría

La presencia de la reina y la cría⁶ inhibe la reproducción de las trabajadoras. Para la especie de abejas *A.mellifera* una feromona desarrollada por la cría es la principal señal de inhibición para la activación de ovarios de las trabajadoras [1]. Las reinas también pueden inhibir la activación de los ovarios por medio de señales feromonales. Las señales de la reina han sido interpretadas como una forma de control de la reproducción [1]. Aunque también se han interpretado como señales de la auténtica fecundidad de la reina. Las trabajadoras usan las feromonas de la reina y de la cría como señales de que la colonia está regida por una reina, y basadas en esta información, las trabajadoras se abstienen de reproducirse e inhiben la reproducción de otras trabajadoras [1].

1.2. El síndrome de Abejas Anarquistas

El término anarquía, es usado en las sociedades para describir comportamiento que rompe con el orden social establecido y donde el control policial está ausente [6]. Este es un término adecuado para describir a aquellas colonias de insectos donde existen trabajadoras con ovarios activados, ya que esto indica un quiebre en el orden establecido. La anarquía sucede cuando las señales que tienen el propósito de que las trabajadoras se comporten estériles, fallan. Así como también cuando la vigilancia fracasa. La anarquía es reportada, porque se logra evidenciar que ha habido una producción exitosa de machos por las trabajadoras en la colmena [6]. Este éxito en la reproducción de los machos depende de dos cosas, en primer lugar, la respuesta a las señales feromonales producidas por la reina [6] (y la cría) debe fallar y por lo tanto los ovarios de las trabajadoras son activados. En segundo lugar, los huevos producidos por las trabajadoras deben evadir la vigilancia de las trabajadoras. La activación de los ovarios de las trabajadoras, en colonias regidas por reinas, sugiere algún daño en la recepción de las feromonas que se puede deber al tamaño de la colmena, ya que en colmenas de gran tamaño las feromonas no llegan a las abejas que se encuentran en la frontera.

⁶Huevo dejado por la reina

Si incluso los ovarios de una trabajadora son activados, los huevos dejados deben ser aceptados por las otras trabajadoras. El mecanismo primario [6] para inhibir la reproducción de las trabajadoras es; oofagia de los huevos de las trabajadoras. Los huevos que no tienen la marca “real” de la reina son rápidamente removidos por “trabajo policial”, esto sugiere que las abejas anarquistas marcan sus huevos con alguna señal que es lo suficientemente parecida a la marca “real” de la reina, que permite que los huevos no sean removidos y por lo tanto los huevos son criados [6]. Todas estas características indican un fallo general del sistema feromonal que normalmente inibe la reproducción de las trabajadoras en colonias con reina, posiblemente involucrando cambios en la producción de feromonas, la percepción de feromonas, o ambas.

1.2.1. Costo de la anarquía

Las abejas anarquistas reducen la productividad de la colonia [1]. La producción excesiva de machos es costosa para la colonia dado que los machos son caros de producir y no buscan ni producen recursos de algún tipo [1]. Las trabajadoras anarquistas pueden también disminuir el rendimiento de la colonia de otras maneras que se explicarán a continuación. Abejas anarquistas producen recursos pero si esta producción no es tan efectiva como la de las trabajadoras normales aún no es claro y hay evidencia de que las trabajadoras anarquistas tienen menor supervivencia que las abejas normales [1]. Aún así, las colonias parecen capaces de soportar una pequeña porción de trabajadoras anarquistas sin una gran reducción en la eficacia biológica⁷. Sin embargo, existe otro costo, cuando hay abejas anarquistas en la colmena se conduce la vigilancia de las trabajadoras. Las abejas trabajadoras que cumplen con esta función dejan de hacer otras actividades, sin embargo, ésta es una inversión de su esfuerzo que posteriormente se reedituará con la ausencia de machos que consumen recursos y no realizan ninguna producción de éstos. Igualmente esta inversión evita que se produzcan todavía más anarquistas.

⁷Fitness

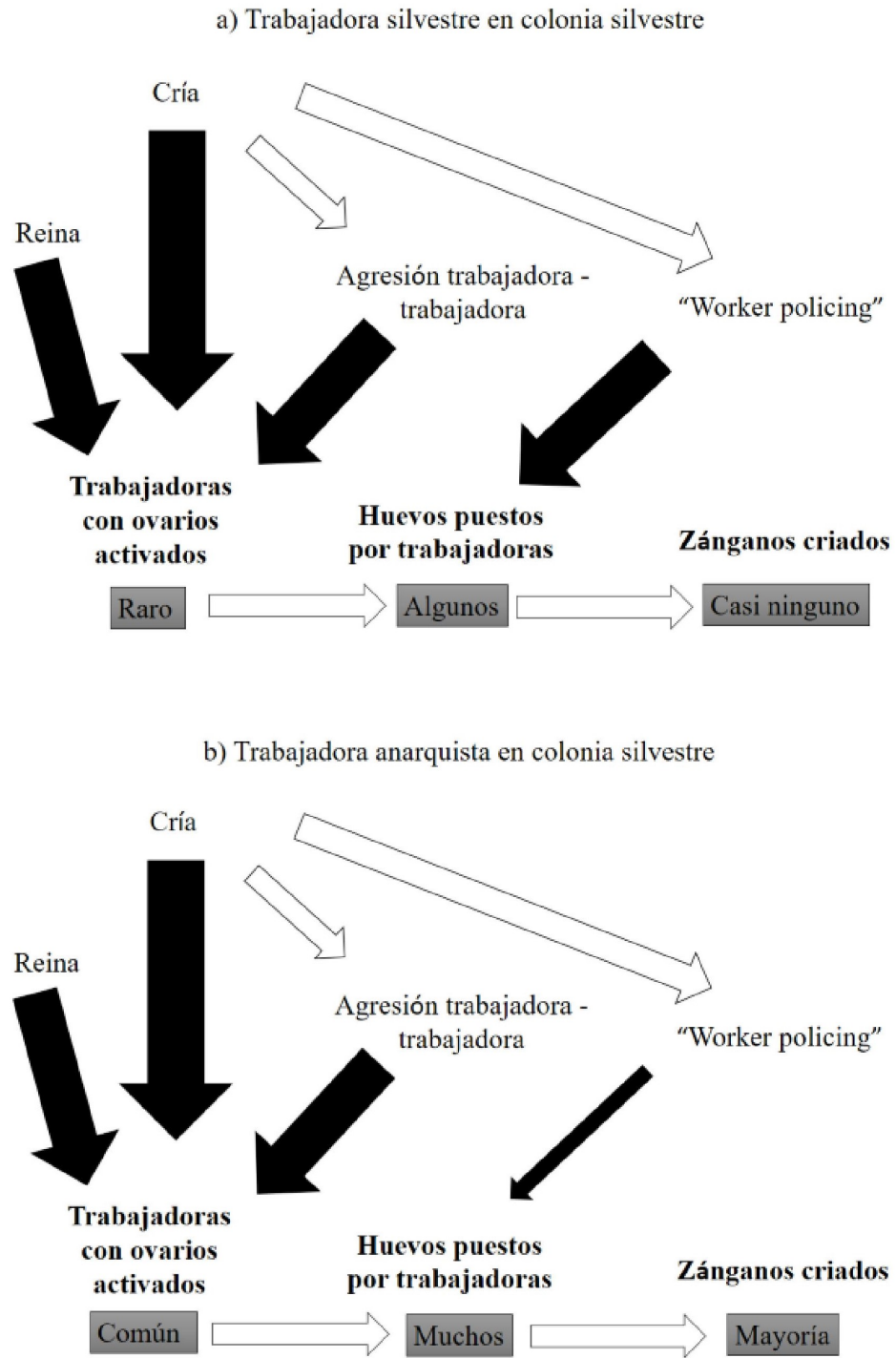


Fig. 1.2. Modelo descriptivo de la regulación reproductiva de trabajadoras silvestres (a) y anarquistas (b) en una colonia silvestre. Flechas blancas indican estímulos positivos y flechas negras indican estímulos negativos. El espesor de las flechas indican la fuerza de las interacciones.

1.2.2. ¿Como las abejas trabajadoras evaden la vigilancia?

Huevos dejados por las abejas anarquistas son más aceptables para las trabajadoras, presuntamente debido a que éstas falsifican las feromonas producidas que la reina deja en sus huevos [6]. Esto probablemente resulta de una mutación que permite a las trabajadoras anarquistas hacerse mas parecidas a la reina que las trabajadoras normales, con respecto a las secreciones de su glándula de Dufour [4].

Trabajadoras anarquistas activan sus ovarios en colonias con reina a pesar de las señales feromonales, porque ellas requieren mas altos niveles de feromonas larvales que las trabajadoras para que la activación de los ovarios sea prevenida [3]. Las abejas anarquistas realizan actividades normales de la colmena pero a un tiempo menor que las abejas trabajadoras, debido a que alimentan menos a la larvas, reduciendo la calidad general de las trabajadoras que emergen.

SISTEMAS DINÁMICOS

Un sistema dinámico es definido, de manera general como: cualquier sistema que evoluciona en el tiempo. Una red de comunicación es un sistema dinámico. Vehículos, robots y circuitos eléctricos son ejemplos sistemas dinámicos. Este concepto no se restringe a la ingeniería; dado que la economía, animales o plantas también son ejemplos de sistemas dinámicos.

Un concepto fundamental que describe el comportamiento de un sistema dinámico es el *estado del sistema*. Una propiedad deseable en el estado del sistema es que el estado actual determine de manera única todos los estados futuros (sólo válido para sistemas deterministas, no para sistemas estocásticos), es decir; si conocemos el estado actual del sistema y todas las entradas futuras, podemos predecir el futuro estado del sistema.

2.0.1. Ecuaciones diferenciales

Una ecuación diferencial es: una ecuación que involucra una variable dependiente y sus derivadas con respecto a una o más variables independientes [7]. Muchas de las leyes generales de la naturaleza encuentran su expresión más natural en el lenguaje de las ecuaciones diferenciales. Tenemos que si $y = f(x)$ es una función dada, entonces su derivada dy/dx puede ser interpretada como la tasa de cambio de y con respecto a x . En cualquier proceso natural, las variables involucradas y sus tasas de cambio se involucran por principios científicos básicos que rigen el proceso. Cuando esta conexión es expresada con el operador derivada, el resultado nos da una ecuación diferencial.

2.1. Ecuaciones de primer orden

2.1.1. Ecuaciones homogéneas

Generalmente, no es fácil resolver una ecuación diferencial de primer orden. Incluso la ecuación aparentemente simple

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

no puede ser resuelta en general, dado que no existen fórmulas para obtener su solución en todos los casos. Por otro lado, existen ciertos tipos de estándares que clasifican las ecuaciones de primer orden, en las cuales métodos sistemáticos de solución son viables. La ecuación diferencial estándar mas simple es la de variables separables:

$$\frac{dy}{dx} = g(x)h(y)$$

para resolver esta ecuación, solo debemos escribirla en la forma $dy/h(y) = g(x)dx$ e integrar:

$$\int \frac{dy}{h(y)} = \int g(x)dx$$

Una ecuación diferencial estándar es la ecuación homogénea. Una función $f(x, y)$ es llamada *homogénea de grado n* si:

$$f(tx, ty) = t^n f(x, y)$$

Esto significa que si x y y son remplazadas por tx y ty , el factor t^n queda fuera de la función resultante y el factor restante es la función original. La ecuación diferencial

$$M(x, y)dx + N(x, y)dy = 0$$

es *homogénea* si M y N son funciones homogéneas del mismo grado. Esta ecuación puede entonces ser escrita de la forma:

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y) \tag{2.1}$$

donde $f(x, y) = -M(x, y)/N(x, y)$ es homogénea de grado cero. El procedimiento para resolver esta clase de ecuaciones, se basa en el hecho de que siempre puede ser cambiada por una ecuación de variables separables con las sustitución $z = y/x$, independientemente de la forma de la función $f(x, y)$. Al hacer esta sustitución, y después de un poco de álgebra, llegamos a la forma separable de 2.1:

$$\frac{dz}{f(1, z) - z} = \frac{dx}{x}$$

de donde podemos encontrar la solución integrando y sustituyendo z por y/x .

2.1.2. Ecuaciones exactas

Si empezamos con la familia de curvas $f(x, y) = c$ entonces su ecuación diferencial puede ser escrita de la forma $df = 0$ o

$$\frac{\partial f}{\partial x} dx + \frac{\partial f}{\partial y} dy = 0$$

. Supongamos esta situación al revés, y que tenemos la ecuación diferencial

$$M(x, y)dx + N(x, y)dy = 0 \tag{2.2}$$

entonces existe una función $f(x, y)$ tal que:

$$\frac{\partial f}{\partial x} = M \quad \wedge \quad \frac{\partial f}{\partial y} = N$$

Por lo tanto la ecuación 2.2 puede ser escrita en la forma

$$\frac{\partial f}{\partial x} dx + \frac{\partial f}{\partial y} dy = 0$$

cuya solución general es $f(x, y) = c$.

En este caso, la expresión $Mdx + Ndy$ es una *diferencial exacta* y la ecuación 2.2 es una *ecuación diferencial exacta*. Para encontrar la solución de esta clase de ecuaciones primero; sabemos que las segundas derivadas parciales cruzadas de f son iguales:

$$\frac{\partial^2 f}{\partial y \partial x} = \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y}$$

la cual es una condición necesaria para saber si la ecuación diferencial es exacta, entonces

$$\frac{\partial M}{\partial y} = \frac{\partial N}{\partial x}$$

Ahora, integramos M respecto a x :

$$f = \int M dx + g(y)$$

donde $g(y)$ es la “constante de integración”, que tomamos como una función de y ya que debe desaparecer bajo la diferenciación con respecto a x . Esto reduce nuestro problema a sólo encontrar la función $g(y)$ que satisfaga $\partial f / \partial y = N$. Al derivar f respecto a y e igualando el resultado a N , tenemos

$$\frac{\partial}{\partial y} \int M dx + g'(y) = N$$

por lo tanto

$$\begin{aligned} g'(y) &= N - \frac{\partial}{\partial y} \int M dx \\ \Rightarrow g(y) &= \int \left(N - \frac{\partial}{\partial y} \int M dx \right) dy \end{aligned}$$

Finalmente:

$$f = \int M dx + \int \left(N - \frac{\partial}{\partial y} \int M dx \right) dy$$

2.1.3. Factor integrante

Si $M(x, y)dx + N(x, y)dy = 0$ no es exacta, bajo ciertas condiciones podemos encontrar una función $\mu(x, y)$ con la propiedad de que

$$\mu(Mdx + Ndy) = 0$$

sea exacta. Cualquier función $\mu(x, y)$ que actúe de esta manera, es llamada *factor integrante* de 2.2. Supongamos que 2.2 tiene un factor integrante μ :

$$\frac{\partial(\mu M)}{\partial y} = \frac{\partial(\mu N)}{\partial x}$$

desarrollando tenemos

$$\mu \frac{\partial M}{\partial y} + M \frac{\partial \mu}{\partial y} = \mu \frac{\partial N}{\partial x} + N \frac{\partial \mu}{\partial x}$$

$$\frac{1}{\mu} \left(N \frac{\partial \mu}{\partial x} - M \frac{\partial \mu}{\partial y} \right) = \frac{\partial M}{\partial y} - \frac{\partial N}{\partial x} \quad (2.3)$$

No necesitamos encontrar la solución general de 2.3 ya que cualquier solución particular servirá para nuestros propósitos. Supongamos, por ejemplo, que μ solo depende de x . Entonces $\partial \mu / \partial x = d\mu / dx$ y $\partial \mu / \partial y = 0$, por lo tanto 2.3 puede ser escrita de la forma

$$\frac{1}{\mu} \frac{d\mu}{dx} = \frac{\partial M / \partial y - \partial N / \partial x}{N} \quad (2.4)$$

Como el lado izquierdo de la ecuación depende solo de x , entonces el lado derecho también. Así definimos que

$$\frac{\partial M / \partial y - \partial N / \partial x}{N} = g(x)$$

y entonces 2.4

$$\begin{aligned} \frac{1}{\mu} \frac{d\mu}{dx} &= g(x) \\ \Rightarrow \frac{d(\log \mu)}{dx} &= g(x) \\ \Rightarrow \log \mu &= \int g(x) dx \end{aligned}$$

finalmente

$$\mu = e^{\int g(x) dx} \quad (2.5)$$

Por lo tanto 2.5 es una función μ que depende solo de x y satisface la ecuación 2.3, y por lo tanto es un factor integrante de 2.2.

