

**DINÁMICA DE UN SISTEMA
PRESA-DEPREDADOR CUYO MODELO
CONSIDERA EL EFECTO ALLEE**

Jesús Eugenio Trujillo Guampe

**Universidad del Cauca
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación
Departamento de Matemáticas
Popayán
2016**

**DINÁMICA DE UN SISTEMA
PRESA-DEPREDADOR CUYO MODELO
CONSIDERA EL EFECTO ALLEE**

Jesús Eugenio Trujillo Guampe

**Trabajo de grado presentado como requisito parcial
para optar al título de Matemático,
otorgado por la Universidad del Cauca**

Dra. *Aida Patricia González Nieva*
Directora

Universidad del Cauca
Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación
Departamento de Matemáticas
Popayán
2016

Nota de Aceptación

Aida Patricia González Nieva
Directora

Jaime Tobar
Evaluador

Wilmer Molina
Evaluador

Popayán 13 de Junio de 2016

*Dedicado a
mi familia*

Agradecimientos

Cuando pasas una meta y miras hacia atrás, te das cuenta de que nada es tuyo.

Quiero dar gracias a Dios quien me brinda felicidad. A mi familia que ha sido un gran apoyo durante toda la carrera. A los amigos que he encontrado en el transcurso de mi vida y que me han ayudado a superarme. A todos los profesores que han dedicado su tiempo para compartir un poco de su gran conocimiento conmigo. A los funcionarios de la universidad que trabajan para lograr que los estudiantes se sientan a gusto. A los profesores Jaime Tobar y Wilmer Molina por sus sugerencias y observaciones para mejorar este trabajo. A la “profe” Aida por la oportunidad que me brindo de aprender y trabajar a su lado.

*A todas las personas que de una u otra manera hicieron posible la realización de este trabajo...
Gratitud y Bendiciones.*

*Jesús Eugenio Trujillo Guampe
Universidad del Cauca
Junio de 2016*

Índice general

Agradecimientos	II
Índice de figuras	V
Índice de tablas	VI
Notaciones	VII
Introducción	VIII
1. Modelos poblacionales no espaciales	1
1.1. Modelo Malthusiano	2
1.2. Modelo de Verhulst	3
1.3. Modelo de población con Efecto Allee	4
1.4. Modelos Lotka-Volterra	5
1.5. Respuesta funcional Holling	6
2. Sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias	8
2.1. Sistemas lineales homogéneos	8
2.2. Sistemas no lineales autónomos	10
3. Modelo que considera el efecto Allee aditivo	18
3.1. Estados estacionarios	19
3.2. Modelo con efecto Allee aditivo débil	21

3.3. Modelo con efecto Allee aditivo fuerte	28
4. Experimentación numérica	37
Apendíce	43
A. Conceptos Biológicos	43
Bibliografía	46

Índice de figuras

1.1. Diferencias entre efecto Allee débil y fuerte	5
1.2. Tipos de respuesta funcional	7
2.1. Plano fase del ejemplo 1	10
4.1. Dinámica del modelo con efecto Allee débil caso (\tilde{N}, \tilde{P}) inestable	38
4.2. Plano fase para el efecto débil caso (\tilde{N}, \tilde{P}) estable	39
4.3. Plano fase para el efecto fuerte caso (\tilde{N}, \tilde{P}) estable	40
4.4. Plano fase para el efecto fuerte caso (\tilde{N}, \tilde{P}) inestable	42

Índice de Tablas

3.1. Efecto Allee débil	35
3.2. Efecto Allee fuerte	36

Notaciones

\mathbb{R} campo ordenado de los números reales.

\mathbb{R}^n $\{(x_1, x_2, \dots, x_n) : x_i \in \mathbb{R}, i = 1, \dots, n\}$.

$C^1(E)$ conjunto de funciones con dominio E que son diferenciables en todo punto de E y además su derivada en cada punto es continua.

$\mathbb{R}^{n \times n}$ conjunto de las matrices de n filas y n columnas con entradas reales.

\forall para todo.

Introducción

El trabajo se centrará en el estudio de la estabilidad local de los estados de equilibrio hiperbólicos del siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) - \frac{NP}{N+a} \\ \frac{dP}{dt} &= sP \left(-q + \frac{N}{N+a} \right)\end{aligned}\tag{1}$$

que aparece en el artículo *Dynamics of a diffusive predator-prey model with additive Allee effect* de Y. Cai, W. Wang y J. Wang, el cual describe la dinámica poblacional de un sistema presa-depredador con efecto Allee aditivo.

La dinámica de poblaciones, grosso modo, es la rama de la biología que con el apoyo de otras ciencias, principalmente de las matemáticas trata de describir y cuantificar los cambios que continuamente ocurren en una población. Conocer la dinámica de una población implica pues conocer no sólo el tamaño y la estructura de la población, sino, lo que es más importante conocer la forma y la intensidad en que ésta cambia y se renueva.

Generalmente los modelos matemáticos para la dinámica de poblaciones, se describen en términos de la densidad de población, dado que, la población total será justamente la densidad por el área de la región habitada. Así pues, si $N(t)$ denota la densidad de una población en el tiempo t entonces, $\frac{dN}{dt}$ representa la velocidad con que la población cambia.

Los primeros estudios para modelar la dinámica de una población con una sola especie se debe a Malthus (1798) [5], quien planteó la hipótesis de que la velocidad de aumento de una

población es directamente proporcional a la población. La segunda gran contribución a la modelización de la población fue hecha por Verhulst (1838); quién partió de la suposición de que a medida que la densidad de la población aumenta, los efectos de hacinamiento y agotamiento de los recursos provocan que la tasa de natalidad disminuya y la tasa de mortalidad aumente. Sin embargo, Allee (1931) [1] observó que muchos animales toman comportamientos sociales (tales como la caza en equipo o la defensa en grupo) que pueden causar un aumento en la tasa de natalidad o una disminución en la tasa de mortalidad, dependiendo de la densidad de población, a estos efectos normalmente se les conoce como efectos Allee.

Cabe destacar, que el modelo (1) será tratado con rigor matemático, sin dejar de lado, el punto de vista de la ecología; esto con el fin de seleccionar los resultados que sean de interés en el campo de la ecología. Este trabajo de grado está dividido en cuatro capítulos: el primer capítulo muestra el surgimiento del modelamiento poblacional; este capítulo es vital para comprender el sentido ecológico de las ecuaciones diferenciales (1) que modela el efecto Allee aditivo. El segundo capítulo contiene algunas nociones de la teoría de sistemas de ecuaciones diferenciales, se definirán conceptos como estabilidad, punto crítico, y se presentarán un par de teoremas claves en el estudio de la estabilidad local de (1). En el tercer capítulo se aplica la teoría del segundo capítulo al sistema (1), de donde se obtienen dos teoremas que hacen referencia a la estabilidad local uno que considera el efecto Allee débil y otro el fuerte. Finalmente el cuarto capítulo que contiene las gráficas que apoyan los resultados obtenidos en el capítulo 3. Además se cuenta con un apéndice que hace referencia a los conceptos biológicos más usados en la modelización de poblaciones.

Capítulo 1

Modelos poblacionales no espaciales

La biomatemática es una rama reciente del conocimiento científico, donde se da el ambiente propicio para una relación de tipo cooperativa entre la matemática y la biología. La biología se beneficia del uso de los métodos y lenguajes matemáticos, mientras que, la matemática inspirada en fenómenos biológicos crea nuevos conocimientos, un ejemplo de ello, es que a partir de la hipótesis darwiniana de evolución por selección natural, se ha creado lo que se conoce como algoritmos genéticos.

Sin embargo no siempre ha sido así, pues al comienzo los biólogos se mostraban escépticos, y afirmaban que la complejidad de los seres vivos no podría ser traducida en términos de un puñado de ecuaciones, traspie que fue superado gracias al trabajo en equipo de biólogos y matemáticos; llegando al acuerdo de que las ecuaciones que intenten dar razón de una realidad biológica, deben ser una síntesis que capture los aspectos esenciales y característicos del fenómeno biológico.

En la biomatemática podemos encontrar diferentes tópicos debido a que; hasta el momento la biomatemática no se ha preocupado de explicar el *por qué*, sino el *cómo* suceden los fenómenos biológicos y en la búsqueda de explicar el *cómo*, se han logrado obtener distintos modelos, para fenómenos que la limitada percepción humana juzga como diferentes, este

trabajo estará enmarcado particularmente en el t3pico de la din3mica de poblaciones.

Un modelo poblacional es un sistema din3mico, el cual intenta describir y predecir la din3mica poblacional de una o varias especies. Para tal fin, se observan las interacciones en el ecosistema que m3s afectan a la poblaci3n y se plantean hip3tesis, llegando de esta manera a leyes que gobiernan el sistema, estas leyes generalmente son asociadas a ecuaciones diferenciales. A continuaci3n se presentan los modelos cl3sicos en la din3mica de poblaciones los cuales fueron consultados en primera instancia en [3].