2.1.4. Ecuaciones lineales

Otra clase de ecuaciones diferenciales, son las *ecuaciones lineales*, en las cuales la derivada de más alto orden es una función lineal del orden mas bajo de las derivadas. La ecuación general lineal de primer orden es

$$\frac{dy}{dx} = p(x)y + q(x)$$

la ecuación general lineal de segundo orden

$$\frac{d^2y}{dx^2} = p(x)\frac{dy}{dx} + q(x)y + r(x)$$

y así sucesivamente. Trabajaremos con la ecuación general lineal de primer orden, que podemos escribir de manera estándar

$$\frac{dy}{dx} + P(x)y = Q(x) \quad (2.6)$$

Observando que

$$\frac{d}{dx} \left(e^{\int P dx} y \right) = e^{\int P dx} \frac{dy}{dx} + y P e^{\int P dx} = e^{\int P dx} \left(\frac{dy}{dx} + P y \right) \quad (2.7)$$

podemos encontrar el método más simple para resolver 2.6, ya que al multiplicar 2.6 por $e^{\int P dx}$, tenemos

$$\frac{d}{dx} \left(e^{\int P dx} y \right) = Q e^{\int P dx}$$

y al integrar

$$e^{\int P dx} y = \int Q e^{\int P dx} dx + c$$

entonces

$$y = e^{-\int P dx} \left(\int Q e^{\int P dx} dx + c \right) \quad (2.8)$$

es la solución general de 2.6.

2.2. Ecuaciones de segundo orden

La forma general de una ecuación diferencial lineal de segundo orden es

$$\frac{d^2y}{dx^2} + P(x)\frac{dy}{dx} + Q(x)y = R(x)$$

también escrita como

$$y'' + P(x)y' + Q(x)y = R(x) \quad (2.9)$$

Como lo indica la notación, $P(x)$, $Q(x)$ y $R(x)$ dependen sólo de x o pueden ser una constante. En general 2.9 no puede ser resuelta explícitamente en términos de funciones

elementales ni en términos de integrales indicadas. Por lo tanto debemos asegurarnos que 2.9 tiene una solución

Teorema 2.1. [7] Sea $P(x), Q(x)$ y $R(x)$ funciones continuas en un intervalo cerrado $[a, b]$. Si x_0 es cualquier punto en $[a, b]$ y si y_0 y y'_0 son números cualesquiera, entonces la ecuación 2.9 tiene una y sólo una solución $y(x)$ en todo el intervalo tal que $y(x_0) = y_0$ y $y'(x_0) = y'_0$.

Bajo esta hipótesis en cualquier punto dado x_0 en $[a, b]$ podemos tomar arbitrariamente los valores de $y(x)$ y $y'(x)$, y entonces existirá precisamente una solución de 2.9 en $[a, b]$ que tome los valores tomados en el punto dado; o geoméricamente, 2.9 tiene una única solución en $[a, b]$ que pasa a través del punto especificado (x_0, y_0) con una pendiente específica y'_0 . Para fines prácticos en las discusiones a lo largo de esta sección, asumiremos que la hipótesis del Teorema 2.1 siempre es satisfecha.

El término $R(x)$, ha sido aislado de los otros y escrito a la derecha, porque no contiene la variable dependiente y o alguna de sus derivadas. Si $R(x)$ es idénticamente cero, entonces 2.9 es reducida a la *ecuación homogénea*

$$y'' + P(x)y' + Q(x)y = 0 \quad (2.10)$$

Si $R(x)$ no es idénticamente cero, entonces 2.9 es *no homogénea*. Bajo estas circunstancias llamaremos a 2.9 *ecuación completa*. Cuando tomamos $R(x) = 0$, llamaremos a 2.10 *ecuación reducida* asociada a 2.9.

Teorema 2.2. [7] Si y_g es la solución general de la ecuación reducida 2.10 y y_p es cualquier solución particular de la ecuación completa 2.9, entonces $y_p + y_g$ es la solución general de 2.9.

Lo primero que debemos ver en la ecuación 2.10 es que; $y(x) = 0$ para toda x siempre es solución, la cual llamaremos *solución trivial*. La estructura básica de las soluciones de 2.10 esta dada por el siguiente teorema.

Teorema 2.3. [7] Si $y_1(x)$ y $y_2(x)$ son dos soluciones de 2.10, entonces

$$c_1y_1(x) + c_2y_2(x) \quad (2.11)$$

es también solución para cualesquiera c_1 y c_2 .

Las soluciones 2.11 son llamadas *combinaciones lineales* de las soluciones $y_1(x)$ y $y_2(x)$. Usando esta terminología, podemos reescribir el Teorema 2.3 como: *cualquier combinación lineal de dos soluciones de la ecuación homogénea 2.10, es también una solución.*

2.2.1. Solución general de la ecuación homogénea

Si dos funciones $f(x)$ y $g(x)$ están definidas en el intervalo $[a, b]$ y una es un múltiplo constante de la otra, entonces son *linealmente dependientes* en $[a, b]$. De otra manera, si una no es múltiplo constante de la otra, son llamadas *linealmente independientes*.

Teorema 2.4. [7] *Sea $y_1(x)$ y $y_2(x)$ soluciones linealmente independientes de la ecuación homogénea 2.10 en el intervalo $[a, b]$. Entonces 2.11 es la solución general de la ecuación 2.10 en $[a, b]$, esto es, que cada solución de 2.10 en este intervalo puede ser obtenida de 2.11 por una elección adecuada de las constantes c_1 y c_2 .*

Sea $y(x)$ alguna solución de 2.10 en $[a, b]$. Debemos demostrar que las constantes c_1 y c_2 pueden ser encontradas para

$$y(x) = c_1 y_1(x) + c_2 y_2(x)$$

para todo x en $[a, b]$. Por el Teorema 2.1, una solución de 2.10 en $[a, b]$ esta completamente definida por; su valor y el valor de su derivada en un punto. Dado que $c_1 y_1(x) + c_2 y_2(x)$ y $y(x)$ son ambas soluciones de 2.10 en $[a, b]$, podemos demostrar que para algún punto x_0 en $[a, b]$ es posible encontrar c_1 y c_2 tales que

$$c_1 y_1(x_0) + c_2 y_2(x_0) = y(x_0) \quad \wedge \quad c_1 y_1'(x_0) + c_2 y_2'(x_0) = y'(x_0)$$

Para que el sistema tenga solución, basta que el determinante

$$\begin{vmatrix} y_1(x_0) & y_2(x_0) \\ y_1'(x_0) & y_2'(x_0) \end{vmatrix} = y_1(x_0)y_2'(x_0) - y_2(x_0)y_1'(x_0) \quad (2.12)$$

tenga un valor diferente de cero. Esto nos lleva a investigar la función de x definida por

$$W(y_1, y_2) = y_1 y_2' - y_2 y_1'$$

la cual es conocida como *Wronskiano* de y_1 y y_2 .

Lema 2.5. [7] Si $y_1(x)$ y $y_2(x)$ son soluciones de la ecuación 2.10 en $[a, b]$, entonces su Wronskiano es idénticamente cero o nunca es cero en $[a, b]$.

Lema 2.6. [7] Si $y_1(x)$ y $y_2(x)$ son soluciones de la ecuación 2.10 en $[a, b]$, entonces son linealmente dependientes en este intervalo si y sólo si su Wronskiano es idénticamente cero.

Con el Lema 2.6, vemos que solo basta calcular el Wronskiano de las soluciones para conocer si éstas son linealmente independientes.

2.2.2. Uso de una función conocida para encontrar otra

Hemos visto que es fácil escribir la solución general de la ecuación homogénea

$$y'' + P(x)y' + Q(x)y = 0$$

cuando conocemos dos soluciones linealmente independientes $y_1(x)$ y $y_2(x)$. Pero desafortunadamente no existe un método general para encontrar estas soluciones. Sin embargo existe un procedimiento para encontrar $y_2(x)$ si conocemos $y_1(x)$. Para el desarrollo de este procedimiento, asumimos que $y_1(x)$ es una solución conocida de 2.10, entonces $cy_1(x)$ es también una solución para cualquier constante c . La idea básica de este método es sustituir c por una función $v(x)$, de forma que $y_2(x) = vy_1(x)$. Asumimos entonces que $y_2(x) = vy_1(x)$ es solución de 2.10, entonces

$$y_2'' + Py_2' + Qy_2 = 0 \tag{2.13}$$

Ahora procederemos a encontrar la función $v(x)$. Sustituyendo $y_2 = vy_1$ y las expresiones $y_2' = vy_1' + v'y_1$ y $y_2'' = vy_1'' + 2v'y_1' + v''y_1$ en 2.13, obtenemos

$$v(y_1'' + Py_1' + Qy_1) + v''y_1 + v'(2y_1' + Py_1) = 0$$

como y_1 es solución de 2.10, se reduce a

$$\frac{v''}{v'} = -2\frac{y_1'}{y_1} - P$$

integrando

$$\log v' = -2\log y_1 - \int P dx$$

y finalmente

$$v(x) = \int \frac{1}{y_1^2} e^{-\int P dx} dx \quad (2.14)$$

Así, con la ecuación 2.14 podemos encontrar y_2 y por lo tanto la solución general de 2.10.

2.2.3. Ecuaciones homogéneas con coeficientes constantes

Para el caso particular donde $P(x)$ y $Q(x)$ son constantes p y q respectivamente:

$$y'' + py' + qy = 0 \quad (2.15)$$

podemos considerar como solución

$$y = e^{mx} \quad (2.16)$$

ya que 2.16 tiene la propiedad de que todas sus derivadas son todas múltiplos constantes de ella misma. Como $y' = me^{mx}$ y $y'' = m^2e^{mx}$, al sustituir en 2.15

$$e^{mt}(m^2 + pm + q) = 0$$

y como e^{mt} nunca es cero, entonces m debe satisfacer

$$m^2 + pm + q = 0$$

Las dos raíces m_1 y m_2 , que son los valores de m para los cuales 2.16 es solución de 2.15, son dados por la ecuación cuadrática

$$m_1, m_2 = \frac{-p \pm \sqrt{p^2 - 4q}}{2}$$

2.2.4. Método de variación de parámetros

Ahora vamos a desarrollar un método que siempre funciona para encontrar la solución de la ecuación completa 2.9, utilizando solamente la solución de la ecuación homogénea. Supongamos que tenemos la solución general de 2.10

$$y(x) = c_1 y_1(x) + c_2 y_2(x)$$

Remplazamos las constantes c_1 y c_2 por funciones desconocidas $v_1(x)$ y $v_2(x)$ y buscamos $v_1(x)$ y $v_2(x)$ de forma que

$$y = v_1 y_1 + v_2 y_2 \tag{2.17}$$

sea solución de 2.10. Con dos funciones desconocidas, es necesario dos ecuaciones que las relacionen. Obtenemos una de ellas al pedir que 2.17 sea solución de 2.10. Empezamos derivando 2.17

$$y' = (v_1 y_1' + v_2 y_2') + (v_1' y_1 + v_2' y_2)$$

con la condición de que $v_1' y_1 + v_2' y_2 = 0$, tenemos:

$$y' = v_1 y_1' + v_2 y_2'$$

entonces

$$y'' = v_1 y_1'' + v_1' y_1' + v_2 y_2'' + v_2' y_2'$$

Al sustituir 2.17, y las condiciones anteriores en 2.9, obtenemos:

$$v_1(y'' + P y_1' + Q y_1) + v_2(y_2'' + P y_2' + Q y_2) + v_1' y_1' + v_2' y_2' = R(x)$$

pero como y_1 y y_2 son soluciones de 2.10, los dos términos en paréntesis desaparecen, por lo tanto

$$v_1' y_1' + v_2' y_2' = R(x)$$

Así, llegamos a las dos ecuaciones necesarias que relacionan las funciones v_1 y v_2 :

$$v_1' y_1 + v_2' y_2 = 0 \quad \wedge \quad v_1' y_1' + v_2' y_2' = R(x)$$

Las cuales podemos resolver proponiendo

$$v'_1 = \frac{-y_2 R(x)}{W(y_1, y_2)} \quad \wedge \quad v'_2 = \frac{y_1 R(x)}{W(y_1, y_2)}$$

al integrar

$$v_1 = \int \frac{-y_2 R(x)}{W(y_1, y_2)} dx \quad \wedge \quad v_2 = \int \frac{y_1 R(x)}{W(y_1, y_2)} dx$$

entonces

$$y = y_1 \int \frac{-y_2 R(x)}{W(y_1, y_2)} dx + y_2 \int \frac{y_1 R(x)}{W(y_1, y_2)} dx$$

es la solución particular de la ecuación completa 2.9.

2.3. Sistemas de ecuaciones de primer orden

Si $y_1(x), y_2(x), \dots, y_n(x)$ son funciones desconocidas que dependen sólo de la variable x , entonces el sistema general de más interés es aquel donde sus derivadas $y'_1(x), y'_2(x), \dots, y'_n(x)$ son explícitamente funciones de x y de $y_1(x), y_2(x), \dots, y_n(x)$:

$$\left\{ \begin{array}{l} y'_1 = f_1(x, y_1, y_2, \dots, y_n) \\ y'_2 = f_2(x, y_1, y_2, \dots, y_n) \\ \dots \\ \dots \\ y'_n = f_n(x, y_1, y_2, \dots, y_n) \end{array} \right. \quad (2.18)$$

Una razón matemática para estudiar sistemas es que la ecuación de orden n

$$y^{(n)} = f(x, y, y', \dots, y^{(n-1)}) \quad (2.19)$$

puede siempre ser considerada como un caso especial de 2.18. Para ver esto, ponemos

$$y_1 = y, \quad y_2 = y', \quad \dots, \quad y_n = y^{(n-1)} \quad (2.20)$$

y vemos que 2.19 es equivalente al sistema

$$\begin{cases} y'_1 = y_2 \\ y'_2 = y_3 \\ \dots \\ \dots \\ y'_n = f(x, y_1, y_2, \dots, y_n) \end{cases} \quad (2.21)$$

El cual es un caso especial de 2.18. Que 2.19 y 2.21 sean equivalentes, quiere decir que: si $y(x)$ es una solución de la ecuación 2.19, entonces las funciones $y_1(x), y_2(x), \dots, y_n(x)$ definidas por 2.20 satisfacen 2.21; e inversamente, si $y_1(x), y_2(x), \dots, y_n(x)$ satisfacen 2.21, entonces $y(x) = y_1(x)$ es una solución de 2.19. Si un punto fijo $x = x_0$ es elegido y los valores de las funciones desconocidas

$$y_1(x_0) = a_1, \quad y_2(x_0) = a_2, \quad \dots, \quad y_n(x_0) = a_n \quad (2.22)$$

son asignados arbitrariamente de forma que las funciones f_1, f_2, \dots, f_n estén definidas, entonces 2.18 da los valores de las derivadas $y'_1(x_0), y'_2(x_0), \dots, y'_n(x_0)$.

Teorema 2.7. [7] Sean las funciones f_1, f_2, \dots, f_n y las derivadas parciales $\partial f_1/\partial y_1, \dots, \partial f_1/\partial y_n, \dots, \partial f_n/\partial y_1, \dots, \partial f_n/\partial y_n$ continuas en una región R del espacio $(x, y_1, y_2, \dots, y_n)$. Si $(x_0, a_1, a_2, \dots, a_n)$ es un punto interior de R , entonces el sistema 2.18 tiene una única solución $y_1(x), y_2(x), \dots, y_n(x)$ que satisface las condiciones iniciales 2.22.

Además, el Teorema 2.7 incluye como un caso especial, el siguiente Teorema correspondiente a la ecuación 2.19.

Teorema 2.8. [7] Si la función f y sus derivadas parciales $\partial f/\partial y, \partial f/\partial y', \dots, \partial f/\partial y^{(n-1)}$ son continuas en una región R del espacio $(x, y, y', \dots, y^{(n-1)})$. Si $(x_0, a_1, a_2, \dots, a_n)$ es un punto interior de R , entonces la ecuación 2.19 tiene una única solución $y(x)$ que satisface las condiciones iniciales $y(x_0) = a_1, y'(x_0) = a_2, \dots, y^{(n-1)}(x_0) = a_n$.

2.3.1. Sistemas lineales

Ahora estudiaremos *sistemas lineales* de la forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_1(t)x + b_1(t)y + f_1(t) \\ \frac{dy}{dt} = a_2(t)x + b_2(t)y + f_2(t) \end{cases} \quad (2.23)$$

Si $f_1(x)$ y $f_2(x)$ son idénticamente cero, entonces el sistema 2.23 es llamado *homogéneo*; de lo contrario es llamado *no homogéneo*. Escribiremos la solución en la forma

$$\begin{cases} x = x(t) \\ y = y(t) \end{cases} \quad (2.24)$$

Teorema 2.9. [7] Si t_0 es cualquier punto en el intervalo $[a, b]$ y si x_0 y y_0 son números cualesquiera, entonces 2.23 tiene una y sólo una solución

$$\begin{cases} x = x(t) \\ y = y(t) \end{cases}$$

válida en todo $[a, b]$, tal que $x(t_0) = x_0$ y $y(t_0) = y_0$.

Ahora estudiaremos la estructura de las soluciones del sistema homogéneo obtenido de 2.23

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_1(t)x + b_1(t)y \\ \frac{dy}{dt} = a_2(t)x + b_2(t)y \end{cases} \quad (2.25)$$

Es claro que la *solución trivial* satisface la ecuación 2.25, donde $x(t) = y(t) = 0$. Nuestra herramienta para la construcción de soluciones no triviales es el siguiente Teorema.

Teorema 2.10. [7] Si el sistema homogéneo 2.25 tiene dos soluciones

$$\begin{cases} x = x_1(t) \\ y = y_1(t) \end{cases} \quad \wedge \quad \begin{cases} x = x_2(t) \\ y = y_2(t) \end{cases} \quad (2.26)$$

en $[a, b]$, entonces

$$\begin{cases} x = c_1x_1(t) + c_2x_2(t) \\ y = c_1y_1(t) + c_2y_2(t) \end{cases} \quad (2.27)$$

es también una solución en $[a, b]$ para cualesquiera c_1 y c_2 .

Por lo tanto, cualquier combinación lineal de las soluciones del sistema homogéneo 2.25 es también una solución.

Por el Teorema 2.9, 2.27 es la solución general si las constantes c_1 y c_2 pueden ser elegidas para que satisfagan las condiciones arbitrarias $x(t_0) = x_0$ y $y(t_0) = y_0$ en un punto arbitrario t_0 en $[a, b]$, o equivalentemente, si el sistema de ecuaciones algebraicas lineales

$$\begin{cases} x_0 = c_1 x_1(t_0) + c_2 x_2(t_0) \\ y_0 = c_1 y_1(t_0) + c_2 y_2(t_0) \end{cases}$$

con c_1 y c_2 desconocidas puede ser resuelto para cada t_0 en $[a, b]$ y para todo par de números x_0 y y_0 . Esto es posible siempre que el Wronskiano de las soluciones 2.26 no sea cero en el intervalo $[a, b]$.

Teorema 2.11. [7] *Si las dos soluciones 2.26 del sistema homogéneo 2.25 tiene un Wronskiano $W(x)$ que no es cero en $[a, b]$, entonces 2.27 es la solución general de 2.25 en ese intervalo.*

Vemos que si el Wronskiano de las dos soluciones es cero o no, no depende de la elección de t . Formalmente dicho, tenemos

Teorema 2.12. [7] *Si $W(t)$ es el Wronskiano de las dos soluciones 2.26 del sistema homogéneo 2.25, entonces $W(x)$ es idénticamente cero o no es cero en ninguna parte de $[a, b]$.*

El Teorema 2.11 proporciona un medio adecuado para verificar que 2.27 es la solución general de 2.25: debemos demostrar que el Wronskiano de 2.26 no desaparece. Las dos soluciones 2.26 son llamadas *linealmente dependientes* en $[a, b]$, si una es un múltiplo constante de la otra, en el sentido que

$$\begin{cases} x_1 = kx_2(t) \\ y_1 = ky_2(t) \end{cases} \quad \vee \quad \begin{cases} x_2 = kx_1(t) \\ y_2 = ky_1(t) \end{cases}$$

para alguna constante k y todo t en $[a, b]$, y *linealmente independiente* si ninguno es múltiplo constante del otro.

Teorema 2.13. [7] *Si las dos soluciones 2.26 del sistema homogéneo 2.25 son linealmente independientes en $[a, b]$, entonces 2.27 es la solución general de 2.25 en este intervalo.*

Generalmente basta con una simple inspección para decidir si las dos soluciones de 2.25 son linealmente independientes o no.

Teorema 2.14. [7] *Si las dos soluciones 2.26 del sistema homogéneo 2.25 son linealmente independientes en $[a, b]$, y si*

$$\begin{cases} x = x_p(t) \\ y = y_p(t) \end{cases}$$

es una solución particular de 2.23 en este intervalo, entonces

$$\begin{cases} x = c_1x_1(t) + c_2x_2(t) + x_p(t) \\ y = c_1y_1(t) + c_2y_2(t) + y_p(t) \end{cases}$$

es la solución general de 2.23 en $[a, b]$.

Desafortunadamente, no existe un método general para resolver estos sistemas de ecuaciones lineales. Pero para el caso particular donde $a_1(t), a_2(t)$ y $b_1(t), b_2(t)$ son constantes, es posible resolver el sistema.

2.3.2. Sistemas lineales homogéneos con coeficientes constanste

Podemos ahora, dar una solución explícita del sistema simple

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_1x + b_1y \\ \frac{dy}{dt} = a_2x + b_2y \end{cases} \quad (2.28)$$

donde a_1, a_2, b_1 y b_2 son constantes dadas. Tenemos que la función exponencial tiene la propiedad de que sus derivadas son múltiplos contantes de ella misma, entonces es viable buscar soluciones de 2.28 de la forma

$$\begin{cases} x = Ae^{mt} \\ y = Be^{mt} \end{cases} \quad (2.29)$$

Si sustituimos 2.29 en 2.28 y dividimos entre e^{mt} , llegamos al sistema lineal algebraico

$$\begin{cases} (a_1 - m)A + b_1B = 0 \\ a_2A + (b_2 - m)B = 0 \end{cases} \quad (2.30)$$

donde A y B son desconocidas. Sabemos que 2.30 tiene soluciones no triviales, si su determinante es cero:

$$\begin{vmatrix} a_1 - m & b_1 \\ a_2 & b_2 - m \end{vmatrix} = 0$$

Al desarrollar el determinante, llegamos a la ecuación cuadrática

$$m^2 - (a_1 + b_2)m + (a_1b_2 - a_2b_1) = 0 \quad (2.31)$$

Por otro lado, podemos escribir el sistema 2.28 de manera matricial, esto es:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & b_1 \\ a_2 & b_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Definimos

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & b_1 \\ a_2 & b_2 \end{pmatrix}$$

De donde podemos calcular los *valores propios* de la matriz A , definidos por las raíces de la *ecuación característica*

$$\det(A - \lambda I) = \begin{vmatrix} a_1 - \lambda & b_1 \\ a_2 & b_2 - \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 - (a_1 + b_2)\lambda + (a_1b_2 - a_2b_1) = 0$$

Donde I es la matriz identidad. Vemos que la ecuación característica es la misma que 2.31, por lo tanto los valores propios λ de la matriz A , son los mismo que las raíces m de 2.31. Entonces al escribir el sistema de manera matricial, es posible llegar a los valores de m buscados, calculando los valores propios de A .

Haciendo uso de esta notación podemos encontrar A y B al calcular los *vectores propios* correspondientes a cada valor propio de A . Tenemos que si λ_1 es un valor propio de A , entonces su vector propio $\vec{\xi}_1$ esta definido como

$$\vec{\xi}_1 = \begin{pmatrix} A_1 \\ B_1 \end{pmatrix}$$

tal que

$$\begin{pmatrix} a_1 & b_1 \\ a_2 & b_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} A_1 \\ B_1 \end{pmatrix} = \lambda_1 \begin{pmatrix} A_1 \\ B_1 \end{pmatrix}$$

Por lo tanto la solución de 2.28 es:

$$\vec{z} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = k_1 e^{\lambda_1 t} \begin{pmatrix} A_1 \\ B_1 \end{pmatrix} + k_2 e^{\lambda_2 t} \begin{pmatrix} A_2 \\ B_2 \end{pmatrix}$$

donde λ_1 y λ_2 son las raíces del polinomio característico. Es posible escribir la solución, de manera equivalente, como:

$$\begin{cases} x = A_1 e^{\lambda_1 t} + A_2 e^{\lambda_2 t} \\ y = B_1 e^{\lambda_1 t} + B_2 e^{\lambda_2 t} \end{cases}$$

2.4. Ecuaciones no lineales

En esta sección estudiaremos las ecuaciones no lineales de segundo orden, de la forma

$$\frac{dx^2}{dt^2} = f\left(x, \frac{dx}{dt}\right) \quad (2.32)$$

Los valores de x y dx/dt que caracterizan en cada instante el estado del sistema son llamados *fases* y el plano generado por x y dx/dt es llamado *espacio fase*. Si introducimos la variable $y = dx/dt$ 2.32 puede ser remplazada por un sistema equivalente

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y \\ \frac{dy}{dt} = f(x, y) \end{cases} \quad (2.33)$$

Cuando t se toma como un parámetro, en general, una solución de 2.33 es un par de funciones $x(t)$ y $y(t)$ que definen una curva en el plano xy . Buscaremos la imagen total generada por estas curvas en el espacio fase. Más generalmente, estudiaremos sistemas de la forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) \end{cases} \quad (2.34)$$

donde F y G son continuas, así como sus derivadas parciales, en el plano. Un sistema de este tipo, en donde la variable independiente t no aparece explícitamente en F y G se llama *autónomo*. Sabemos por el Teorema 2.7 que si t_0 es cualquier número y (x_0, y_0) es cualquier punto en el espacio fase, existe una única solución

$$\begin{cases} x = x(t) \\ y = y(t) \end{cases} \quad (2.35)$$

de 2.34 tal que $x(t_0) = x_0$ y $y(t_0) = y_0$. Si $x(t)$ y $y(t)$ no son funciones constantes, entonces 2.35 define una curva en el espacio fase llamada *trayectoria* del sistema. Vemos que si 2.35 es una solución de 2.34, entonces

$$\begin{cases} x = x(t + c) \\ y = y(t + c) \end{cases} \quad (2.36)$$

es también una solución para una c constante cualquiera. Por lo tanto cada trayectoria esta representada por varias soluciones, que difieren entre sí solo por la traslación del parámetro. También, cualquier trayectoria a través del punto (x_0, y_0) debe corresponder a una solución de la forma 2.36. Entonces, como máximo, una trayectoria pasa por cada punto del espacio fase. Además la dirección de crecimiento de t a través de una trayectoria dada, es la misma para todas las soluciones que representa la trayectoria. Una trayectoria es entonces, una *curva dirigida*. En nuestras imagenes usaremos flechas para indicar la dirección en que la ruta es trazada a medida que t aumenta.

En general la trayectoria de 2.34 cubre por completo el espacio fase y no interseca con otra. Las únicas excepciones ocurren en el punto (x_0, y_0) donde ambas funciones F y G desaparecen

$$F(x_0, y_0) = 0 \quad \wedge \quad G(x_0, y_0) = 0$$

Estos puntos son llamados *puntos críticos*.

Para obtener una interpretación física de los puntos críticos, consideremos la sistema autónomo espacial 2.33 que viene de la ecuación dinámica 2.32. En este caso un punto crítico es el punto $(x_0, 0)$ en el cual $y = 0$ y $f(x_0, 0) = 0$, es decir, corresponde al estado donde dx/dt

y $dy/dt = d^2x/dt^2$ desaparecen. El sistema general autónomo 2.34 no deber venir necesariamente de alguna ecuación dinámica de la forma 2.32. Consideremos el campo vectorial bidimensional definido por

$$V(x, y) = F(x, y)i + G(x, y)j$$

donde un punto cualquiera $P = (x, y)$ tiene una componente horizontal $F(x, y)$ y una componente vertical $G(x, y)$. Dado que $dx/dt = F$ y $dy/dt = G$, este vector es tangente a la trayectoria donde esta P y apunta en la dirección de incremento de t . Si interpretamos t como el tiempo, entonces $V(x, y)$ puede ser interpretado como el vector de velocidad de una partícula moviéndose a lo largo de la trayectoria. Podemos también imaginar que el espacio fase esta lleno de partículas, y que cada trayectoria es el riel donde las partículas se mueven y son precedidas y seguidas por más partículas. Es posible describir esta situación como un *movimiento de fluido* bidimensional; y dado que el sistema 2.34 es autónomo, lo cual quiere decir que V en algún punto fijo (x, y) , no cambia con el tiempo, el movimiento del fluido es *estacionario*. Como en general las ecuaciones no lineales y los sistemas no lineales no tienen solución analítica, es importante descubrir todo lo posible acerca del espacio fase directamente de las funciones F y G .

2.4.1. Linealización

Para describir el comportamiento de las soluciones cerca del equilibrio, introducimos el proceso de linealización. Si (x_0, y_0) es un punto de equilibrio del sistema de ecuaciones

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

definimos $x^* = x - x_0$ y $y^* = y - y_0$, de modo que en términos de éstas variables el sistema sea:

$$\begin{aligned} \frac{d(x^* + x_0)}{dt} &= f(x^* + x_0, y^* + y_0) \\ \frac{d(y^* + y_0)}{dt} &= g(x^* + x_0, y^* + y_0) \end{aligned}$$

entonces:

$$\frac{d(x^*)}{dt} = f(x^* + x_0, y^* + y_0) \quad (2.37)$$

$$\frac{d(y^*)}{dt} = g(x^* + x_0, y^* + y_0) \quad (2.38)$$

Al expandir en serie de Taylor $\frac{dx^*}{dt}$ al rededor de (x_0, y_0) tenemos como resultado:

$$\frac{dx^*}{dt} \approx f(x_0, y_0) + \frac{\partial f}{\partial x}(x^*) + \frac{\partial f}{\partial y}(y^*)$$

haciendo la misma expansión para $\frac{dy^*}{dt}$, podemos expresar el sistema linealizado como:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(x_0, y_0)} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix}$$

2.4.2. Análisis de estabilidad para sistemas no lineales

Hemos visto que es posible linealizar un sistema de la forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_1x + b_1y + f(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = a_2x + b_2y + g(x, y) \end{cases} \quad (2.39)$$

para obtener el sistema linealizado

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_1x + b_1y \\ \frac{dy}{dt} = a_2x + b_2y \end{cases} \quad (2.40)$$

Así, podemos hacer un análisis de la estabilidad en el sistema lineal, y por lo tanto, conocer el comportamiento del punto crítico en el sistema no linealizado. Ya que el comportamiento obtenido del sistema lineal es el mismo para el sistema no lineal.

Tipos de puntos críticos y estabilidad

Consideremos el siguiente sistema autónomo

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = F(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = G(x, y) \end{cases} \quad (2.41)$$

Un estado estable de un sistema físico simple, corresponde a un punto de equilibrio (o punto crítico) en el espacio fase. Esto sugiere de manera general que, una pequeña perturbación en el punto de equilibrio inestable conduce a una salida de ese punto, mientras que el caso opuesto sugiere un punto de equilibrio estable. Formulando estas ideas de una manera más precisa decimos que; un punto crítico aislado del sistema 2.41, será *estable* si para cada número positivo $r \leq R$ tal que para cada trayectoria que este en el círculo $x^2 + y^2 = r^2$ para algún $t = t_0$, permanece dentro del círculo $x^2 + y^2 = R^2$ para toda $t > t_0$. En términos generales, un punto crítico es estable si todas las trayectorias que se acercan suficientemente al punto, permanecen cerca del punto. Además, nuestro punto crítico es *asintóticamente estable* si es estable y existe un círculo $x^2 + y^2 = r_0$ tal que cada trayectoria que este dentro del círculo para algún $t = t_0$, se aproxima al origen cuando $t \rightarrow \infty$. Finalmente, si un punto crítico no es estable, es llamado *inestable*.

Asumimos que las funciones F y G son continuas y tienen derivadas parciales continuas en el plano xy . El punto crítico de 2.41 puede ser encontrado, al menos en principio, resolviendo simultáneamente $F(x, y) = 0$ y $G(x, y) = 0$. Las trayectorias de 2.41 son soluciones de

$$\frac{dx}{dy} = \frac{F(x, y)}{G(x, y)} \quad (2.42)$$

A través de cualquier punto (x_c, y_c) existe una única trayectoria excepto para el punto crítico (x_0, y_0) donde $F(x_0, y_0) = G(x_0, y_0) = 0$. Si $x \rightarrow x - x_0$ y $y \rightarrow y - y_0$; entonces $(0, 0)$ es un punto singular de la ecuación transformada. Por lo tanto, sin pérdida de generalidad consideraremos que 2.42 tiene un punto crítico en el origen; esto es,

$$F(x, y) = G(x, y) = 0 \quad \Rightarrow \quad x = 0, y = 0 \quad (2.43)$$

Al linealizar el sistema 2.42 al rededor de $(0, 0)$, tenemos

$$\frac{dx}{dy} = \frac{ax + by}{cx + dy}, \quad B = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial x} & \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{\partial G}{\partial x} & \frac{\partial G}{\partial y} \end{pmatrix}_{(0,0)} \quad (2.44)$$

La forma lineal es equivalente al sistema

$$\frac{dx}{dt} = ax + by, \quad \frac{dy}{dt} = cx + dy \quad (2.45)$$

Las soluciones de 2.45 dan las formas paramétricas de las trayectorias; t es el parámetro paramétrico.