1.1. Modelo Malthusiano

El primer intento serio para modelar la din3mica de poblaci3n se acredita a menudo al economista y cl3rigo ingl3s Malthus (1778). Malthus plante3 la hip3tesis de que las poblaciones humanas se puede esperar que aumenten proporcionalmente a la poblaci3n con el tiempo, en la terminolog3a moderna el modelo malthusiano ser3a un caso particular de un modelo de crecimiento lineal; ya que si $P(t)$ denota la densidad de alguna poblaci3n en el tiempo t , un modelo de crecimiento lineal en tiempo continuo tendr3a la forma:

$$\frac{dP}{dt} = r(t)P(t), \quad (1.1)$$

y el modelo de Malthus se obtendr3a dejando a $r(t) = r$ constante.

El modelo malthusiano tiene detr3s de s3, varios supuestos que lo idealizan y lo alejan de la realidad:

1. $P(t) \in C^1(\mathbb{R})$.
2. $P(t) \geq 0$ para todo $t \in \mathbb{R}$.
3. Los recursos para la supervivencia de los individuos de la poblaci3n P son inagotables y est3n distribuidos homog3neamente.

4. Los individuos están homogéneamente distribuidos en el territorio (la posición es irrelevante).
5. Las generaciones de la población se traslapan, es decir, en la población es posible encontrar individuos de edades distintas.
6. La población se encuentra aislada, no hay interacción con otras especies.
7. La población es cerrada, no hay presencia de fenómenos de migración.
8. Los individuos son indistinguibles entre sí, por ejemplo, no se hace distinción entre individuos de distinto sexo.

Aquí resulta pertinente recordar a Pedro Miramontes¹:

“...El quitar una o más de estas restricciones implica modificar el modelo matemático; prescindir de una restricción fenomenológica implica un modelo más general, más cercano a la realidad, pero importa un pago en especie matemática; es decir, un modelo más complicado desde el punto de vista matemático...”

1.2. Modelo de Verhulst

La segunda gran contribución a la modelización de la población fue la introducción de la autorregulación poblacional en la ecuación logística del matemático Belga P. F. Verhulst (1838). El elemento clave introducido por Verhulst era la noción de dependencia de la densidad, es decir, la idea de que la densidad de una población debería afectar a su tasa de crecimiento. Específicamente, la ecuación logística surge de la suposición de que a medida que la densidad de población aumenta los efectos de hacinamiento y agotamiento de los recursos provocan que la tasa de natalidad disminuya y la tasa de mortalidad aumente. La tasa neta de crecimiento de la población con densidad P está dada entonces por:

$$\frac{dP}{dt} = (r(t) - c(t)P)P, \quad (1.2)$$

¹Pedro Miramontes, *La Biología Matemática*, Grupo de Biomatemática, Facultad de Ciencias, UNAM.

donde $c(t)$ es siempre no negativo y $c(t)P$ representa el efecto que tiene la densidad de la población sobre su tasa de crecimiento. Luego si r y c son constantes, podemos introducir la nueva variable $K = \frac{r}{c}$ y escribir (1.2) como:

$$\frac{dP}{dt} = r \left(1 - \frac{P}{K}\right) P. \quad (1.3)$$

La ecuación (1.3) es la forma estándar usada en la literatura biológica para la ecuación logística. El parámetro r es a menudo llamado la tasa intrínseca de crecimiento de la población, mientras que K se llama la capacidad de carga.

1.3. Modelo de población con Efecto Allee

Allee (1931) observó que muchos animales toman comportamientos sociales, tales como la caza cooperativa o defensa en grupo que pueden causar un aumento en la tasa de nacimiento o una disminución en su tasa de mortalidad dependiendo de la densidad de población por lo menos en algunas densidades. Además, la tasa de depredación puede disminuir con la densidad de presas. En presencia de tales efectos, que normalmente se conocen como efectos Allee, el modelo (1.2) tendrá una forma más general:

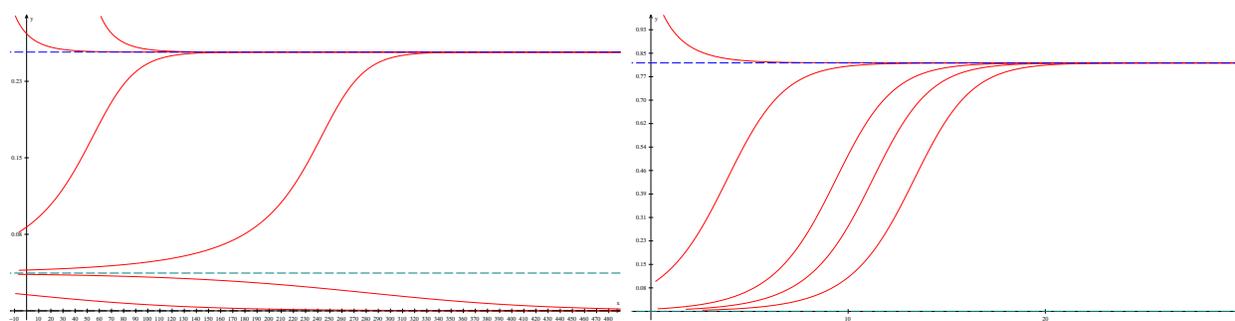
$$\frac{dP}{dt} = g(t, P)P, \quad (1.4)$$

donde g puede estar aumentando para algunos valores de P y disminuyendo para otros.

El efecto Allee ha sido modelado de diferentes maneras. En un modelo de depredación clásica, se asume que la tasa de crecimiento de las presas es amortiguada por el efecto Allee, si $N = N(t)$ indica el tamaño de la población, la ecuación de crecimiento habitual, que expresa el efecto Allee está dada por:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) (N - m), \quad (1.5)$$

el cual es llamado efecto Allee multiplicativo. Aquí r es la tasa de crecimiento intrínseca o potencial biótico de la presa N , y K es la capacidad de carga. Si $-K < m < 0$, entonces el



(a) Curvas solución del efecto Allee aditivo fuerte con $K = 1$, $r = 1$, $m = 0,71$ y $b = 0,7$ (b) Curvas solución del efecto Allee aditivo débil con $K = 1$, $r = 1$, $m = 0,22$ y $b = 0,4$

Figura 1.1: Diferencias entre efecto Allee débil y fuerte

efecto Allee es considerado débil; mientras que si $0 < m < K$, el efecto Allee es considerado fuerte. El efecto Allee fuerte presenta una población umbral, y la población debe superar este umbral para crecer. En contraste, una población con un efecto Allee débil no tiene umbral. La siguiente ecuación

$$\frac{dN}{dt} = N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right), \quad (1.6)$$

muestra el efecto Allee aditivo. En (1.6) $\frac{mN}{N+b}$ es el término del efecto Allee aditivo, m y b son las constantes del efecto Allee y $K > b$. Además el efecto Allee aditivo es débil si $m < br$, entre tanto, si $m > br$ el efecto Allee es considerado fuerte. En la figura 1.1 se puede observar la presencia del umbral para el efecto Allee fuerte lo que implica que si la densidad de población está por debajo de este umbral la población al transcurrir el tiempo se extinguirá; mientras que el efecto Allee débil predice que la población tiende a estabilizarse alrededor de un valor, sin peligro de extinción.

1.4. Modelos Lotka-Volterra

Los primeros modelos para especies que interactúan fueron introducidos en las obras del químico A. Lotka (1925) y del matemático V. Volterra (1926). Estos modelos, para el caso

de dos especies con densidades N y P respectivamente, toman la forma:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= (a + bN + cP)N \\ \frac{dP}{dt} &= (d + eP + fN)P.\end{aligned}\tag{1.7}$$

Donde los coeficientes a y d son análogos a la tasa de crecimiento lineal $r(t)$ en el modelo de Verhulst (1.2). Los coeficientes b y e representan la dependencia de la densidad entre especies, en analogía con el término $c(t)$ en (1.2). Los coeficientes c y f , describen las interacciones entre especies diferentes. La naturaleza de la interacción (competición, mutualismo, o interacción presa depredador) determina los signos de c y f .

- Si las especies N y P compiten, entonces $c, f < 0$.
- Si la especie P se aprovecha de la especie N , entonces $f > 0$ y $c < 0$.
- Si las especies N y P son mutualistas, entonces $c, f > 0$.

En el caso donde la especie P se alimenta de la especie N , a menudo se asume que $b < 0$ (por lo que la especie presa N satisface una ecuación logística en ausencia de depredación), pero que $e = 0$ mientras $d < 0$. Bajo estos supuestos la población depredador disminuirá de forma exponencial en ausencia de presas (porque $d < 0$), pero el único mecanismo de regulación de la población de depredadores es la disponibilidad de presas (porque $e = 0$, lo que implica que la tasa de crecimiento de la población depredador no depende de la densidad de depredadores).

1.5. Respuesta funcional Holling

En el estudio de la interacción presa-depredador, se pueden plantear diferentes preguntas, como por ejemplo: ¿cómo responden los depredadores a los cambios en la densidad de presas? Entre las distintas respuestas de los predadores a variaciones de la densidad de presas se destacan la respuesta numérica y la respuesta funcional. La respuesta numérica se refiere a los cambios en la densidad de los depredadores debido a variaciones en la reproducción

y/o supervivencia, y la respuesta funcional se refiere a los cambios en el número de presas consumidas por depredador en unidad de tiempo.