Sean λ_1 y λ_2 los valores propios de B definida en 2.44, entonces las soluciones de 2.45 son

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c_1 \vec{\xi}_1 e^{\lambda_1 t} + c_2 \vec{\xi}_2 e^{\lambda_2 t} \quad (2.46)$$

donde c_1 y c_2 son constantes arbitrarias y $\vec{\xi}_1, \vec{\xi}_2$ son los vectores propios de B correspondientes a λ_1 y λ_2 respectivamente.

Tipos de puntos críticos en el espacio fase

Caso 1

Para el caso donde λ_1 y λ_2 son reales y distintos:

1. λ_1 y λ_2 tienen el mismo signo. Supongamos que $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$. Entonces, de 2.46, por ejemplo, para $c_2 = 0$, $c_1 \neq 0$,

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c_1 \vec{\xi}_1 e^{\lambda_1 t}$$

entonces la solución en el espacio fase simplemente se mueve a través de $\vec{\xi}_1$ hacia el origen cuando $t \rightarrow \infty$ en la dirección mostrada en la Figura 2.1.

De 2.46 toda solución tiende a $(0, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$ con $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$, tenemos

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \sim c_1 \vec{\xi}_1 e^{\lambda_1 t}$$

cuando $t \rightarrow \infty$.

Entonces, suficientemente cerca del origen todas las soluciones tienden a 0 a lo largo de $\vec{\xi}_1$. Este es llamado un *nodo* (Tipo 1). Con $\lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$ es un nodo estable dado que todas las trayectorias tienden a $(0, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$. Si $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$ es un nodo inestable; aquí $(x, y) \rightarrow (0, 0)$ cuando $t \rightarrow -\infty$.

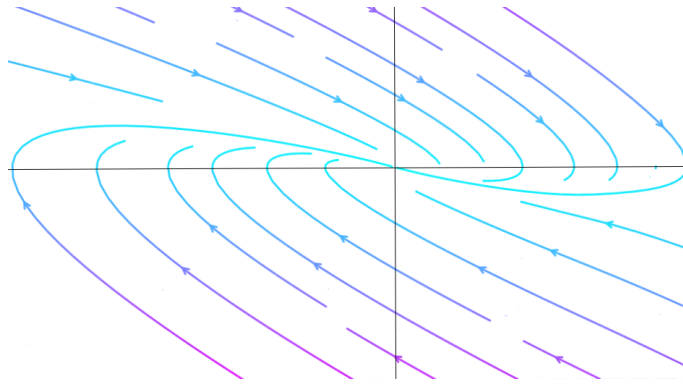


Fig. 2.1. Nodo (Tipo 1).

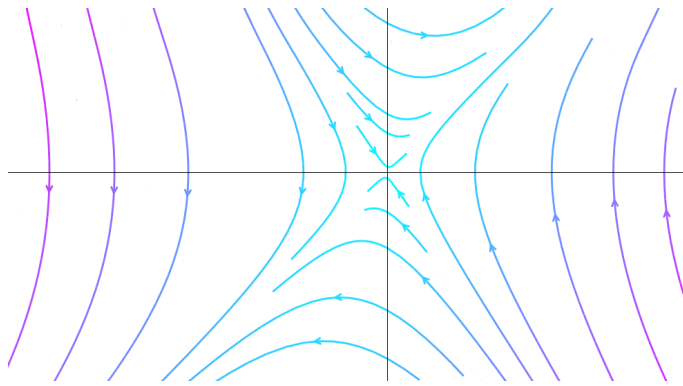


Fig. 2.2. Punto silla.

2. Cuando λ_1 y λ_2 tienen signos diferentes, supongamos, por ejemplo, $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ entonces $\vec{\xi}_1 e^{\lambda_1 t} \rightarrow 0$ a través de $\vec{\xi}_1$ cuando $t \rightarrow \infty$ mientras que $\vec{\xi}_2 e^{\lambda_2 t} \rightarrow 0$ a través de $\vec{\xi}_2$ cuando $t \rightarrow -\infty$. Hay entonces, diferentes direcciones en $\vec{\xi}_1$ y $\vec{\xi}_2$: las soluciones cerca de $(0, 0)$ son mostradas en la Figura 2.2. Este es llamado un *punto silla*. Es siempre *inestable*: excepto a lo largo de $\vec{\xi}_1$, sin embargo cualquier pequeña perturbación de $(0, 0)$ crece exponencialmente.

Caso 2

Cuando λ_1 y λ_2 son complejos: $\lambda_1, \lambda_2 = \alpha \pm i\beta$ donde $\beta \neq 0$, las soluciones de 2.46 son de la forma $e^{\alpha t} + e^{\pm i\beta t}$. Lo cual implica una oscilación aproximándose a $(0, 0)$. Tenemos:

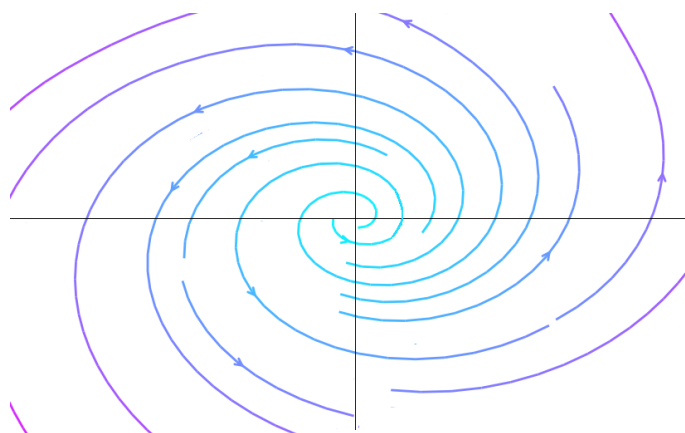


Fig. 2.3. Espiral estable.

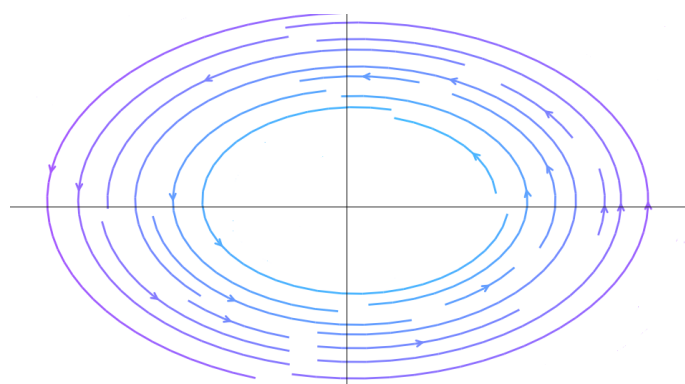


Fig. 2.4. Centro.

1. $\alpha \neq 0$. En este caso tenemos una *espiral*, la cual es estable si $\alpha < 0$ e inestable si $\alpha > 0$. La Figura 2.3 muestra una espiral estable.
2. $\alpha = 0$. Aquí las curvas del espacio fase son elipses. Este punto crítico es llamado *centro* y es mostrado en la Figura 2.4. Los centros no son estables en el sentido usual; una pequeña perturbación de una curva del espacio fase no desaparece en el sentido de volver a la curva original no perturbada. La perturbación simplemente da otra solución. En el caso de los centros determinados por aproximaciones lineales a $F(x, y)$ y $G(x, y)$, debemos tomar en cuenta los términos de orden superior para determinar si es o no una espiral y, por lo tanto si es estable o inestable.

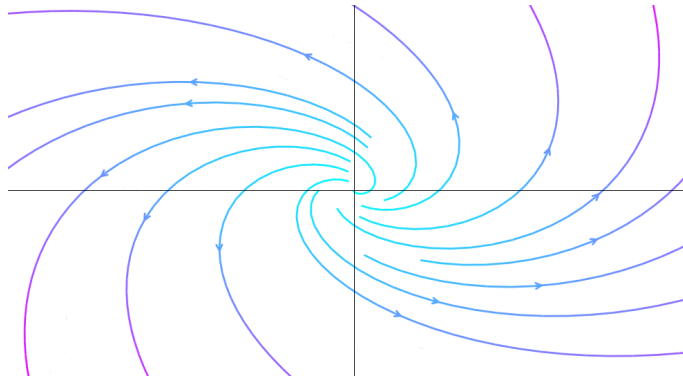


Fig. 2.5. Nodo inestable.

Caso 3

Cuando $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$, los valores propios no son diferentes.

1. En general, las soluciones son de la forma $te^{\lambda t}$ y solo hay un vector propio $\vec{\xi}$ a través del cual las soluciones tienden a $(0,0)$. La t en $te^{\lambda t}$ modifica la solución lejos de $(0,0)$. Este punto es llamado *nodo* (Tipo 2) y es ilustrado en la Figura 2.5.
2. Si las soluciones no contienen el término $te^{\lambda t}$ tenemos un punto crítico *estrella* que puede ser estable o inestable, dependiendo del signo de λ .

Ejemplo

Tomemos la ecuación de movimiento del oscilador amortiguado

$$\frac{dx^2}{dt^2} + \frac{c}{m} \frac{dx}{dt} + \frac{g}{a} \sin x = 0$$

donde c es una constante positiva. El sistema no lineal equivalente es

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y \\ \frac{dy}{dt} = -\frac{g}{a} \sin x - \frac{c}{m}y \end{cases}$$

Vemos que el sistema tiene como puntos críticos los puntos $(0,0)$, $(0, n\pi)$ donde $n =$

$0, \pm 1, \pm 2, \pm 3, \dots$. La linealización del sistema alrededor del punto $(0, 0)$ es:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{g}{a} \cos x & -\frac{c}{m} \end{pmatrix}_{(0,0)} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{g}{a} & -\frac{c}{m} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix}$$

Para encontrar la solución no trivial del sistema linealizado, es necesario

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ -\frac{g}{a} & -\frac{c}{m} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

de donde obtenemos el polinomio $\lambda^2 + \frac{c}{m}\lambda + \frac{g}{a} = 0$, cuyas raíces son

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{-\frac{c}{m} + \sqrt{\left(\frac{c}{m}\right)^2 - \frac{4g}{a}}}{2} \\ \lambda_2 = \frac{-\frac{c}{m} - \sqrt{\left(\frac{c}{m}\right)^2 - \frac{4g}{a}}}{2} \end{cases}$$

La solución para $x^*(t)$ ésta dada por:

$$x^*(t) = k_1 e^{\lambda_1 t} + k_2 e^{\lambda_2 t}$$

$$x^*(t) = e^{-\frac{c}{2m}t} \left[k_1 e^{\sqrt{\left(\frac{c}{2m}\right)^2 - \frac{g}{a}}t} + k_2 e^{-\sqrt{\left(\frac{c}{2m}\right)^2 - \frac{g}{a}}t} \right]$$

Caso 1

Para el caso donde $\left(\frac{c}{2m}\right)^2 < \frac{g}{a}$, esto es, cuando hay poca fricción, entonces

$$\sqrt{\left(\frac{c}{2m}\right)^2 - \frac{g}{a}} = i \sqrt{\left|\left(\frac{c}{2m}\right)^2 - \frac{g}{a}\right|} = i\omega$$

y la solución toma la forma

$$x^*(t) = e^{-\frac{c}{2m}t} [k_1 e^{i\omega t} + k_2 e^{-i\omega t}]$$

usando la fórmula de Euler: $e^{i\alpha} = \cos \alpha + i \sin \alpha$, obtenemos

$$x^*(t) = e^{-\frac{c}{2m}t} [A \cos(\omega t) + B \sin(\omega t)]$$

donde $A = k_1 + k_2$, $B = k_1 - k_2$ y $k_1 = k_2^*$. Haciendo un análisis a la solución obtenida del sistema linealizado, es posible tener una idea del espacio fase generado por el sistema no lineal. Para este caso, dado que tenemos una solución donde λ_1 y λ_2 son complejos conjugados, pero no imaginarios puros y $\frac{-c}{2m} < 0$, tenemos una espiral estable al rededor de este punto crítico.

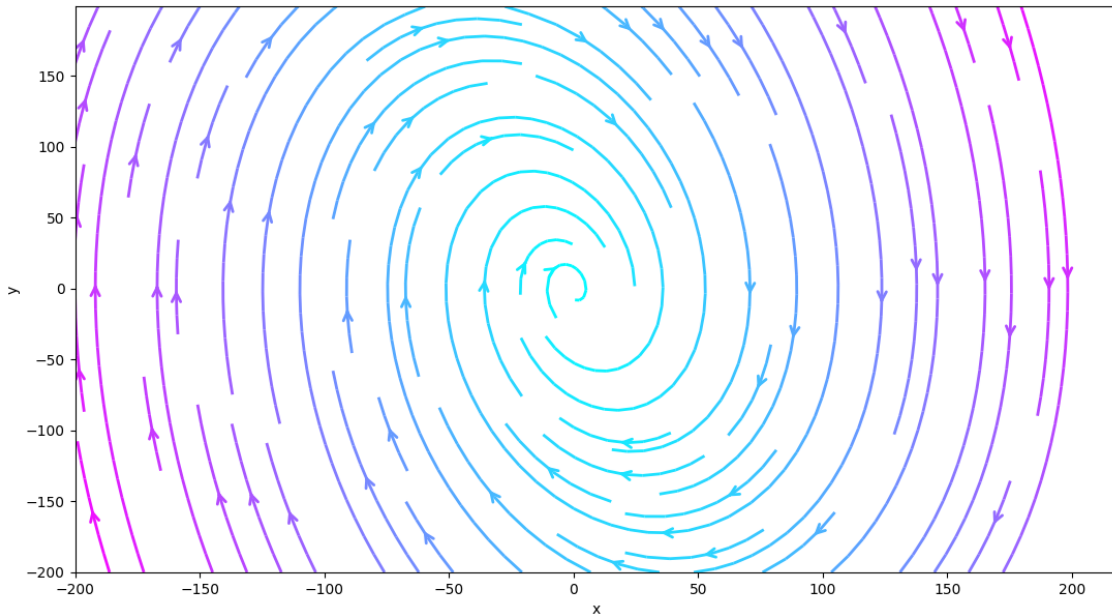


Fig. 2.6. Espiral estable al rededor el punto crítico (0,0).

Caso 2

Para el caso donde $(\frac{c}{2m})^2 - \frac{g}{a} > 0$, esto es, cuando tenemos mucha fricción, tanto λ_1 como λ_2 son ambas menores que cero. Ya que todos los parámetros son positivos siempre se cumplirá que

$$\begin{cases} \frac{-\frac{c}{m} + \sqrt{(\frac{c}{m})^2 - \frac{4g}{a}}}{2} < 0 \\ \frac{-\frac{c}{m} - \sqrt{(\frac{c}{m})^2 - \frac{4g}{a}}}{2} < 0 \end{cases}$$

Por lo tanto para este caso, tenemos un nodo estable alrededor de (0,0).

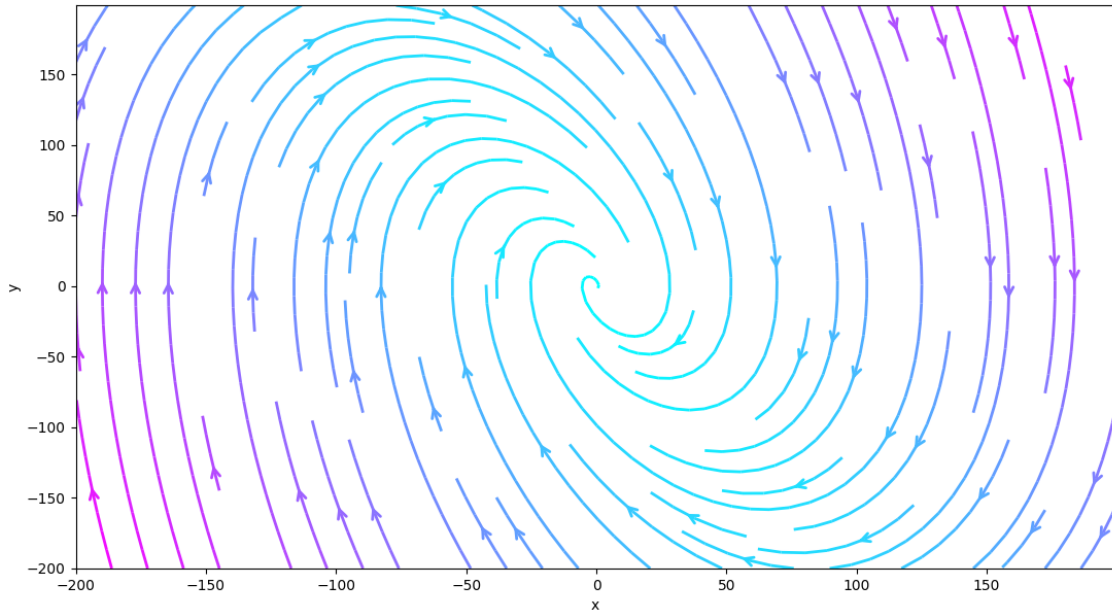


Fig. 2.7. Nodo estable alrededor del punto crítico $(0, 0)$.

Ahora al linealizar alrededor del $(\pi, 0)$

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\frac{g}{a} \cos x & -\frac{c}{m} \end{pmatrix}_{(\pi,0)} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ \frac{g}{a} & -\frac{c}{m} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x^* \\ y^* \end{pmatrix}$$

para encontrar la solución no trivial, resolvemos

$$\begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ \frac{g}{a} & -\frac{c}{m} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Donde obtenemos el polinomio $\lambda^2 + \lambda \frac{c}{m} - \frac{g}{a} = 0$, de modo que:

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{-\frac{c}{m} + \sqrt{\left(\frac{c}{m}\right)^2 + \frac{4g}{a}}}{2} \\ \lambda_2 = \frac{-\frac{c}{m} - \sqrt{\left(\frac{c}{m}\right)^2 + \frac{4g}{a}}}{2} \end{cases}$$

Es fácil ver que

$$\begin{cases} \lambda_1 = \frac{-\frac{c}{m} + \sqrt{\left(\frac{c}{m}\right)^2 + \frac{4g}{a}}}{2} > 0 \\ \lambda_2 = \frac{-\frac{c}{m} - \sqrt{\left(\frac{c}{m}\right)^2 + \frac{4g}{a}}}{2} < 0 \end{cases}$$

por lo tanto, para este caso, tenemos un punto silla.

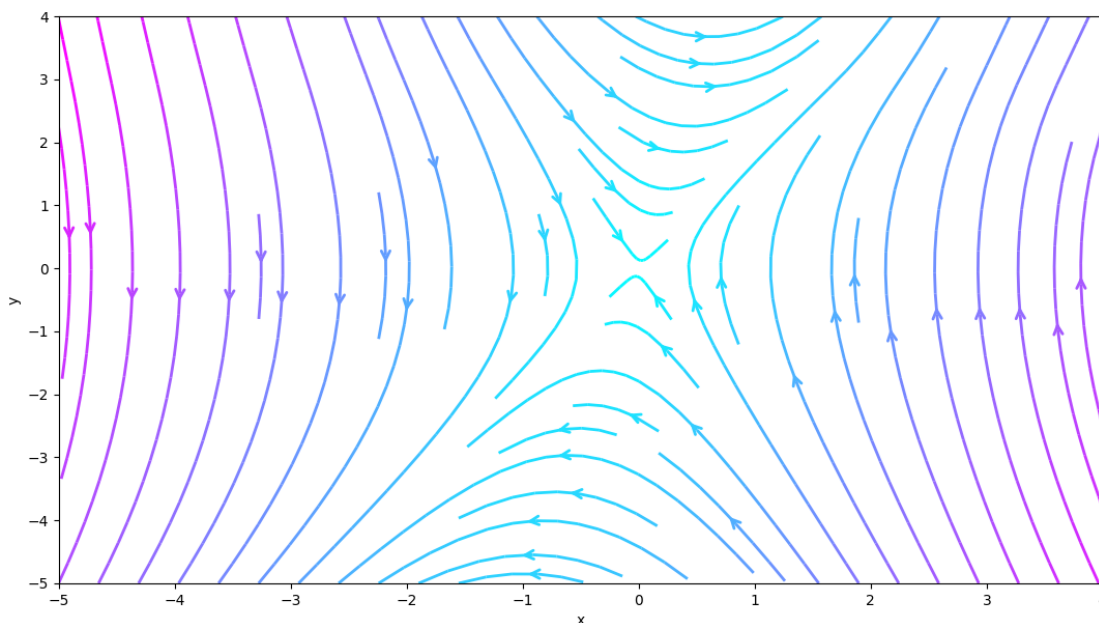


Fig. 2.8. Punto silla al linealizar el sistema al rededor de $(\pi, 0)$.

En la Figura 2.9 vemos como el comportamiento del espacio fase del sistema no lineal, es el mismo que el predicho a apartir del análisis del sistema linealizado.

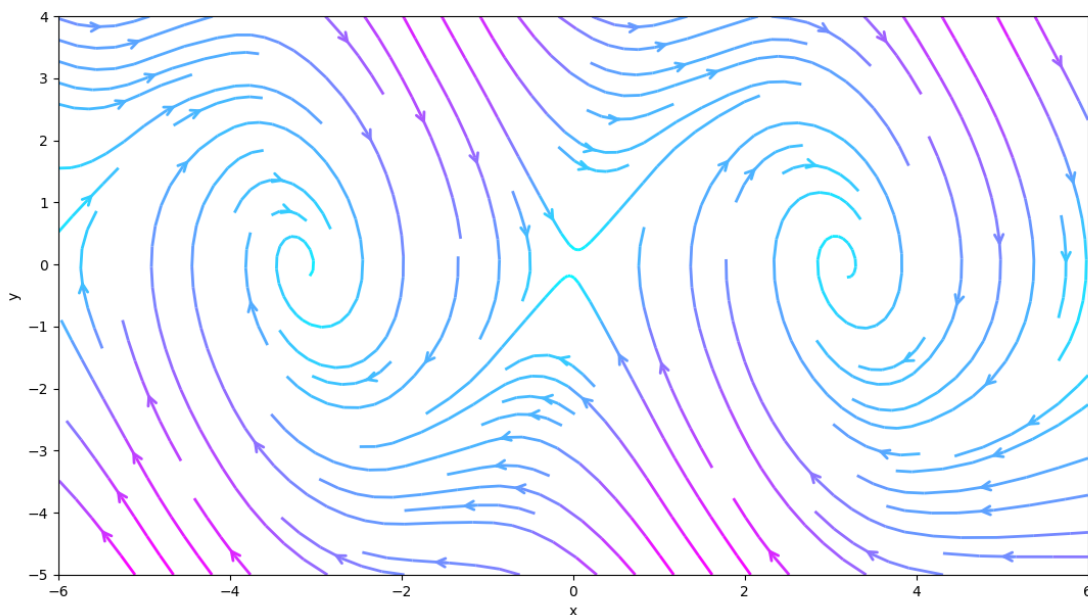


Fig. 2.9. Espacio fase completo del sistema original no linealizado.

MODELOS POBLACIONALES

El estudio de modelos matemáticos de poblaciones en biología, ya sea que tratemos con una población humana, población de una especie en peligro de extinción, crecimiento bacteriano o viral, etc., ayuda a comprender la interacción entre las especies y su entorno; tales como depredador-presa e interacciones de competencia, gestión de recursos renovables o evolución de cepas resistentes a plaguicidas. A continuación consideramos algunos modelos deterministas como una introducción al modelo propuesto.

3.1. Modelo de Malthus

El modelo de Malthus (exponencial), respresenta un comienzo en el estudio básico de la dinámica de fenómenos demográficos idealizados, en ciencias sociales y naturales. La población (o densidad de población) de una sola especie en el tiempo t , puede ser denotada por $x(t)$, donde asumimos que x es diferenciable en todos lados. Aunque $x(t)$ es una función con valores enteros y por lo tanto no es continua, para poblaciones con grandes números de miembros, las aproximaciones de diferenciabilidad y continuidad son razonables. La tasa de cambio de la densidad de población puede ser calculada si las tasas de nacimiento, de muerte y migración son conocidas. Una población *cerrada*, por definición, no tiene ninguna migración ya sea hacia dentro o fuera de la población. En este caso, el tamaño de la población solo cambia por los nacimientos y muertes. Así, la tasa de cambio del tamaño de la población es simplemente la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad [8].

Para los microorganismos que se reproducen por división, es razonable suponer que la tasa de nacimiento de nuevos organismos es proporcional a la cantidad de organismos presentes. Matemáticamente, podemos decir que; si el tamaño de la población en el tiempo t es

x , después durante un corto intervalo de tiempo h desde t a $(t+h)$, el número de nacimientos es aproximadamente bhx para alguna b constante, la *tasa de natalidad per capita*. Del mismo modo, podemos suponer que el número de muertes en el mismo intervalo de tiempo es aproximadamente μhx para una μ constante, la *tasa de mortalidad per capita*. Por lo tanto, el cambio neto en el tamaño de la población desde el tiempo t hasta el tiempo $(t+h)$, es: $x(t+h) - x(t)$ que se puede aproximar por $[(bh - \mu h)]x(t)$. La duración h del intervalo de tiempo debe ser corta para garantizar que el tamaño de la población no cambiar mucho y por lo tanto, el número de nacimientos y muertes es aproximadamente proporcional a $x(t)$. Esto es:

$$x(t+h) - x(t) \approx (b - \mu)x(t)h$$

dividiendo entre h :

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

y cuando $h \rightarrow 0$ obtenemos:

$$\frac{dx}{dt} = (b - \mu)x$$

Si definimos la tasa de crecimiento neto como $r = b - \mu$, podemos ver que si el tamaño de la población en el tiempo t es $x(t)$, con el pequeño intervalo siguiente de duración h , entonces el aumento neto en el tamaño de población debido a un solo organismo será rh . Como todas las personas son independientes (sin competencia en un entorno sin restricciones), el aumento neto de la población debida a todos los organismos $x(t)$ será $rhx(t)$, así llegamos la ecuación diferencial anterior

$$\frac{dx}{dt} = rx \tag{3.1}$$

Esta ecuación diferencial tiene infinitas soluciones, dadas por la familia de funciones $x(t) = ke^{rt}$. La manera mas conveniente de imponer una condición que describa la dinámica de una población específica, es dando la *condición inicial* del tamaño de la población al tiempo 0 como $x(0) = x_0$. Esta selección nos da como única solución:

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

cuando $r > 0$ que es equivalente $b > \mu$, implica que el tamaño de la población crecerá infinitamente cuando $t \rightarrow \infty$, mientras que si $r < 0$ implica que el tamaño de la población se aproximará a cero cuando $t \rightarrow \infty$.

La predicción de que el tamaño de la población crecería exponencialmente en estas condiciones, fue mencionado por primera vez por Malthus (1798) [8]. Malthus predijo el desastre, porque no es posible aumentar los suministros de comida para mantener el ritmo de crecimiento de la población con una tasa de crecimiento per capita positiva constante. Poblaciones que crecen exponencialmente se observan comúnmente en la naturaleza. Sin embargo, sus tasas de crecimiento generalmente tienden a disminuir a medida que aumenta el tamaño de la población. De hecho, el crecimiento exponencial o decrecimiento puede ser considerado comportamiento local temporal típico. En otras palabras, la dinámica de poblaciones generalmente se puede aproximar por este simple modelo solo por cortos períodos de tiempo; es decir, la dinámica de una población puede manejarse bien localmente con modelos lineales. La suposición de que la tasa de crecimiento de una población es proporcional a su tamaño (suposición lineal) generalmente no es realista en escalas de tiempo más largas.

3.2. Modelo de Verhulst

Suponer que la tasa de crecimiento depende solo de la población, parece ser razonable para organismos simples como microorganismos. Para organismos más complicados como plantas, animales o humanos, esto parece una simplificación excesiva ya que ignora la competencia entre especies por los recursos, así como otros factores. Además, debe considerarse la posibilidad de que las tasas de nacimiento o mortalidad pueden estar influenciadas por las poblaciones que interactúan con la población estudiada. Sin embargo, los modelos donde la tasa de crecimiento depende solo del tamaño de la población son estudiados porque, a pesar de sus deficiencias, predicen el comportamiento cualitativo de muchas poblaciones reales.

La *tasa de crecimiento per capita* esta dada por $\frac{x'(t)}{x(t)}$ la cual asumimos, es una función de $x(t)$. En el modelo anterior, supusimos que la tasa de crecimiento era proporcional al tamaño

de la población (un modelo lineal), o lo que es lo mismo, tomamos una tasa de crecimiento per capita constante. Para este modelo consideramos que la tasa de crecimiento total decrece cuando incrementa el tamaño de la población. El modelo más simple es en cuando la tasa de crecimiento per capita es una función del tamaño de la población, tomada como $\lambda - ax$. Esta consideración lleva a la ecuación diferencial *logística*

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

por primera vez introducida por Verhulst (1838). Esta ecuación es comúnmente escrita como:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (3.2)$$

donde $r = \lambda$ y $K = \lambda/a$.

Vemos que $x' \approx rx$ cuando x es pequeña y $x' = 0$ cuando x esta cerca de K . En otras palabras, cuando x es pequeña la población tiene un crecimiento exponencial, mientras que si x esta cerca de K , la población casi no cambia. Por medio de separación de variables, podemos reescribir la ecuación (3.2) como

$$\int \frac{dx}{x(K-x)} = \frac{r}{K} \int dt$$

usando fracciones parciales

$$\frac{1}{x(K-x)} = \frac{1}{K} \left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x} \right)$$

$$\frac{r}{K}t + c = \int \frac{dx}{x(K-x)} = \frac{1}{K} \left(\int \frac{dx}{x} + \int \frac{dx}{K-x} \right) = \frac{1}{K} (\log x - \log(K-x))$$

donde c es una constante de integración. Si el tamaño de la población al tiempo $t = 0$ es x_0 , al sustituir esta condición inicial, tenemos:

$$c = \frac{1}{K} (\log x_0 - \log(K-x_0))$$

Entonces:

$$\frac{1}{K} (\log x - \log(K-x)) = \frac{r}{K}t + \frac{1}{K} (\log x_0 - \log(K-x_0))$$

$$\begin{aligned} \log\left(\frac{x}{K-x}\right) &= rt + \log\frac{x_0}{K-x_0} \\ \log\frac{x(K-x_0)}{x_0(K-x)} &= rt \\ \frac{x(K-x_0)}{x_0(K-x)} &= e^{rt} \\ x(K-x_0) &= x_0(K-x)e^{rt} = Kx_0e^{rt} - xx_0e^{rt} \\ x(K-x_0+x_0e^{rt}) &= Kx_0e^{rt} \end{aligned}$$

y finalmente llegamos:

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K-x_0+x_0e^{rt}} = \frac{Kx_0}{x_0+(K-x_0)e^{-rt}} \tag{3.3}$$

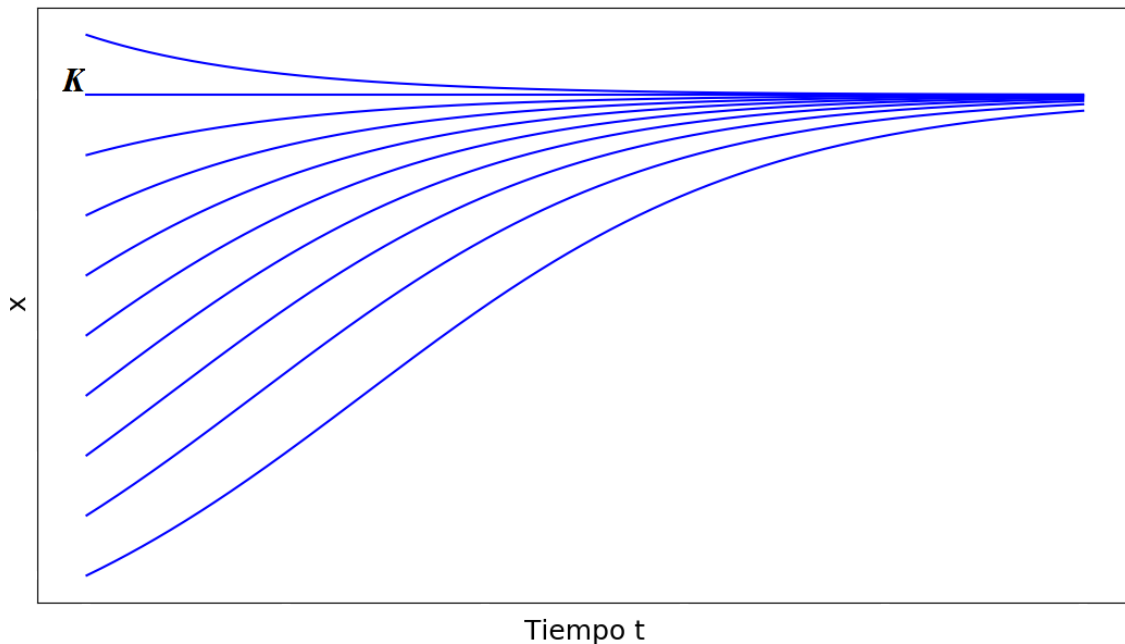


Fig. 3.1. Solución de la ecuación logística

Esta solución es válida solo cuando $0 < x_0 < K$, para que los logaritmos obtenidos en la integración, estén bien definidos. Sin embargo la ecuación (3.3) es válida para todo x_0 . La solución de la ecuación logística muestra que cuando $x(t)$ se aproxima al límite K

cuando $t \rightarrow \infty$ si $x_0 > 0$. El valor K es llamado la *capacidad de carga* de la población, porque representa el tamaño de la población que los recursos disponibles pueden continuar soportando. El valor de r es llamado la *tasa de crecimiento intrínseco*, porque representa la tasa de crecimiento per capita lograda si el tamaño de la población fuera suficientemente pequeño para asegurar limitaciones de recursos insignificantes. El modelo logístico predice un rápido crecimiento inicial para $0 < x_0 < K$, luego una disminución en la tasa de crecimiento a medida que el tiempo pasa, de modo que el tamaño de la población se aproxima al límite. Este comportamiento es congruente con el comportamiento observado en muchas poblaciones (por ejemplo la población en los Estados Unidos de 1790 a 1990 [8]) y por esta razón, el modelo logístico se usa con frecuencia como un medio para describir la dinámica poblacional.