Para los consumidores es de gran importancia la densidad de su alimento, ya que por regla general, cuanto mayor es la densidad del alimento mayor es el consumo del depredador. La variación de la tasa de consumo de un individuo en función de la densidad de las presas (respuesta funcional) es variable, y fue clasificada en tres tipos de respuestas por Holling en 1959: las respuestas de tipo I, II y III.

Tipo I El número de presas consumidas por unidad de tiempo aumenta en forma lineal con el número de presas disponibles, hasta que alcanza un máximo, a partir del cual la tasa de consumo permanece constante.

Tipo II Es la respuesta más frecuente en la naturaleza. La tasa de consumo aumenta con la densidad de las presas, pero va disminuyendo su velocidad hasta alcanzar una plataforma en la cual la tasa de consumo permanece constante, independientemente de la densidad de presa disponible.

Tipo III Existe un incremento inicial en la tasa de consumo con el aumento de la densidad de presas hasta un punto de inflexión, en el cual comienza una desaceleración hasta alcanzar una plataforma similar al que se da en la respuesta de tipo II, por ende, este tipo de respuesta tiene una curva sigmoidea.

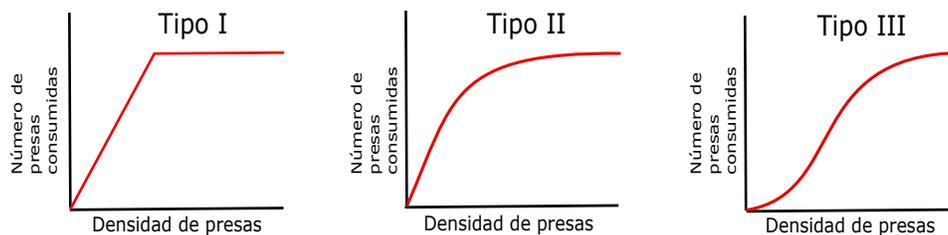


Figura 1.2: Tipos de respuesta funcional

Capítulo 2

Sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias

La característica principal que experimenta un proceso biológico, es que evoluciona con el tiempo, esto implica que los procesos biológicos pueden ser considerados como un sistema dinámico, de esta manera, las ecuaciones diferenciales ordinarias se convierten en una herramienta básica para quien se aventure a comprender el funcionamiento del mundo ecológico. Por esta razón se necesitan resultados de la teoría de sistemas de ecuaciones diferenciales para estudiar la dinámica del sistema en estudio (1).

A continuación se presentan los conceptos que sirven de base para demostrar los teoremas que aparecerán en el siguiente capítulo, los cuales hacen referencia a los estados de equilibrio hiperbólicos de (1).

2.1. Sistemas lineales homogéneos

Suponga que se tienen un conjunto de variables $\{x_1, x_2, \dots, x_n\}$, las cuales dependen de una única variable independiente t y que la dinámica de las variables se expresa mediante ecuaciones diferenciales de la forma:

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x} \tag{2.1}$$

donde $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$, $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ y

$$\dot{\mathbf{x}} = \frac{d\mathbf{x}}{dt} = \begin{bmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \vdots \\ \frac{dx_n}{dt} \end{bmatrix},$$

(2.1) se denomina *sistema lineal* de ecuaciones diferenciales ordinarias homogéneo con coeficientes constantes.

Definición 1. [Subespacios estable e inestable] Sea $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ el subespacio estable, centro e inestable del sistema $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x}$, E^s , E^c y E^u son los subespacios de \mathbb{R}^n generados por las partes real e imaginaria de los vectores propios que corresponden a los valores propios con parte real negativa, cero y positiva respectivamente.

Ejemplo 1. Considere el sistema lineal

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1 \\ \dot{x}_2 &= -x_2 \end{aligned} \tag{2.2}$$

el cual en forma matricial puede ser escrito como

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x} \tag{2.3}$$

donde

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{bmatrix}$$

Usando el método de separación de variables se obtiene que la solución general del sistema esta dada por:

$$\mathbf{x}(t) = \begin{bmatrix} e^t & 0 \\ 0 & e^{-t} \end{bmatrix} C \tag{2.4}$$

donde $C = x(0)$.

La expresión (2.4) define un movimiento a lo largo de las curvas solución, es decir, cada punto $C \in \mathbb{R}^2$ se desplaza al punto $x(t) \in \mathbb{R}^2$ después del tiempo t . Este movimiento se puede describir geoméricamente dibujando las curvas solución en el plano x_1x_2 , conocido como el *plano fase*.

La función $f(\mathbf{x}) = \mathbf{A}\mathbf{x}$ define una función $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ la que a su vez define un campo vectorial en \mathbb{R}^2 , esto es, a cada punto $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^2$, la función f asigna un vector $f(\mathbf{x})$. Si dibujamos cada vector $f(\mathbf{x})$ con su punto inicial en el punto $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^2$, obtenemos una representación geométrica de un campo vectorial como se muestra en la figura 2.1.

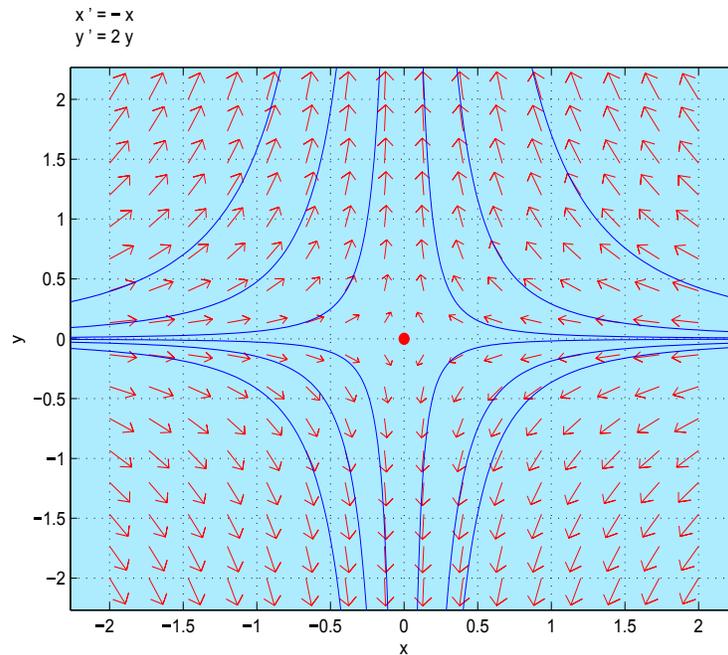


Figura 2.1: Plano fase del ejemplo 1

2.2. Sistemas no lineales autónomos

Al sistema dinámico modelado por la siguiente ecuación se le conoce como sistema no lineal autónomo:

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}) \quad (2.5)$$

con $\mathbf{x} : I \subset \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$, una función de valor vectorial y f una función de variable y valor vectorial, $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, y además f una función no lineal. El sistema dinámico modelado por (2.5) se dice que es *autónomo* porque la función f no depende explícitamente del tiempo.

Definición 2. *Dados los sistemas dinámicos con ley*

$$i) \quad \dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}) \quad (\text{sistema no lineal})$$

$$ii) \quad \dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x} \quad (\text{sistema lineal})$$

Se dice que i) y ii) son topológicamente equivalentes cerca del origen, si existe un homeomorfismo H que aplica un conjunto abierto V_1 que contiene al origen, en otro conjunto abierto V_2 que también contiene al origen, y además, H aplica trayectorias de i) que están en V_1 en trayectorias de ii) que están en V_2 , y se preserva la orientación en el tiempo, es decir, si una trayectoria de i) va de \mathbf{x}_1 a \mathbf{x}_2 en V_1 , entonces la trayectoria correspondiente en ii) va de $H(\mathbf{x}_1)$ a $H(\mathbf{x}_2)$ en V_2 .

En el caso de que i) y ii) sean topológicamente equivalentes y H preserve la parametrización del tiempo, se dirá que i) y ii) tienen la misma estructura cualitativa cerca del origen.

Definición 3. *Los puntos estacionarios (o estados estacionarios, o puntos de equilibrio) del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ son estados invariantes en el tiempo, de ahí que, \mathbf{x}_0 es un estado estacionario si $f(\mathbf{x}_0) = \mathbf{0}$.*

Definición 4. *Dado el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$, \mathbf{x}_0 un estado estacionario del sistema y $\mathbf{A} = Df(\mathbf{x}_0)$ se dice que:*

- \mathbf{x}_0 es un estado estacionario hiperbólico si todos los valores propios de la matriz \mathbf{A} tienen parte real distinta de cero.
- \mathbf{x}_0 es un estado estacionario hiperbólico tipo **fuente** si la parte real de todos los valores propios de \mathbf{A} son números positivos.
- \mathbf{x}_0 es un estado estacionario hiperbólico tipo **sumidero** si la parte real de todos los valores propios de \mathbf{A} son números negativos.