3.3. Modelo de Lotka - Volterra

En los años 1920's Vito Volterra se preguntaba si era posible explicar las fluctuaciones que habían sido observadas en la población de peces en las fluctuaciones del mar Adriático, que fueron de gran preocupación para los pescadores en tiempos de baja población de peces. Volterra (1926) construyó el modelo, conocido como Lotka - Volterra (ya que A.J. Lotka (1925) construyó un modelo similar en un diferente contexto casi al mismo tiempo) basado en las suposiciones de que los peces y tiburones estaban en una relación depredador-presa. Sea $x(t)$ el número de peces y $y(t)$ el número de tiburones al tiempo t . Asumimos que el plackton, el suministro de comida de los peces, es ilimitado, por lo tanto la tasa de crecimiento per capita de los peces en la ausencia de tiburones debe ser constante. Si no hubiera tiburones la población de peces satisfacería una ecuacion diferencial de la forma $dx/dt = \lambda x$. Los tiburones por otro lado, necesitan a los peces como su suministro de comida, y suponemos que si no hay peces, la población de tiburones satisfacería la ecuación $dy/dt = -\mu y$, es decir solo mueren. Asumimos que la presencia de peces incrementa la tasa de crecimiento de los tiburones, cambiando la tasas de crecimiento per capita de $-\mu$ a $-\mu + cx$. La presencia de tiburones reduce la población de peces, cambiando la tasas de crecimiento per capita de los

peces de λ a $\lambda - by$. Lo cual no lleva a las *ecuaciones Lotka-Volterra*

$$\frac{dx}{dt} = x(\lambda - by), \quad \frac{dy}{dt} = y(-\mu + cx) \quad (3.4)$$

No podemos resolver este sistema de ecuaciones de manera analítica, pero podemos obtener información sobre el comportamiento de sus soluciones. Un primer paso para hacer el análisis de las ecuaciones Lotka -Volterra es adimensionalizandolo

$$u(\tau) = \frac{cx}{\mu}, \quad v(\tau) = \frac{by}{\lambda}, \quad \tau = \lambda t, \quad \alpha = \frac{\mu}{\lambda}$$

entonces:

$$\frac{du}{d\tau} = u(1 - v), \quad \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u - 1) \quad (3.5)$$

al dividir ambas ecuaciones entre si

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u - 1)}{u(1 - v)} \quad (3.6)$$

la cual tiene puntos estacionarios en $u = v = 0$ y $u = v = 1$. Podemos integrar directamente (3.6) para tener las trayectorias del espacio fase

$$\alpha u + v - \log u^\alpha v = H$$

donde $H > H_{min}$ es una constante. $H_{min} = 1 + \alpha$ es el valor mínimo de H sobre todo (u, v) , lo cual ocurre cuando $u = v = 1$. Para un $H > 1 + \alpha$ las trayectorias en el espacio fase son cerradas.

Una trayectoria cerrada en el plano $u.v$ implica soluciones periodicas en τ para u y v . Las condiciones iniciales, $u(0), v(0)$, determina la constante H y por lo tanto la trayectoria en el espacio fase.

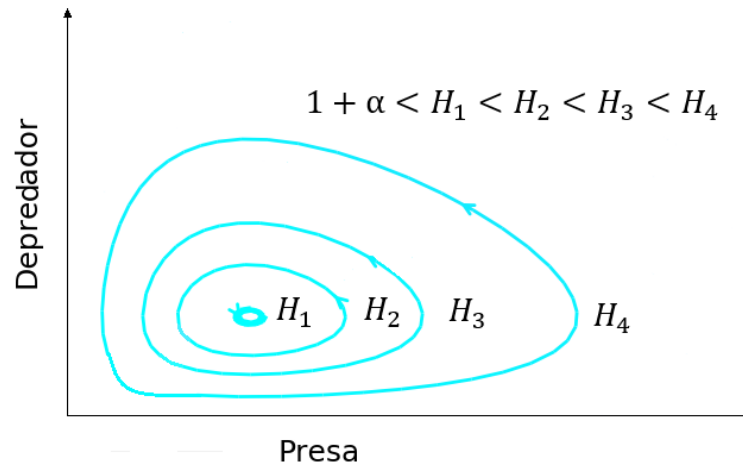


Fig. 3.2. Trayectorias cerradas del espacio fase para varias H del modelo Lotka-Volterra

Regresando al sistema de la forma (3.4), vemos que los puntos de equilibrio son soluciones de las ecuaciones

$$x(\lambda - by) = 0, \quad y(-\mu + cx) = 0$$

Además, las derivadas parciales de las funciones del sistema son:

$$\frac{\partial}{\partial x} (x(\lambda - by)) = \lambda - by$$

$$\frac{\partial}{\partial y} (x(\lambda - by)) = -bx$$

$$\frac{\partial}{\partial x} (y(-\mu + cx)) = cy$$

$$\frac{\partial}{\partial y} (y(-\mu + cx)) = -\mu + cx$$

el sistema linealizado en el punto crítico (x_0, y_0) es

$$\frac{dx^*}{dt} = (\lambda - by_0)x^* - bx_0y^*$$

$$\frac{dy^*}{dt} = cy_0x^* + (-\mu + cx_0)y^*$$

Para el punto crítico $(0, 0)$, el sistema queda de la forma

$$\frac{dx^*}{dt} = \lambda x^*$$

$$\frac{dy^*}{dt} = -\mu y^*$$

un segundo punto de equilibrio se obtiene a partir de resolver $x(\lambda - by) = 0$, $y(-\mu + cx) = 0$, de donde resulta $(\mu/c, \lambda/b)$. La linealización en este punto de equilibrio es

$$\frac{dx^*}{dt} = \frac{-b\mu}{c}y^*$$

$$\frac{dy^*}{dt} = \frac{c\lambda}{b}x^*$$

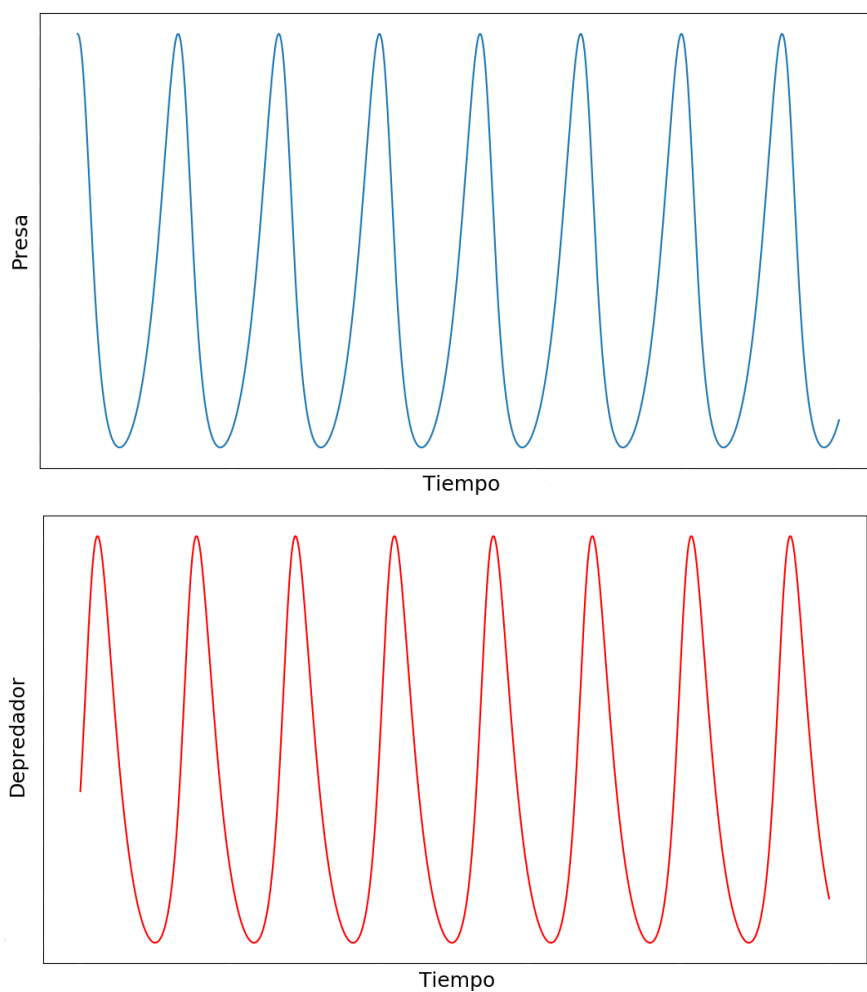


Fig. 3.3. Dinámica poblacional precedida por el modelo Lotka-Volterra.

EL MODELO

4.1. Modelo matemático del Síndrome Anarquista

En esta sección se propone un modelo matemático que describe la dinámica poblacional en una colmena de abejas donde hay síndrome anarquista. El modelo considera la población de abejas trabajadoras, denotada por W , y la población de abejas anarquistas, denotada por A . Fue desarrollado tomando en cuenta que la tasa de natalidad es proporcional a los recursos de la colmena, y a su vez, estos recursos son proporcionales a la producción de las abejas trabajadoras β y la producción de las abejas anarquistas δ . La tasa de mortalidad μ es proporcional al tamaño total de la población $N(t) = W(t) + A(t)$, ya que ambos tipos de abejas compiten por los mismos recursos, es decir, hay competencia intraespecífica. La tasa de natalidad per capita de abejas anarquistas α es proporcional al tamaño de la colmena, dado que mientras más grande sea la colmena las feromonas segregadas por la reina difícilmente llegan a los límites de ésta, y sin estas feromonas, se promueve el síndrome anarquista. Tomando en cuenta las suposiciones anteriores, el modelo propuesto es el siguiente:

$$\frac{dW}{dt} = \beta(1 - \rho)W + \delta A - \mu NW - \alpha NW - \frac{\gamma AW}{1 + \rho W}, \quad (4.1)$$

$$\frac{dA}{dt} = \alpha NW - \mu NA. \quad (4.2)$$

En la ecuación 4.1, nuestro primer término $\beta(1 - \rho)W$ representa la tasa de natalidad de W haciendo la consideración de que cuando más fracción de tiempo ρ se usa haciendo vigilancia, la tasa de natalidad disminuye (para $\rho < 1$) debido a que mientras mayor sea ρ será menor el tiempo produciendo recursos en la colmena, y con esto habrá una menor producción

de abejas trabajadoras. El segundo término δA , representa a las abejas anarquistas, que a pesar de poner huevos infertilizados, siguen trabajando en la producción de recursos. Esto es, la contribución de trabajo de las abejas anarquistas a la colmena.

El término μNW representa la competencia intraespecífica, ya que tanto abejas trabajadoras como anarquista consumen los mismos recursos en la colmena, esta cantidad es proporcional a la población N de la colmena. Debido a que consideramos que el síndrome anarquista es estimulado mientras más grande sea la colmena, αNW describe como ésta consideración es proporcional al tamaño de la colmena.

Es razonable pensar que la mortalidad de W se ve afectada por la pérdida de recursos debido al consumo de los zánganos (producidos por A). Proponemos esta afectación proporcional a la cantidad de abejas anarquistas que existen, esto es: $\gamma' A$. Sin embargo la pérdida de recursos es inhibida por la vigilancia de las trabajadoras y por lo tanto inhibe el efecto en la mortalidad. Proponemos $\frac{\gamma}{1+\rho W} = \gamma'$ como el efecto de A en W , debido a los zánganos producidos por A . Dicho de otro modo, es la competencia entre zánganos y abejas trabajadoras. Es decir, es el aumento en la tasa de mortalidad de las abejas trabajadoras debido a la presencia de los zánganos que consumen recursos.

Descripción	Símbolo	Valor
Tasa de producción intrínseca de (W)	β	3.16
Tasa de producción intrínseca de (A)	δ	2.68
Costo de la presencia de A en la colmena	γ	0.1
Fracción de tiempo que W usa como vigilante	ρ	variable
Tasa de mortalidad de la competencia intraespecífica	μ	0.005
Tasa de transición intrínseca de A	α	0.002

Tabla. 4.1. Valores usados en el software para la simulación del modelo.

4.2. Análisis de modelo

4.2.1. Puntos estacionarios para el Modelo propuesto

Para encontrar los puntos estacionarios del sistema, debemos igualar a cero las ecuaciones 4.1 y 4.2. Esto es:

$$\beta(1 - \rho)W^* + \delta A^* - \mu N W^* - \alpha N W^* - \frac{\gamma A^* W^*}{1 + \rho W^*} = 0 \quad (4.3)$$

$$\alpha N W^* - \mu N A^* = 0 \quad (4.4)$$

donde W^* y A^* son los puntos estacionarios del sistema. Es claro que $(0, 0)$ satisface 4.3. El otro punto de equilibrio esta dado por:

$$W^* = \frac{-b + \sqrt{b^2 + 4ac}}{2a}, \quad A^* = \frac{\alpha}{\mu} W^*.$$

Con $b = (\mu + \alpha)^2 + \gamma\alpha - \rho(\mu\beta_p + \delta\alpha)$, $a = \rho(\mu + \alpha)^2$ y $c = (\mu\beta_p + \delta\alpha)$ donde $\beta_p = \beta(1 - \rho)$.

Donde despreciamos la raíz negativa, debido a que una población negativa de W^* no tiene sentido físico. Para analizar la estabilidad de cada punto, calculamos la matriz Jacobiana:

$$J_{(W^*, A^*)} = \begin{bmatrix} \beta_p - A^* \left(\mu + \alpha + \frac{\gamma}{(1 + \rho W^*)^2} \right) - 2W^*(\mu + \alpha) & \delta - W^* \left(\mu + \alpha + \frac{\gamma}{(1 + \rho W^*)} \right) \\ A^*(\alpha - \mu) + 2W^*\alpha & W^*(\alpha - \mu) - 2A^*\mu \end{bmatrix},$$

En el caso donde $W^* = A^* = 0$, obtenemos

$$J_{(0,0)} = \begin{bmatrix} \beta_p & \delta \\ 0 & 0 \end{bmatrix},$$

Al calcular los valores propios de $J_{(0,0)}$, esto es:

$$\begin{vmatrix} \beta_p - \lambda & \delta \\ 0 & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

llegamos al polinomio caracteriztico $\lambda(\lambda - \beta_p) = 0$, por lo tanto $\lambda_1 = \beta_p$ y $\lambda_2 = 0$. Ahora, para calcular sus vectores propios resolvemos

$$\begin{bmatrix} \beta_p & \delta \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \vec{\xi}_i = \vec{\xi}_i \lambda_i$$

donde $i = 1, 2$. De donde obtenemos:

$$\vec{\xi}_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} \quad \wedge \quad \vec{\xi}_2 = \begin{bmatrix} -\delta \\ \beta_p \end{bmatrix}$$

Por lo tanto la solución general del sistema linealizado al rededor de $(0, 0)$ es:

$$\begin{bmatrix} W \\ A \end{bmatrix} = k_1 e^{\beta_p t} \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} - \frac{\delta k_2}{\beta_p} \begin{bmatrix} -\delta \\ \beta_p \end{bmatrix}$$

Ahora, dado que $\lambda_1 = \beta_p$ y $\lambda_2 = 0$, $(0, 0)$ es un nodo inestable cuando $\rho \gg 1$ y estable cuando $\rho \ll 1$.