- \mathbf{x}_0 es un estado estacionario hiperbólico tipo **silla** si existen valores propios de \mathbf{A} , λ_1 y λ_2 tales que la parte real de λ_1 es negativa y la parte real de λ_2 es positiva.

Teorema 2.2.1. [Harman-Grobman] Sean E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n que contiene al origen, $f \in C^1(E)$ y sea $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ el sistema no lineal. Supongamos que $f(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$ y $\mathbf{A} = Df(\mathbf{0})$ no tiene valores propios con parte real nula. Entonces

- i) $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ (sistema no lineal)
- ii) $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{Ax}$ (sistema lineal)

tienen la misma estructura cualitativa cerca del origen.

Demostración. Una prueba de este teorema se puede encontrar en [6, Pág. 120]

Al sistema $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{Ax}$ se le conoce como linealización del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ en el punto estacionario \mathbf{x}_0

Definición 5. Una n -variedad diferenciable M , es un espacio métrico conexo con una cubierta $\{C_\alpha\}$, es decir,

$$M = \bigcup_{\alpha} C_{\alpha};$$

tales que:

- para cada α , C_α es homeomorfo a $B = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n / |\mathbf{x}| < 1\}$, es decir, para todo α existe un homeomorfismo h_α de C_α en B .
- si $U_\alpha \cap U_\beta \neq \emptyset$ y $h_\alpha : U_\alpha \rightarrow B$, $h_\beta : U_\beta \rightarrow B$ son homeomorfismo, entonces $h_\alpha(U_\alpha \cap U_\beta)$ y $h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta)$ son subconjuntos de \mathbb{R}^n y además

$$h = h_\alpha \circ h_\beta^{-1} : h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta) \rightarrow h_\alpha(U_\alpha \cap U_\beta)$$

es una función diferenciable y para todo $\mathbf{x} \in h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta)$ $\det(Dh(x)) \neq 0$.

Definición 6. [Flujo del sistema] Si $\phi(t, \mathbf{x}_0)$ es la solución del problema de valor inicial

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}) \\ \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0 \end{cases}$$

definida para todo $t \in \mathbb{R}$. Entonces el conjunto de funciones ϕ_t definido por $\phi_t(\mathbf{x}_0) = \phi(t, \mathbf{x}_0)$ es llamado el flujo del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$

Definición 7. [Conjuntos invariantes positivo y negativo] Sean E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n , $f \in C^1(E)$ y si se denota por ϕ_t al flujo del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$. Entonces un subconjunto $S \subset E$ es llamado **invariante con respecto al flujo** ϕ_t , si $\phi_t(S) \subset S$ para todo $t \in \mathbb{R}$ y es llamado **invariante positivo (o negativo) con respecto al flujo** ϕ_t , si $\phi_t(S) \subset S$ para todo $t \geq 0$ (o $t \leq 0$).

Definición 8. [Estado estacionario estable, inestable y asintóticamente estable] Sean ϕ_t el flujo del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ y \mathbf{x}_0 un estado estacionario de este sistema. \mathbf{x}_0 es un estado estacionario **estable** si para cada $\epsilon > 0$ existe un $\delta > 0$ tal que si $\|\bar{\mathbf{x}} - \mathbf{x}_0\| < \delta$ y $t > 0$ entonces $\|\phi_t(\bar{\mathbf{x}}) - \mathbf{x}_0\| < \epsilon$.

\mathbf{x}_0 es **inestable** cuando no es estable. Y \mathbf{x}_0 es **asintóticamente estable** si es estable y además existe $\delta > 0$ tal que si $\|\bar{\mathbf{x}} - \mathbf{x}_0\| < \delta$ entonces

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi_t(\bar{\mathbf{x}}) = \mathbf{x}_0$$

Teorema 2.2.2. [Variedad Estable] Sean E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n que contiene al origen, $f \in C^1(E)$ y sea $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ el sistema no lineal. Supongamos que $f(\mathbf{0}) = \mathbf{0}$ y $\mathbf{A} = Df(\mathbf{0})$ tiene k valores con parte real negativa y $(n - k)$ valores propios con parte real positiva. Entonces:

1. existe una k -variedad diferenciable S tangente en $\mathbf{0}$ al subespacio estable E^S del sistema $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x}$; y si se denota por ϕ_t al flujo del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$, entonces para todo $t \geq 0$ se tiene que S es un conjunto invariante positivo para el flujo.
2. existe una $(n - k)$ -variedad diferenciable U tangente en $\mathbf{0}$ al subespacio inestable E^U del sistema $\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x}$; y si se denota por ϕ_t al flujo del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$, entonces para todo $t \geq 0$ se tiene que U es un conjunto invariante negativo para el flujo.

Demostración. *Una prueba de este teorema se puede encontrar en [6, Pág. 107]*

El siguiente teorema caracteriza a los sistemas lineales 2×2 en términos de la traza y el determinante de la matriz \mathbf{A}

Teorema 2.2.3. [Teorema sistemas 2×2] Sean $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$, $\delta = \det(\mathbf{A})$, $\tau = \text{traza}(\mathbf{A})$ y considere el sistema

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x} \quad (2.6)$$

entonces:

1. Si $\delta < 0$ entonces (2.6) tiene un punto silla en el origen.
2. Si $\delta > 0$ y $\tau < 0$ entonces el origen es un estado estacionario hiperbólico tipo sumidero del sistema (2.6).
3. Si $\delta > 0$ y $\tau > 0$ entonces el origen es un estado estacionario hiperbólico tipo fuente del sistema (2.6).

Demostración. *Una prueba de este teorema se puede encontrar en [6, Pág. 25]*

Teorema 2.2.4. Sean E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n , $f \in C^1(E)$ y suponga que \mathbf{x}_0 es un estado estacionario estable del sistema $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$. Entonces ningún valor propio de $Df(\mathbf{x}_0)$ tiene parte real positiva.

Demostración. *Una prueba de este teorema se puede encontrar en [4, Pág. 187]*

Corolario 1. *Un estado estacionario hiperbólico o es inestable o bien es asintóticamente estable.*

Por el anterior corolario se puede deducir que el origen es asintóticamente estable cuando el teorema 2.2.3 afirma que es sumidero y que el origen es inestable cuando el teorema 2.2.3 afirma que es silla o fuente.

Nota 1. Los teoremas: Harman - Grobman, Variedad Estable y Teorema sistemas 2×2 , también se pueden aplicar a los puntos estacionarios distintos del origen haciendo una traslación de la siguiente manera:

Si $\mathbf{x}_0 \neq \mathbf{0}$ es un punto estacionario de $\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x})$ entonces con el cambio de variable,

$$\tilde{\mathbf{x}} = \mathbf{x} - \mathbf{x}_0$$

se obtiene,

$$\dot{\tilde{\mathbf{x}}} = \dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}) = f(\tilde{\mathbf{x}} + \mathbf{x}_0).$$

Después llamando $F(\tilde{\mathbf{x}}) = f(\tilde{\mathbf{x}} + \mathbf{x}_0)$ se tiene que $\mathbf{0}$ es un punto estacionario del sistema:

$$\dot{\tilde{\mathbf{x}}} = F(\tilde{\mathbf{x}})$$

y además,

$$DF(\tilde{\mathbf{x}}) = Df(\tilde{\mathbf{x}} + \mathbf{x}_0)$$

luego,

$$DF(\mathbf{0}) = Df(\mathbf{x}_0).$$

Teorema 2.2.5. [Existencia y Unicidad] Sean E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n que contiene a \mathbf{x}_0 y $f \in C^1(E)$. Entonces existe $a > 0$ tal que el problema de valor inicial

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}) \\ \mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0 \end{cases}$$

tiene una única solución $\phi(t, \mathbf{x}_0)$ definida en el intervalo $[-a, a]$.

Demostración. Una prueba de este teorema se puede encontrar en [6, Pág. 74]

Observación 2.2.1. Si $\phi(t, \mathbf{x}_0)$ es solución de problema de valor inicial y si $\phi(\hat{t}, \mathbf{x}_0) = \mathbf{w}_0$ para algún $\hat{t} \in \mathbb{R}$ entonces, por el anterior teorema, $\phi(t, \mathbf{x}_0) = \phi(t - \hat{t}, \mathbf{w}_0)$

A continuación se usará el teorema (2.2.5) para demostrar que el conjunto $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2/x > 0, y > 0\}$ es invariante con respecto al flujo ϕ_t del sistema 1.