La matriz Jacobiana resultante, al linealizar el sistema al rededor del punto crítico no trivial, es:

$$J_{(W^*, A^*)} = \begin{bmatrix} \beta_p - \frac{W^*}{\mu} \left((\mu + \alpha)(2\mu + \alpha) + \frac{\gamma\alpha}{(1+\rho W^*)} \right) & \delta - W^* \left(\mu + \alpha + \frac{\gamma}{(1+\rho W^*)} \right) \\ W^* \alpha \left(\frac{\alpha + \mu}{\mu} \right) & -W^*(\alpha + \mu) \end{bmatrix}.$$

Donde las condiciones de estabilidad son:

$$tr(J_{(W^*, A^*)}) < 0 \quad , \quad det(J_{(W^*, A^*)}) > 0$$

Podemos variar el valor de ρ en un rango de 0 a 1 y graficar los valores propios de la matriz Jacobiana para conocer la estabilidad del sistema al rededor de punto crítico no trivial. Tenemos que los valores propios de la matriz Jacobina vienen dados como:

$$\lambda_{1,2} = \frac{(f + g) \pm \sqrt{(f + g)^2 - 4(fg - hn)}}{2},$$

donde $f = J_{11}$, $g = J_{22}$, $h = J_{12}$ y $n = J_{21}$, donde J_{ij} es el elemento ij de la matriz Jacobiana. Graficando $(f + g)^2 - 4(fg - hn)$ contra ρ , vemos que en el punto $\rho_0 = 0.0628$ los valores propios pasan de complejos a reales. Por lo tanto en el intervalo $0 < \rho < \rho_0$ es necesario sólo graficar el la parte real, esto es, $(f + g)/2$ contra ρ .

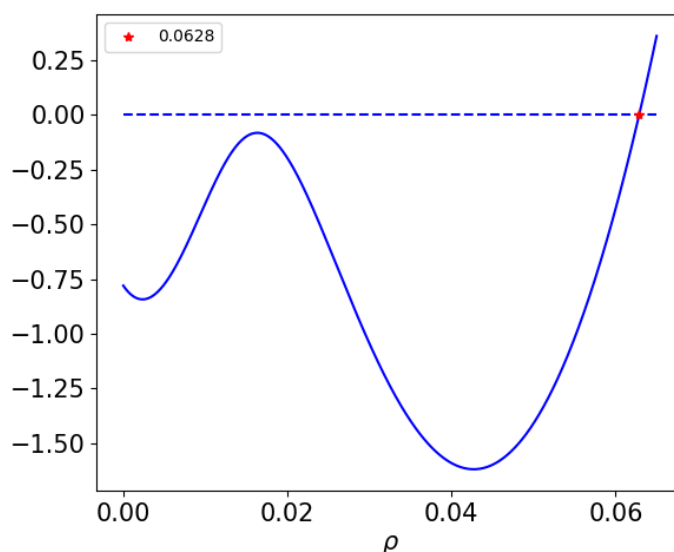


Fig. 4.1. Valores de ρ para los cuales tenemos valores propios complejos.

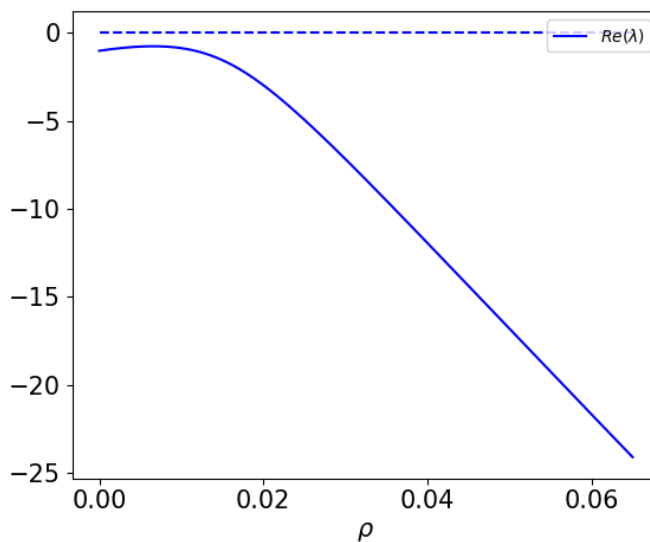


Fig. 4.2. Parte real de los valores propios para el intervalo $(0, \rho_0)$.

Vemos en la figura 4.2 como la parte real de los valores propios siempre es negativa, entonces usando los criterios del capítulo anterior, para el intervalo $(0, \rho_0)$ los puntos críticos

no triviales W^* y A^* siempre son estables.

Para $\rho > \rho_0$ los valores propios ya no son complejos entonces podemos graficar directamente λ_1 y λ_2 .

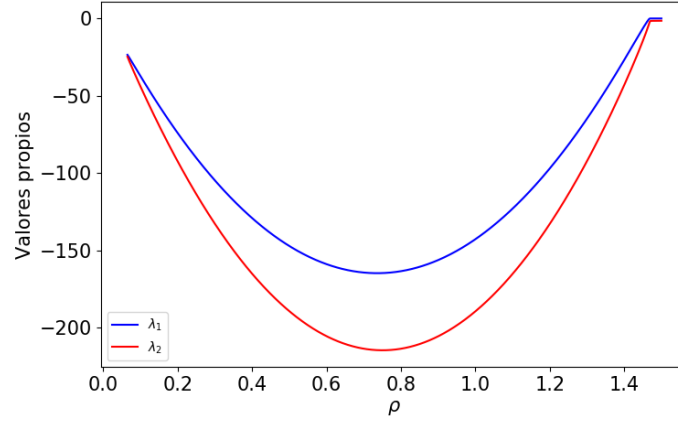


Fig. 4.3. Valores propios para $\rho > \rho_0$.

En la figura 4.3 vemos que los valores propios son siempre negativos en el intervalo $\rho_0 < \rho < 1$. Así podemos decir que para cualesquiera valores de ρ en ese intervalo, los puntos críticos no triviales siempre serán estables.

4.3. Modelo extendido

Ahora como una estrategia paliativa del síndrome anarquista, proponemos una extensión del modelo anterior, donde se plantea que si quitamos una fracción de abejas k de la colmena, es posible reducir el síndrome anarquista y así optimizar su producción. Ya que como mencionamos en secciones anteriores, el síndrome anarquista es estimulado por los grandes tamaños de las colmenas. Se propuso el modelo siguiente:

$$\frac{dW}{dt} = \beta(1 - \rho)W + \delta A - \mu NW - \alpha NW - \frac{\gamma AW}{1 + \rho W} - kW \quad (4.5)$$

$$\frac{dA}{dt} = \alpha NW - \mu NA - kA \quad (4.6)$$

Para hacer esta extensión, tomamos en cuenta que una proporción de abejas anarquistas como de trabajadoras deber ser retirada, pero no es posible hacer una distinción simple de esta diferencia ya que tanto abejas anarquistas como trabajadoras son físicamente iguales. Por lo tanto, la proporción k de abejas removidas de la colmena, debe ser igual tanto para W como para A .

4.4. Análisis de la estrategia paliativa propuesta

4.4.1. Puntos estacionarios para el Modelo extendido

Igualmente, como en el caso anterior, igualamos a cero las ecuaciones del sistema extendido, esto es:

$$\beta(1 - \rho)W^* + \delta A^* - \mu NW^* - \alpha NW^* - \frac{\gamma A^* W^*}{1 + \rho W^*} - kW = 0, \quad (4.7)$$

$$\alpha NW^* - \mu NA^* - kA = 0, \quad (4.8)$$

En este caso sólo podemos encontrar de manera analítica el punto $(0, 0)$, ya que no resulta sencillo encontrar una expresión analítica que nos permita encontrar la dependencia de W^* y A^* con los parámetros. Por lo tanto, para encontrar el valor de k que optimiza la producción de la colmena debemos usar métodos computacionales.

Al linealizar al rededor de $(0, 0)$ obtenemos la siguiente matriz Jacobiana del sistema 4.5-4.6

$$J_{(W^*, A^*)} = \begin{bmatrix} \beta_p - A^* \left(\mu + \alpha + \frac{\gamma}{(1 + \rho W^*)^2} \right) - 2W^*(\mu + \alpha) - k & \delta - W^* \left(\mu + \alpha + \frac{\gamma}{(1 + \rho W^*)} \right) \\ A^*(\alpha - \mu) + 2W^*\alpha & W^*(\alpha - \mu) - 2A^*\mu - k \end{bmatrix}.$$

Dado que $W^* = A^* = 0$, obtenemos

$$J_{(0,0)} = \begin{bmatrix} \beta_p - k & \delta \\ 0 & -k \end{bmatrix}.$$

Para sus valores propios calculamos:

$$\begin{vmatrix} \beta_p - k - \lambda & \delta \\ 0 & -k - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

Llegamos al polinomio característico $(\lambda + k - \beta_p)(\lambda + k) = 0$, entonces $\lambda_1 = -k$ y $\lambda_2 = \beta_p - k$. Por lo tanto para calcular el vector propio correspondiente a $\lambda_1 = -k$ resolvemos

$$\begin{bmatrix} \beta_p - k & \delta \\ 0 & -k \end{bmatrix} \vec{\xi}_1 = \vec{\xi}_1 \lambda_1$$

entonces

$$\vec{\xi}_1 = \begin{bmatrix} -\frac{\delta}{\beta_p} \\ 1 \end{bmatrix}$$

Haciendo un cálculo análogo para $\lambda_2 = \beta_p - k$, tenemos:

$$\vec{\xi}_2 = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Por lo tanto la solución general del sistema linealizado al rededor de $(0, 0)$ es:

$$\begin{bmatrix} W \\ A \end{bmatrix} = k_1 e^{-kt} \begin{bmatrix} -\frac{\delta}{\beta_p} \\ 1 \end{bmatrix} + k_2 e^{\beta_p - k t} \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Como $-k < 0$ y $\beta_p - k > 0$ de acuerdo con los criterios de capítulo 3, concluimos que $(0, 0)$ es un punto silla.

4.5. Búsqueda de los parámetros ρ y k óptimos

Las abejas han tenido el tiempo suficiente para evolucionar y optimizar la forma en que llevan a cabo la producción de recursos. Aquellas que no lo han hecho, desaparecen debido al principio de exclusión competitiva ampliamente conocido en ecología. Este principio nos dice que cuando dos especies compiten por los mismos recursos, uno de los competidores dominará causando así la extinción del otro. Así que podemos considerar que hoy en día, las abejas se comportan de la forma más óptima posible. Por lo tanto, podemos suponer que los valores

óptimos obtenidos a partir del modelo, son valores verídicos. Además, debido a que no se conoce el valor de ρ de manera experimental, podemos emplear el modelo para inferir su valor al asumir el principio de exclusión competitiva. Para nuestro primer modelo propuesto (eqs. 4.1 y 4.2), como conocemos la dependencia de W^* y A^* con ρ , podemos graficar la población total de W^* contra ρ , lo que nos permite conocer la existencia de un ρ óptimo, esto es, una fracción de tiempo en la cual la producción de la colmena sea máxima con la existencia de trabajadoras anarquistas, observando si éstas gráficas llegan a un máximo. Debemos tomar en cuenta la proporción de trabajo que aportan las abejas anarquistas, la cual está dada por $A^* = \frac{\alpha}{\mu}W^*$, entonces la población total de W^* vendría dada como: $W \left(1 + \frac{\alpha}{\mu}\right)$. Para el caso de nuestro modelo extendido, no es posible conocer una dependencia analítica de nuestros puntos estacionarios W^* y A^* con k , por lo tanto hacer el análisis que se propone para el primer modelo, no es posible. Sin embargo contamos con las herramientas computacionales necesarias para hacerlo de manera numérica. E igualmente que para nuestro primer modelo propuesto, conocer por medio de los máximos de una gráfica simulada, el valor óptimo de nuestro parámetro k .

RESULTADOS

5.1. Análisis numérico del modelo del síndrome anarquista

Los sistemas de ecuaciones diferenciales dados por las ecuaciones 4.1, 4.2, 4.5 y 4.6 fueron resueltos numéricamente usando la función *odeint*¹ del la paquetería *scipy* de Python 2.6 con las condiciones iniciales siguientes $W_0 = 5$ y $A_0 = 2$. Los parámetros usados en las simulación están mostrados en la Tabla 4.1 En primer lugar se simuló la dinámica poblacional de abejas trabajadoras W y de abejas anarquistas A para una valor pequeño de ρ y para $\rho = 0$, con la finalidad de observar la influencia de la vigilancia de las trabajadoras en la producción de la colmena.

En la Figura 5.1 podemos ver como no es despreciable el efecto de la vigilancia de las trabajadoras en la población, ya que a pesar de tomar un ρ muy pequeño, la población aumenta en comparación de $\rho = 0$. Por lo tanto, esta medida natural de control es muy importante en la población de abejas. Por otro lado, usando el cálculo analítico hecho en la sección anterior, se graficó $W \left(1 + \frac{\alpha}{\mu}\right)$ contra ρ , para así poder encontrar su valor máximo y usarlo en la simulaciones siguientes. El valor encontrado fue aproximadamente $\rho = 0.13$.

¹Resuelve un sistema de ecuaciones ordinarias usando Isoda de la librería FORTRAN odepack.

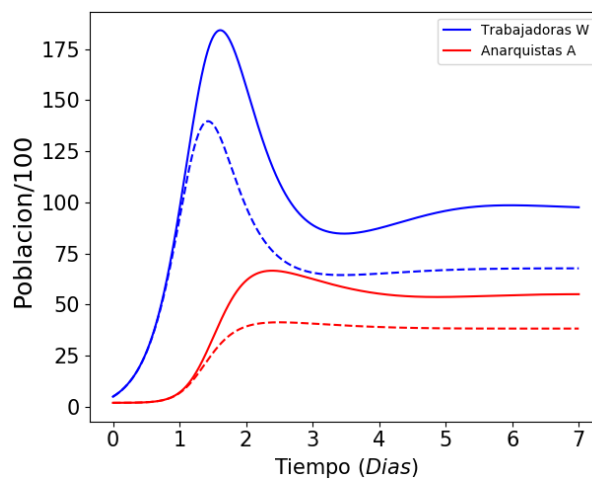


Fig. 5.1. Dinámica de la población de W y A , líneas punteadas denotan ausencia de vigilancia $\rho = 0$ y líneas continuas existencia de vigilancia $\rho = 0.006$.

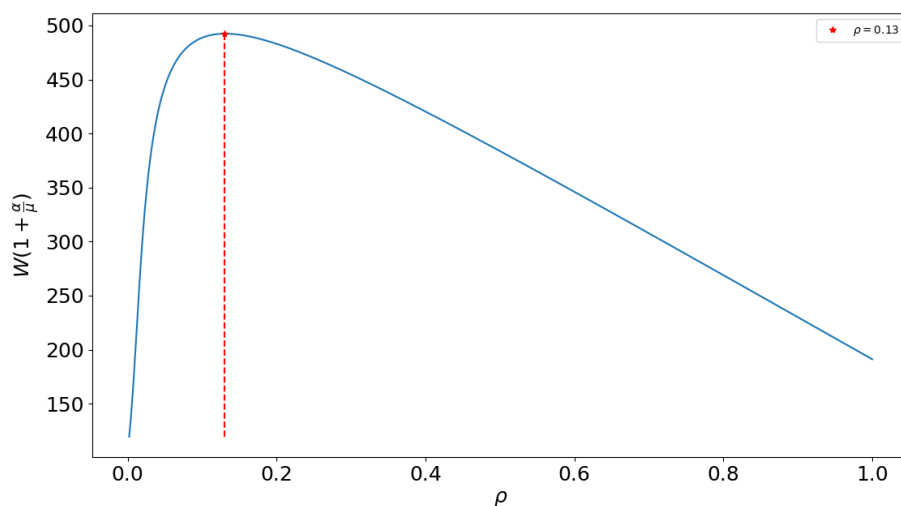


Fig. 5.2. Gráfica de la población total de abejas trabajadoras contra la fracción de tiempo ρ , que usan haciendo vigilancia.