Lema 1. El conjunto Ω es invariante del flujo del sistema:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) - \frac{NP}{N+a} \\ \frac{dP}{dt} &= sP \left(-q + \frac{N}{N+a} \right). \end{aligned} \quad (2.7)$$

Demostración: Si $N(t) \equiv 0, \forall t > 0$ entonces

$$\frac{dN}{dt} = 0 = N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) - \frac{NP}{N+a}$$

luego si $P^*(t)$ es solución del problema de valor inicial:

$$\begin{cases} \frac{dP^*}{dt} = sP^*(-q) \\ P^*(0) = P_0 > 0 \end{cases}$$

entonces

$$\phi \left(t, \begin{pmatrix} 0 \\ P_0 \end{pmatrix} \right) = \begin{pmatrix} 0 \\ P^*(t) \end{pmatrix}$$

es solución de (2.7); esto quiere decir que el conjunto $\Gamma = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2/x = 0, y > 0\}$ es invariante respecto al flujo ϕ_t

Si $P(t) \equiv 0, \forall t > 0$ entonces

$$\frac{dP}{dt} = 0 = sP \left(-q + \frac{N}{N+a} \right)$$

luego si $N^*(t)$ es solución del problema de valor inicial:

$$\begin{cases} \frac{dN^*}{dt} = N^* \left(r \left(1 - \frac{N^*}{K} \right) - \frac{m}{N^*+b} \right) \\ N^*(0) = N_0 > 0 \end{cases}$$

entonces

$$\phi \left(t, \begin{pmatrix} N_0 \\ 0 \end{pmatrix} \right) = \begin{pmatrix} N^*(t) \\ 0 \end{pmatrix}$$

es solución de (2.7); esto quiere decir que el conjunto $\Delta = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 / x > 0, y = 0\}$ es invariante respecto al flujo ϕ_t .

Sea

$$g(t) = \phi \left(t, \begin{pmatrix} N_0 \\ P_0 \end{pmatrix} \right)$$

con $N_0, P_0 > 0$ una solución del sistema (2.7) entonces si $g(\ddot{t}) = (g_1(\ddot{t}), g_2(\ddot{t}))$ con $g_1(\ddot{t}) \leq 0$ entonces para algun $\dot{t} \in \mathbb{R}$ $g(\dot{t}) = (0, g_2(\dot{t}))$ por la unicidad garantizada por el teorema (2.2.5) se tiene que

$$g(t) = \phi \left(t, \begin{pmatrix} 0 \\ g_2(\dot{t}) \end{pmatrix} \right)$$

lo cual contradice que el conjunto Γ sea invariante respecto al flujo ϕ_t .

De la misma manera, si $g(\ddot{t}) = (g_1(\ddot{t}), g_2(\ddot{t}))$ con $g_2(\ddot{t}) \leq 0$ entonces para algun $\dot{t} \in \mathbb{R}$ $g(\dot{t}) = (g_1(\dot{t}), 0)$ luego por la unicidad garantizada por el teorema (2.2.5) se tiene que

$$g(t) = \phi \left(t, \begin{pmatrix} g_1(\dot{t}) \\ 0 \end{pmatrix} \right)$$

lo cual contradice que el conjunto Δ sea invariante respecto al flujo ϕ_t □

Capítulo 3

Modelo que considera el efecto Allee aditivo

En este capítulo se estudia la estabilidad local de los estados estacionarios del modelo objetivo central del trabajo, el cual tiene respuesta funcional Holling-II y efecto Allee aditivo en presa, este modelo aparece en el artículo [2] y tiene la siguiente forma:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) - \frac{NP}{N+a} \\ \frac{dP}{dt} &= sP \left(-q + \frac{N}{N+a} \right)\end{aligned}\tag{3.1}$$

donde

- $N(t)$ denota la densidad de población de las presas.
- $P(t)$ denota la densidad de población de los depredadores.
- a, b, r, s, q, K son números reales positivos.
- a es una constante de saturación media, es decir, la cantidad de presas necesarias para alcanzar la de la tasa máxima de consumo.
- r es la tasa de crecimiento intrínseca o potencial biológico de las presas N ($0 < r \leq 1$).

- K es la capacidad de carga.
- m y b son constantes del efecto Allee aditivo.
- q es la tasa de muerte de los depredadores ($0 < q < 1$).
- s es la concentración de alimento.

Se toma como hipótesis general que la capacidad de carga es mayor que la constante b del efecto Allee aditivo, esto es $K > b$.

El estudio del modelo se dividirá en tres partes. En la primera se determinaran los estados de equilibrio del modelo (3.1). En la segunda parte se estudiará la acción del efecto Allee débil y por último en la tercera parte, se estudiará la acción del efecto Allee fuerte.

3.1. Estados estacionarios

Los estados estacionarios se obtienen de resolver el sistema:

$$\begin{cases} N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) - \frac{NP}{N+a} = 0 \\ sP \left(-q + \frac{N}{N+a} \right) = 0 \end{cases}$$

el cual es equivalente a:

$$\begin{cases} N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} - \frac{P}{N+a} \right) = 0 \\ sP \left(-q + \frac{N}{N+a} \right) = 0 \end{cases}$$

de donde se tienen los siguientes casos:

Caso 1: $N = 0$ y $P = 0$.

Se consigue así el primer punto estacionario $E_0 = (0, 0)$.

Caso 2: $N = 0$ y $-q + \frac{N}{N+a} = 0$ ($P \neq 0$).

De ahí que $q = 0$ lo cual contradice las hipótesis del modelo, así que no se considerará este caso.

Caso 3: $r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{m}{N+b} - \frac{P}{N+a} = 0$ y $P = 0$ ($N \neq 0$).

De ahí que

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{m}{N+b} = 0 \quad (3.2)$$

y mediante algunas operaciones algebraicas se puede observar que

$$r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{m}{N+b} = 0 \Leftrightarrow rN^2 - r(K-b)N - K(br-m) = 0$$

lo cual tiene dos posibles soluciones

$$N_1 = \frac{r(K-b) + \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m)}}{2r} \quad (3.3)$$

$$N_2 = \frac{r(K-b) - \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m)}}{2r} \quad (3.4)$$

de esta manera se encuentran otros dos puntos estacionarios $E_1 = (N_1, 0)$ y $E_2 = (N_2, 0)$.

Observación 3.1.1. *Es importante notar cinco relaciones que se observan de las expresiones de N_1 y N_2 ; estas son:*

- $N_2 + b = \frac{(K+b) - \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m)}}{2r} = K - N_1$
- $N_1 + b = \frac{(K+b) + \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m)}}{2r} = K - N_2$
- Si $r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m) \geq 0$, entonces $N_2 < N_1$
- Si $r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m) \geq 0$, entonces $N_1 \geq \frac{(K-b)}{2}$
- Si $r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m) \geq 0$, entonces $N_2 \leq \frac{(K-b)}{2}$

Caso 4: $r \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{m}{N+b} - \frac{P}{N+a} = 0$ y $-q + \frac{N}{N+a} = 0$ ($N \neq 0$ y $P \neq 0$).

De donde

$$\tilde{N} = \frac{aq}{1-q} \quad (3.5)$$

y

$$\begin{aligned}
\tilde{P} &= (\tilde{N} + a) \left(r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} \right) \\
&= \left(\frac{aq}{1-q} + a \right) \left(r \left(1 - \frac{\frac{aq}{1-q}}{K} \right) - \frac{m}{\frac{aq}{1-q} + b} \right) \\
&= \left(\frac{a}{1-q} \right) \left(r \left(1 - \frac{aq}{(1-q)K} \right) - \frac{m(1-q)}{(1-q)b + aq} \right) \\
&= \left(\frac{a}{1-q} \right) \left(\frac{(1-q)rK - arq}{(1-q)K} - \frac{m(1-q)}{(1-q)b + aq} \right) \\
&= ar \left(\frac{(1-q)K - aq}{(1-q)^2K} \right) - \frac{am}{(1-q)b + aq}
\end{aligned} \tag{3.6}$$

son las coordenadas del cuarto punto estacionario $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$.

Por su parte la matriz jacobiana del sistema dinámico (3.1) toma la siguiente forma:

$$\begin{aligned}
A &= \begin{bmatrix} \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) + N \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N+b)^2} \right) - \frac{P(N+a) - NP}{(N+a)^2} & -\frac{N}{N+a} \\ sP \left(\frac{N+a-N}{(N+a)^2} \right) & s \left(-q + \frac{N}{N+a} \right) \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) + N \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N+b)^2} \right) - \frac{aP}{(N+a)^2} & -\frac{N}{N+a} \\ \frac{as}{(N+a)^2} P & s \left(-q + \frac{N}{N+a} \right) \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

3.2. Modelo con efecto Allee aditivo débil

El siguiente teorema muestra la estabilidad local de los puntos estacionarios hallados en la anterior sección; pero únicamente para el caso cuando el efecto Allee aditivo es débil, es decir, cuando $m < br$.

Teorema 3.2.1 (Efecto Allee Débil). Sean N_1 , N_2 , \tilde{N} y \tilde{P} como en las ecuaciones (3.3), (3.4), (3.5) y (3.6) respectivamente; si $m < br + \frac{r}{K}\tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right)$ y $\max(b, \tilde{N}) < K$, entonces: Localmente

1. $E_0 = (0, 0)$ es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).
2. $E_1 = (N_1, 0)$ es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).
3. $E_2 = (N_2, 0)$ no tiene sentido desde el punto de vista de la dinámica de poblaciones.
4. Si además $Km(1 - q)^3(a - b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, $E = (\tilde{N}, \tilde{P})$ es un estado estacionario asintóticamente estable para el modelo (3.1).
5. Si además $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, $E = (\tilde{N}, \tilde{P})$ es un estado estacionario inestable para el modelo (3.1).

Demostración: En esta demostración se buscará que los puntos estacionarios tengan sentido biológico, es decir, que sus componentes sean mayores o iguales que cero, luego se hará uso del teorema de Harman-Grobman (2.2.1) para linealizar el modelo (3.1), y después mediante el teorema de sistemas lineales 2×2 (2.2.3) se identificará si los estados estacionarios del modelo linealizado son sillas o fuentes o bien sumideros. Esta prueba estará dividida en cinco ítems de los cuales el 4 y 5 son muy similares, por lo cual, en la prueba se darán los detalles exhaustivos solo para el ítem 4.

1. Evaluando la matriz jacobiana del sistema (3.1) en E_0 , obtenemos la matriz

$$A(E_0) = \begin{bmatrix} r - \frac{m}{b} & 0 \\ 0 & -sq \end{bmatrix}$$

con valores propios reales $\lambda_1 = r - \frac{m}{b} > 0$ y $\lambda_2 = -sq < 0$, luego por teorema de H-G (2.2.1) el sistema (3.1) y el sistema lineal

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \left(r - \frac{m}{b} \right) N \\ \frac{dP}{dt} &= (-sq) P \end{aligned} \tag{3.7}$$

tienen la misma estructura cualitativa cerca de E_0 . Por otro lado, como $\det(A(E_0)) = (r - \frac{m}{b})(-sq) < 0$, entonces por teorema de sistemas lineales 2×2 (2.2.3), E_0 es un punto silla para el modelo (3.7) y por tanto, localmente un punto silla para el sistema (3.1).

2. Como $m < br$ y $K > b$, tenemos que

$$N_1 = \frac{r(K - b) + \sqrt{r^2(K - b)^2 + 4rK(br - m)}}{2r} > 0$$

de ahí que $E_1 = (N_1, 0)$ sí tiene sentido biológico.

Ahora, la matriz jacobiana evaluada en E_1 toma la siguiente forma:

$$A(E_1) = \begin{bmatrix} 0 + N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1 + b)^2} \right) & -\frac{N_1}{N_1 + a} \\ 0 & s \left(-q + \frac{N_1}{N_1 + a} \right) \end{bmatrix}$$

con valores propios

$$\lambda_1 = N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1 + b)^2} \right) \quad y \quad \lambda_2 = s \left(-q + \frac{N_1}{N_1 + a} \right).$$

Se demostrará que $\det(A(E_1)) = \lambda_1 \lambda_2 < 0$, para lo cual se advertiran dos desigualdades $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 > 0$.

Para obtener la primera desigualdad recuerde que N_1 satisface la ecuación (3.2), esto es:

$$r \left(1 - \frac{N_1}{K} \right) - \frac{m}{N_1 + b} = 0$$

de donde, por medio operaciones algebraicas elementales es posible deducir la siguiente igualdad:

$$\frac{m}{(N_1 + b)^2} = \frac{r}{K} \left(\frac{K - N_1}{N_1 + b} \right)$$

pero, por observaciones anteriores se sabe que $K - N_1 = N_2 + b$ y que $N_2 < N_1$, luego

$$\frac{m}{(N_1 + b)^2} = \frac{r}{K} \left(\frac{N_2 + b}{N_1 + b} \right) < \frac{r}{K}$$

de donde se concluye que $\lambda_1 = N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1 + b)^2} \right) < 0$.

Para verificar la segunda desigualdad, se observan las siguientes equivalencias que se desprende de una de las hipótesis, a saber:

$$\begin{aligned} m &< br + \frac{r}{K} \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right) && \iff \\ -\frac{r}{K} \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right) &< br - m && \iff \\ -4r^2 \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right) &< 4Kr(br - m) && \iff \\ r^2(K - b)^2 - 4r^2(K - b)\tilde{N} + 4r^2\tilde{N}^2 &< r^2(K - b)^2 + 4Kr(br - m) && \iff \\ r^2((K - b) - 2\tilde{N})^2 &< r^2(K - b)^2 + 4Kr(br - m) && \iff \\ r|(K - b) - 2\tilde{N}| &< \sqrt{r^2(K - b)^2 + 4Kr(br - m)} && (*) \end{aligned}$$

Sumando $r(K - b)$ y después dividiendo por $2r$ a ambos lados de esta última desigualdad (*), se obtiene que:

$$\frac{r(K - b) + r|(K - b) - 2\tilde{N}|}{2r} < N_1. \quad (3.8)$$

de la misma manera multiplicando por (-1) , luego sumando $r(K - b)$ y después dividiendo por $2r$ a ambos lados de la desigualdad (*), se obtiene que:

$$\frac{r(K - b) - r|(K - b) - 2\tilde{N}|}{2r} > N_2. \quad (3.9)$$

del valor absoluto se obtienen dos posibilidades:

Caso I Si $\frac{(K-b)}{2} > \tilde{N}$ entonces de (3.9) se tiene que $\tilde{N} > N_2$, más aún $N_2 < \tilde{N} < N_1$ ya que además $N_1 \geq \frac{(K-b)}{2}$ por observación 3.1.1.

Caso II Si $\frac{(K-b)}{2} < \tilde{N}$ entonces de (3.8) se tiene que $\tilde{N} < N_1$, más aún $N_2 < \tilde{N} < N_1$ ya que además $N_2 \leq \frac{(K-b)}{2}$ por observación 3.1.1.

En cualquier caso obtenemos que $N_2 < \tilde{N} < N_1$. Ahora note que:

$$\begin{aligned} \lambda_2 = s \left(-q + \frac{N_1}{N_1+a} \right) &> 0 && \iff \\ \frac{N_1}{N_1+a} &> q && \iff \\ N_1 &> qN_1 + qa && \iff \\ (1-q)N_1 &> aq && \iff \\ N_1 &> \frac{(1-q)}{aq} = \tilde{N} \end{aligned}$$

de esta manera, concluimos que $\lambda_2 > 0$. Por lo tanto $\delta = \det(A(E_1)) = \lambda_1 \lambda_2 < 0$, luego por teorema H-G y teorema de sistemas 2×2 concluimos que E_1 es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).

3. Dado que $m < br$, entonces

$$N_2 = \frac{r(K-b) - \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m)}}{2r} \in \mathbb{R}$$

y además:

$$\begin{aligned} r^2(K-b)^2 + 4Kr(br-m) &> r^2(K-b)^2 \\ \frac{r(K-b) - \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4Kr(br-m)}}{2r} &< \frac{r(K-b) - r(K-b)}{2r} \\ N_2 &< 0 \end{aligned}$$

por lo cual $E_2 = (N_2, 0)$ no tiene sentido ecológico.

4. Para el punto estacionario $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$ primero se identificará si tiene sentido biológico, aunque por las hipótesis del modelo en estudio se deduce que:

$$\tilde{N} = \frac{aq}{1-q} > 0.$$

Y de otro lado,

$$\begin{aligned}
\tilde{P} > 0 &\iff (\tilde{N} + a) \left(r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} \right) > 0 \\
&\iff r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} > 0 \\
&\iff r (K - \tilde{N}) (\tilde{N} + b) > mK \\
&\iff -r\tilde{N}^2 + r(K - b)\tilde{N} + (rb - m)K > 0 \\
&\iff N_2 < \tilde{N} < N_1
\end{aligned}$$

y como $N_2 < \tilde{N} < N_1$, entonces $\tilde{P} > 0$, por lo cual E_3 tiene sentido biológico. Ahora evaluando E_3 en la matriz jacobiana obtenemos:

$$\begin{aligned}
A(E_3) &= \begin{bmatrix} \left(r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} \right) + \tilde{N} \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} \right) - \frac{a\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} & -q \\ \frac{as}{(\tilde{N} + a)^2} P & 0 \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} \tilde{N} \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} \right) + \frac{\tilde{N}\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} & -q \\ \frac{as}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} & 0 \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} -\frac{\tilde{N}r}{K} + \frac{\tilde{N}m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{N}\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} & -q \\ \frac{as}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} & 0 \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

De donde

$$\begin{aligned}
\delta &= \det(A(E_3)) = \frac{asq}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} > 0 \\
\tau &= \text{traza}(A(E_3)) = -\frac{\tilde{N}r}{K} + \frac{\tilde{N}m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{N}\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} = \tilde{N} \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} \right)
\end{aligned}$$

Ya que $\delta > 0$; según el teorema de sistemas 2×2 (2.2.3), la estabilidad o inestabilidad

del punto E_3 dependerá del signo de τ .