Para este nuevo valor de ρ se hizo una gráfica análoga a 5.1. En la Figura 5.3 vemos como aumenta significativamente la población en la colmena con el valor óptimo de ρ .

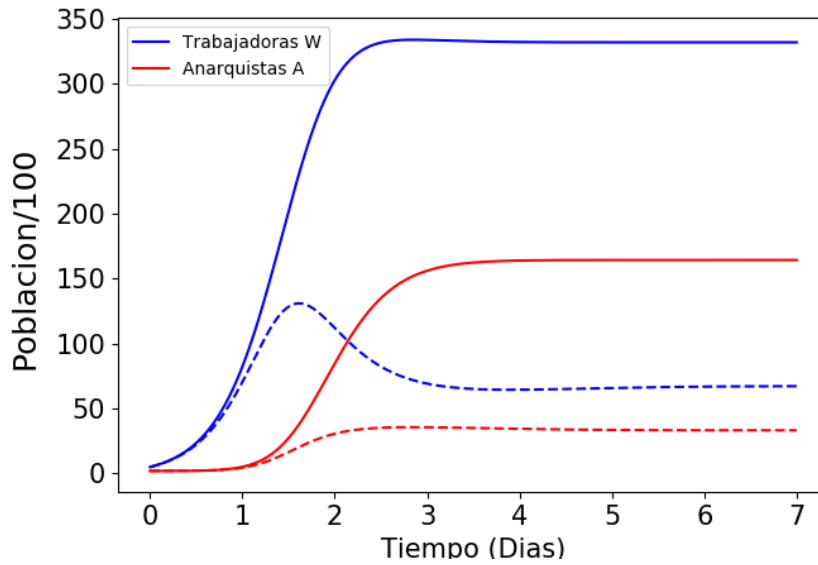


Fig. 5.3. Dinámica de la población de abejas anarquistas A y abejas trabajadoras W , líneas punteadas denotan ausencia de vigilancia de las trabajadoras y líneas continuas existencia de vigilancia. $\rho = 0.13$.

Dado que tanto W como A producen recursos pero a una diferente efectividad, para conocer la productividad de la colmena es necesario tomar las diferentes tasas de natalidad. Por lo tanto, como suponemos que el número de W y A es proporcional a la producción de la colmena (ya que mientras más abejas haya, más producción habrá), tenemos que: $\beta(1 - \rho)W + \delta A$, es la productividad de la colmena. Así, se simuló la producción total, esto es, se hizo una gráfica de $\beta(1 - \rho)W + \delta A$ contra tiempo (días D) para conocer la clase de comportamiento que tiene la productividad.

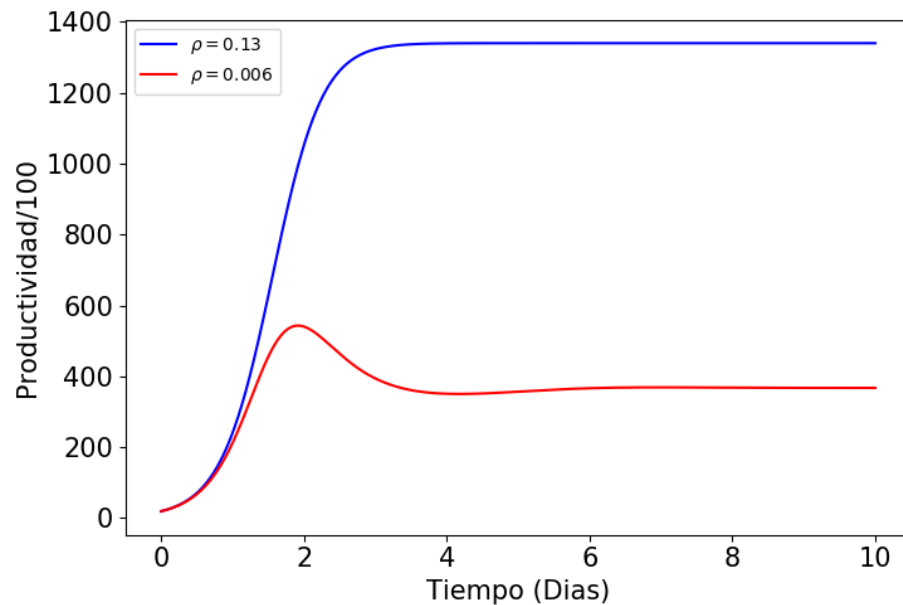


Fig. 5.4. Productividad de la colmena para el sistema 4.1-4.2.

Vemos en Fig.5.4 como la productividad crece hasta llegar a un máximo estacionario. Este punto estacionario es el que buscamos optimizar en la siguiente sección con la estrategia paliativa propuesta.

5.2. Simulaciones numéricas para el Modelo extendido

Para este caso, se realizó una simulación del modelo 4.5-4.6. Se graficó $\beta(1-\rho)W + \delta A$ contra D , pero ahora se hizo para k 's diferentes, dado que lo que buscamos es el valor óptimo del parámetro k , esto es, la fracción de abejas que podemos quitar de la colmena para inhibir el síndrome anarquista y donde su producción sea máxima. Como un primer caso usamos $\rho = 0.006$.

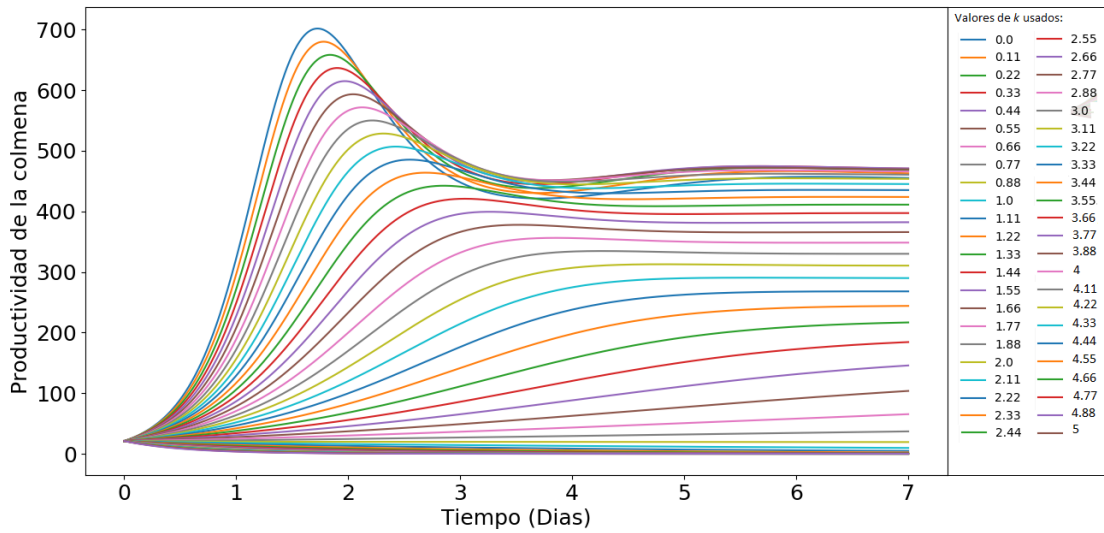


Fig. 5.5. Productividad de la colmena para diferentes k 's para el sistema 4.5-4.6 con $\rho = 0.006$.

Podemos ver en la Figura 5.5 como para todas las k 's propuestas, la productividad de la colmena siempre llega a un valor estacionario (como en el primer modelo). Ahora para conocer la dependencia de los puntos estacionarios del modelo con k , tomamos el último punto de cada una de nuestras gráficas (es decir en $D = 7$) y graficamos éste punto contra la k correspondiente a la gráfica de cada punto tomado.

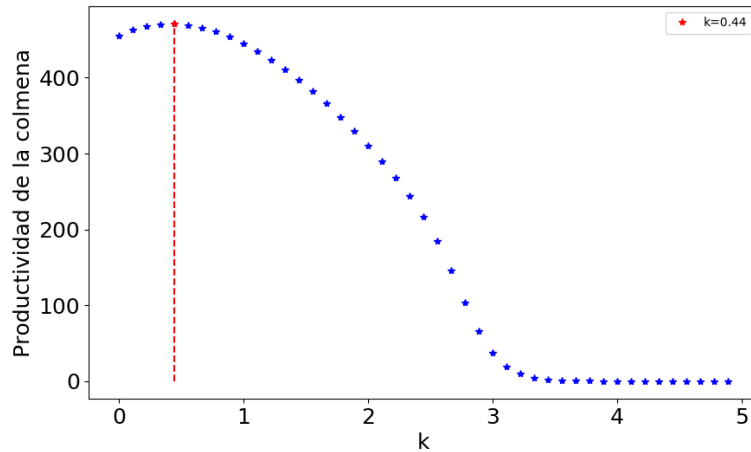


Fig. 5.6. Productividad máxima de la colmena contra el parámetro k , para $\rho = 0.006$.

En la Figura 5.6 vemos que el valor de k óptimo es $0.44D^{-1}$, lo cual permite inhibir el

síndrome anarquista y con esto, maximizar la producción de la colmena. La idea de quitar abejas de la colmena para maximizar su producción puede sonar contraintuitiva, pero debido a la existencia del síndrome anarquista y la modelación matemática de éste, hemos demostrado que la idea es factible. Además, no solo podemos conocer el valor óptimo sino que también podemos simular el comportamiento de otros parámetros que pueden, ya sea a favor o en contra, cambiar la producción de la colmena. Ahora, como un segundo caso se realizó una simulación con el valor de ρ óptimo para diferentes k 's.

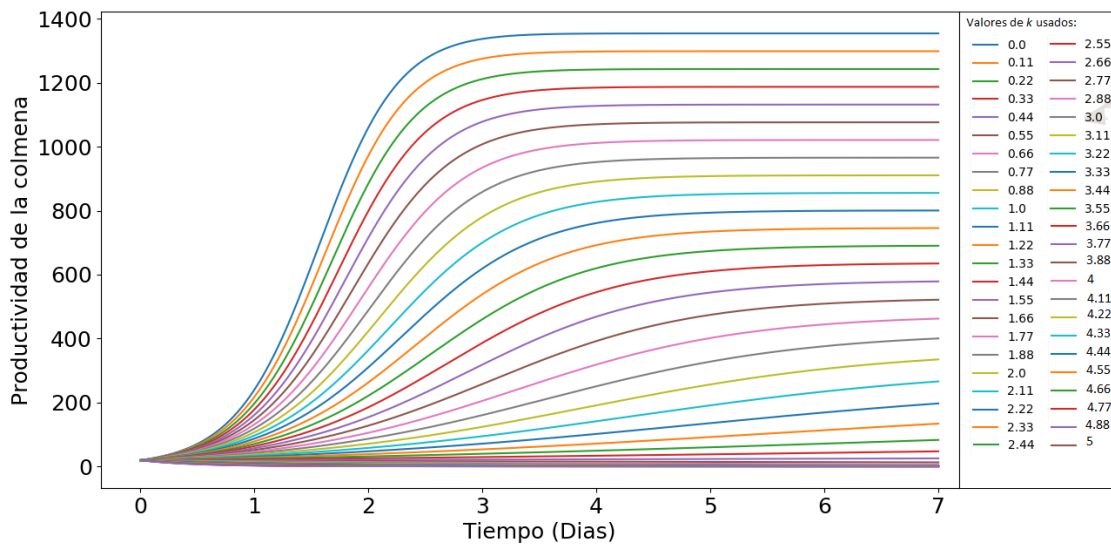


Fig. 5.7. Productividad de la colmena para diferentes k 's para el Modelo Extendido con $\rho = 0.13$.

En la Figura 5.8 podemos observar como ya no es posible optimizar más la producción de la colmena, ya que al quitar una fracción de ésta, afectamos negativamente su producción. Entonces sólo basta que la vigilancia de las trabajadoras actúe de la manera óptima para maximizar la producción de la colmena.

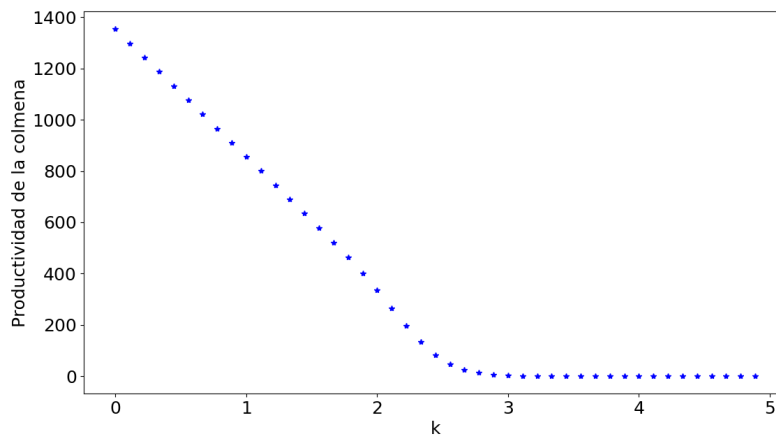


Fig. 5.8. Productividad de la colmena contra el parámetro k , para $\rho = 0.13$ donde vemos que la productividad ya no puede ser más óptima.

CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados obtenidos vemos como es posible predecir, usando un modelo cuantitativo, la forma cualitativa del comportamiento del síndrome anarquista. Esto nos permite hacer un mejor estudio del comportamiento. Vemos que es posible inferir la porción de tiempo ρ que las abejas usan en su papel de vigilantes a partir del modelo, donde encontramos para nuestros parámetros $\rho = 0.13$. Un valor que no se ha podido obtener de manera experimental. Además contamos con un argumento aún mas grande que el modelo matemático propuesto para afirmar su veracidad; la selección natural. Las abejas han tenido el tiempo suficiente para evolucionar y optimizar la forma en que llevan a cabo su producción de recursos. Aquellas que no lo han hecho, desaparecen, debido al principio de exclusión competitiva. Este principio nos dice que cuando dos especies compiten por los mismos recursos, uno de los competidores dominará llevando al otro a la extinción. Así que podemos considerar que hoy en día, las abejas se comportan de la forma más óptima posible. Por lo tanto buscar este valor por medio de nuestro modelo, y validar su veracidad, es algo muy factible. Por otro lado, con el modelo extendido, podemos conocer la fracción de abejas k que podemos quitar de la colmena para optimizar su producción inhibiendo el síndrome anarquista, encontrando $k = 0.44D^{-1}$ para el caso donde la vigilancia no se efectúa de forma óptima ($\rho = 0.006$ en nuestras simulaciones). Lo cual puede plantearse como una estrategia paliativa. Con esto, nuestros modelos nos permitieron llegar a resultados concluyentes nunca antes obtenidos hasta donde sabemos.

Bibliografía

- [1] BARRON, A., OLDROYD, B. y RATNIEKS, F., *Worker reproduction in honey-bees (Apis) and the anarchic syndrome: a review*, 2001, Behavioral Ecology and Sociobiology, 50(3), 199-208.
- [2] HOOVER, S.E.R., OLDROYD, B.P., WOSSLER, T.C. y WINSTON, M.L., *Anarchistic queen honey bees have normal queen mandibular pheromones*, 2005, Insectes Sociaux, 52(1), 6-10.
- [3] BEEKMAN, M. y OLDROYD, B., *Effects of cross-feeding anarchistic and wild type honey bees: anarchistic workers are not queen-like*, 2003, Naturwissenschaften, 90(4), 189–192.
- [4] OLDROYD, B. y RATNIEKS, F., *Evolution of worker sterility in honey-bees (Apis mellifera): how anarchistic workers evade policing by laying eggs that have low removal rates*, 2000, Behavioral Ecology and Sociobiology, 47(4), 268–273.
- [5] HOOVER, S., WINSTON, M. y OLDROYD, B., *Retinue attraction and ovary activation: responses of wild type and anarchistic honey bees (Apis mellifera) to queen and brood pheromones*, 2005, Behavioral Ecology and Sociobiology, 59(2), 278-284.
- [6] BEEKMAN, M. y OLDROYD, B., *When Workers Disunite: Intraspecific Parasitism by Eusocial Bees*, 2009, Annual Review of Entomology, 53(1), 19-37.
- [7] SIMMONS, M., *Differential equations with applications and historical notes*, 1991, McGraw-Hill, second edition.
- [8] BRAUER, F. y CASTILLO-CHAVEZ, C. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*, 2012, Texts in Applied Mathematics 40, Springer, second edition.

-
- [9] MURRAY, J.D. *Mathematical Biology: I. An Introduction*, 2002, Interdisciplinary Applied Mathematics 17, Springer, third edition.