Como $\tilde{N} > 0$, entonces $\tau < 0$ si y solo si:

$$-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} < 0 \iff \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} < \frac{r}{K}$$

pero:

$$\begin{aligned} \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} &= \frac{(1 - q)^2}{a} \left(\frac{r(K - Kq - aq)}{K(1 - q)^2} - \frac{m}{aq + b - bq} \right) + \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \\ &= \frac{(1 - q)^2 r(K - Kq - aq)}{a K(1 - q)^2} - \frac{m(1 - q)^2}{a(aq + b - bq)} + \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} - \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \left(\frac{aq + b - bq}{a} - 1 \right) \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} - \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \left(\frac{aq + b - bq - a}{a} \right) \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} + \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \left(\frac{(a - b)(1 - q)}{a} \right) \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} + \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} \end{aligned}$$

luego

$$\begin{aligned} \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} + \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} &< \frac{r}{K} \\ \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} &< \frac{r}{K} - \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} \\ \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} &< \frac{ar - r(K - Kq - aq)}{aK} \\ Km(1 - q)^3(a - b) &< r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2 \end{aligned}$$

Por lo tanto si $Km(1 - q)^3(a - b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$ es un estado estacionario asintóticamente estable.

5. E_3 es asintóticamente inestable si $\tau > 0$, pero, por lo visto en el ítem anterior se deduce que $\tau > 0$ si y sólo si $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$.

□

3.3. Modelo con efecto Allee aditivo fuerte

El efecto Allee es fuerte, cuando $m > br$. El teorema que se presenta a continuación muestra el comportamiento local de los puntos estacionarios hallados en la sección 3.1 bajo ciertas restricciones y efecto Allee aditivo fuerte.

Teorema 3.3.1 (Efecto Allee Fuerte). *Sean N_1 , N_2 , N y P como en las ecuaciones (3.3), (3.4), (3.5) y (3.6) respectivamente; si $m < br + \frac{r}{K}\tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right)$ y $m < \frac{r(K+b)^2}{4K}$ entonces: Localmente*

1. $E_0 = (0, 0)$ es un estado estacionario tipo sumidero para el modelo (3.1).
2. $E_1 = (N_1, 0)$ es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).
3. $E_2 = (N_2, 0)$ es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).
4. Si además $Km(1 - q)^3(a - b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, $E = (\tilde{N}, \tilde{P})$ es un estado estacionario asintóticamente estable para el modelo (3.1).
5. Si además $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, $E = (\tilde{N}, \tilde{P})$ es un estado estacionario inestable para el modelo (3.1).

Demostración: La matriz jacobiana para linealizar el sistema dinámico es:

$$A = \begin{bmatrix} \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+b} \right) + N \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N+b)^2} \right) - \frac{aP}{(N+a)^2} & -\frac{N}{N+a} \\ \frac{as}{(N+a)^2}P & s \left(-q + \frac{N}{N+a} \right) \end{bmatrix}$$

1. Evaluando la matriz jacobiana del sistema (3.1) en E_0 , obtenemos la matriz

$$A(E_0) = \begin{bmatrix} r - \frac{m}{b} & 0 \\ 0 & -sq \end{bmatrix}$$

con valores propios reales $\lambda_1 = r - \frac{m}{b} < 0$ y $\lambda_2 = -sq < 0$, luego por teorema de H-G el sistema (3.1) y el sistema lineal

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \left(r - \frac{m}{b}\right) N \\ \frac{dP}{dt} &= (-sq) P \end{aligned} \tag{3.10}$$

tienen la misma estructura cualitativa cerca de E_0 . Por otro lado, como $\delta = \det(A(E_0)) = \left(r - \frac{m}{b}\right)(-sq) > 0$ y $\tau = \text{traza}(A(E_0)) = r - \frac{m}{b} - sq < 0$; además, $\tau^2 - 4\delta = \left(r - \frac{m}{b}\right)^2 + 2\left(r - \frac{m}{b}\right)(-sq) + (-sq)^2 - 4\left(r - \frac{m}{b}\right)(-sq) = \left(r - \frac{m}{b} + sq\right)^2 > 0$, entonces por teorema de sistemas lineales 2×2 , E_0 es un sumidero para el modelo (3.10) y por tanto, localmente un sumidero para el sistema (3.1).

2. Como $m < \frac{r(K+b)^2}{4K}$ y $K > b$ tenemos que

$$N_1 = \frac{r(K-b) + \sqrt{r^2(K-b)^2 + 4rK(br-m)}}{2r} > 0$$

de ahí que $E_1 = (N_1, 0)$ sí tiene sentido biológico.

Ahora, la matriz jacobiana evaluada en E_1 toma la siguiente forma:

$$A(E_1) = \begin{bmatrix} N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1+b)^2}\right) & -\frac{N_1}{N_1+a} \\ 0 & s \left(-q + \frac{N_1}{N_1+a}\right) \end{bmatrix}$$

con valores propios

$$\lambda_1 = N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1+b)^2}\right) \quad y \quad \lambda_2 = s \left(-q + \frac{N_1}{N_1+a}\right).$$

Se demostrará que $\det(A(E_1)) = \lambda_1 \lambda_2 < 0$, para lo cual se advertirán dos desigualdades

$\lambda_1 < 0$ y $\lambda_2 > 0$.

Para obtener la primera desigualdad recuerde que N_1 satisface la ecuación (3.2), esto es:

$$r \left(1 - \frac{N_1}{K} \right) - \frac{m}{N_1 + b} = 0$$

de ahí, por medio operaciones algebraicas elementales es posible deducir la siguiente igualdad:

$$\frac{m}{(N_1 + b)^2} = \frac{r}{K} \left(\frac{K - N_1}{N_1 + b} \right)$$

pero, por observaciones anteriores se sabe que $K - N_1 = N_2 + b$ y que $N_2 < N_1$, luego

$$\frac{m}{(N_1 + b)^2} = \frac{r}{K} \left(\frac{N_2 + b}{N_1 + b} \right) < \frac{r}{K}$$

de donde se concluye que $\lambda_1 = N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1 + b)^2} \right) < 0$.

Para verificar la segunda desigualdad, se observan las siguientes equivalencias que se desprenden de una de las hipótesis, a saber:

$$\begin{aligned} m &< br + \frac{r}{K} \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right) && \iff \\ -\frac{r}{K} \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right) &< br - m && \iff \\ -4r^2 \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right) &< 4Kr(br - m) && \iff \\ r^2(K - b)^2 - 4r^2(K - b)\tilde{N} + 4r^2\tilde{N}^2 &< r^2(K - b)^2 + 4Kr(br - m) && \iff \\ r^2((K - b) - 2\tilde{N})^2 &< r^2(K - b)^2 + 4Kr(br - m) && \iff \\ r|(K - b) - 2\tilde{N}| &< \sqrt{r^2(K - b)^2 + 4Kr(br - m)} && (*) \end{aligned}$$

Sumando $r(K - b)$ y después dividiendo por $2r$ a ambos lados de esta última desigualdad (*), se obtiene que:

$$\frac{r(K - b) + r|(K - b) - 2\tilde{N}|}{2r} < N_1. \quad (3.11)$$

de la misma manera multiplicando por (-1) , luego sumando $r(K - b)$ y después dividiendo por $2r$ a ambos lados de la desigualdad (*), se obtiene que:

$$\frac{r(K - b) - r|(K - b) - 2\tilde{N}|}{2r} > N_2. \quad (3.12)$$

del valor absoluto se obtienen dos posibilidades:

Caso I Si $\frac{(K-b)}{2} > \tilde{N}$ entonces de (3.12) se tiene que $\tilde{N} > N_2$, más aún $N_2 < \tilde{N} < N_1$ ya que además $N_1 \geq \frac{(K-b)}{2}$ por una observación anterior.

Caso II Si $\frac{(K-b)}{2} < \tilde{N}$ entonces de (3.11) se tiene que $\tilde{N} < N_1$, más aún $N_2 < \tilde{N} < N_1$ ya que además $N_2 \leq \frac{(K-b)}{2}$ por una observación anterior.

En cualquier caso obtenemos que $N_2 < \tilde{N} < N_1$. Ahora note que:

$$\begin{aligned} \lambda_2 > 0 &\iff s\left(-q + \frac{N_1}{N_1 + a}\right) > 0 \\ &\iff \frac{N_1}{N_1 + a} > q \\ &\iff N_1 > qN_1 + qa \\ &\iff (1 - q)N_1 > qa \\ &\iff N_1 > \tilde{N} \end{aligned}$$

de esta manera, concluimos que $\lambda_2 > 0$. Por lo tanto $\delta = \det(A(E_1)) = \lambda_1\lambda_2 < 0$, luego por teorema H-G y teorema de sistemas 2×2 concluimos que E_1 es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).

3. Se demostrará que $\det(A(E_2)) = (\lambda_1)(\lambda_2) < 0$, para lo cual se advertiran dos desigualdades $\lambda_1 > 0$ y $\lambda_2 < 0$.

Para obtener la primera desigualdad recuerde que N_2 satisface la ecuación (3.2), esto es:

$$r\left(1 - \frac{N_2}{K}\right) - \frac{m}{N_2 + b} = 0,$$

por medio operaciones algebraicas elementales es posible deducir la siguiente igualdad:

$$\frac{m}{(N_2 + b)^2} = \frac{r}{K} \left(\frac{K - N_2}{N_2 + b} \right)$$

pero, por observaciones anteriores se sabe que $K - N_2 = N_1 + b$ y que $N_2 < N_1$, luego

$$\frac{m}{(N_2 + b)^2} = \frac{r}{K} \left(\frac{N_1 + b}{N_2 + b} \right) > \frac{r}{K}$$

de donde se concluye que $\lambda_1 = N_1 \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(N_1 + b)^2} \right) > 0$. Por otra parte

$$\begin{aligned} \lambda_2 < 0 &\iff s \left(-q + \frac{N_2}{N_2 + a} \right) < 0 \\ &\iff \frac{N_2}{N_2 + a} < q \\ &\iff N_2 < qN_2 + qa \\ &\iff (1 - q)N_2 < aq \\ &\iff N_2 < \tilde{N} \end{aligned}$$

de esta manera, concluimos que $\lambda_2 < 0$. Por lo tanto $\delta = \det(A(E_2)) = \lambda_1 \lambda_2 < 0$, luego por teorema H-G y teorema de sistemas 2×2 concluimos que E_2 es un estado estacionario tipo silla para el modelo (3.1).

4. Para el punto estacionario $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$ primero se identificará si tiene sentido biológico, aunque por las hipótesis del modelo en estudio se deduce que:

$$\tilde{N} = \frac{aq}{1 - q} > 0.$$

Y de otro lado,

$$\begin{aligned}
\tilde{P} > 0 &\iff (\tilde{N} + a) \left(r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} \right) > 0 \\
&\iff r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} > 0 \\
&\iff r (K - \tilde{N}) (\tilde{N} + b) > mK \\
&\iff -r\tilde{N}^2 + r(K - b)\tilde{N} + (rb - m)K > 0 \\
&\iff N_2 < \tilde{N} < N_1
\end{aligned}$$

y como $N_2 < \tilde{N} < N_1$, entonces $\tilde{P} > 0$, por lo cual E_3 tiene sentido biológico. Ahora evaluando E_3 en la matriz jacobiana obtenemos:

$$\begin{aligned}
A(E_3) &= \begin{bmatrix} \left(r \left(1 - \frac{\tilde{N}}{K} \right) - \frac{m}{\tilde{N} + b} \right) + \tilde{N} \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} \right) - \frac{a\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} + \frac{\tilde{P}}{\tilde{N} + a} - \frac{\tilde{P}}{\tilde{N} + a} & -q \\ \frac{as}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} & 0 \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} \tilde{N} \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} \right) + \frac{\tilde{N}\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} & -q \\ \frac{as}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} & 0 \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} -\frac{\tilde{N}r}{K} + \frac{\tilde{N}m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{N}\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} & -q \\ \frac{as}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} & 0 \end{bmatrix}.
\end{aligned}$$

De donde

$$\begin{aligned}
\delta = \det(A(E_3)) &= \frac{asq}{(\tilde{N} + a)^2} \tilde{P} > 0 \\
\tau = \text{traza}(A(E_3)) &= -\frac{\tilde{N}r}{K} + \frac{\tilde{N}m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{N}\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} = \tilde{N} \left(-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} \right)
\end{aligned}$$

Ya que $\delta > 0$, según el teorema de sistemas 2×2 (2.2.3), la estabilidad o inestabilidad del punto E_3 dependerá del signo de τ .

Como $\tilde{N} > 0$, entonces $\tau < 0$ si y solo si:

$$-\frac{r}{K} + \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} < 0 \iff \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} < \frac{r}{K}$$

pero:

$$\begin{aligned} \frac{m}{(\tilde{N} + b)^2} + \frac{\tilde{P}}{(\tilde{N} + a)^2} &= \frac{(1 - q)^2}{a} \left(\frac{r(K - Kq - aq)}{K(1 - q)^2} - \frac{m}{aq + b - bq} \right) + \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \\ &= \frac{(1 - q)^2}{a} \frac{r(K - Kq - aq)}{K(1 - q)^2} - \frac{m(1 - q)^2}{a(aq + b - bq)} + \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} - \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \left(\frac{aq + b - bq}{a} - 1 \right) \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} - \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \left(\frac{aq + b - bq - a}{a} \right) \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} + \frac{m(1 - q)^2}{(aq + b - bq)^2} \left(\frac{(a - b)(1 - q)}{a} \right) \\ &= \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} + \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} \end{aligned}$$

luego

$$\begin{aligned} \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} + \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} &< \frac{r}{K} \\ \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} &< \frac{r}{K} - \frac{r(K - Kq - aq)}{aK} \\ \frac{m(1 - q)^3(a - b)}{a(aq + b - bq)^2} &< \frac{ar - r(K - Kq - aq)}{aK} \\ Km(1 - q)^3(a - b) &< r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2. \end{aligned}$$

Por lo tanto si $Km(1 - q)^3(a - b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$ es un estado estacionario asintóticamente estable.

5. E_3 es asintóticamente inestable si $\tau > 0$, pero, por lo visto en el ítem anterior se deduce que $\tau > 0$ si y sólo si $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$.

□

Es conveniente hacer un resumen de los anteriores teoremas en dos tablas presentadas a continuación:

Punto Estacionario	Sentido Biológico Condición	ESTABILIDAD LOCAL
$E_0 = (0, 0)$		SILLA
$E_1 = (N_1, 0)$	$m < br$ $K > b$	SILLA
$E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$	$m < br + \frac{r}{K}\tilde{N}((K - b) - \tilde{N})$ $\max(b, \tilde{N}) < K$	ASINTÓTICAMENTE ESTABLE $Km(1 - q)^3(a - b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$
		INESTABLE $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$

Tabla 3.1: Efecto Allee débil

Punto Estacionario	Sentido Biológico Condición	ESTABILIDAD LOCAL
$E_0 = (0, 0)$		ASINTÓTICAMENTE ESTABLE
$E_1 = (N_1, 0)$	$m > br$ $K > b$ $m < \frac{r(K+b)^2}{4K}$	<i>SILLA</i>
$E_2 = (N_2, 0)$	$m > br$ $K > b$ $m < \frac{r(K+b)^2}{4K}$	<i>SILLA</i>
$E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P})$	$m < br + \frac{r}{K}\tilde{N}((K-b) - \tilde{N})$	ASINTÓTICAMENTE ESTABLE $Km(1-q)^3(a-b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$
		INESTABLE $Km(1-q)^3(a-b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$

Tabla 3.2: Efecto Allee fuerte

Capítulo 4

Experimentación numérica

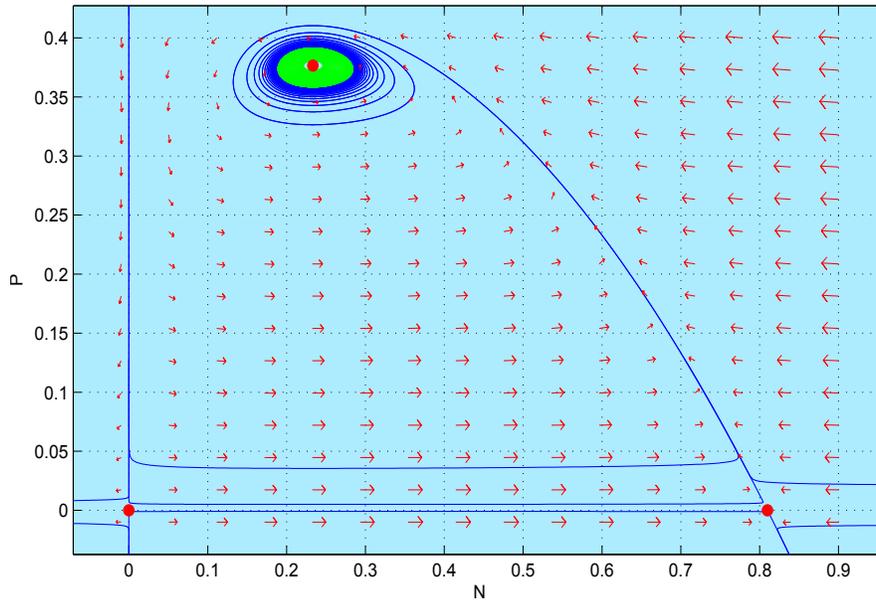
Desde los trabajos de Alan Turin (1950) se pueden identificar tres ingredientes fundamentales en la biomatemática: la modelización, el empleo de ecuaciones diferenciales y la utilización del ordenador, este capítulo hará referencia al tercer ingrediente. En las últimas décadas se han desarrollado paquetes de software específicos para resolver sistemas de ecuaciones diferenciales, lo que ha convertido al ordenador en una herramienta indispensable, además de que las computadoras han sido el instrumento clave para estrechar el vínculo entre Matemática y Biología. Uno de estos software es MATLAB y específicamente el fichero *pplane8*, el cual fue utilizado para realizar simulaciones del modelo (1) para algunos valores de los 7 parámetros.

Para realizar las figuras que se presentan a continuación, se fijaron los siguientes parámetros $K = 1$, $r = 1$, $q = 0.25$, $s = 0.1$ y dependiendo de los valores de los parámetros restantes (a , b y m) se caracterizan los puntos de equilibrio del sistema en estudio (1) por medio de los teoremas “Efecto Allee Débil” (3.2.1) y “Efecto Allee Fuerte” (3.3.1).

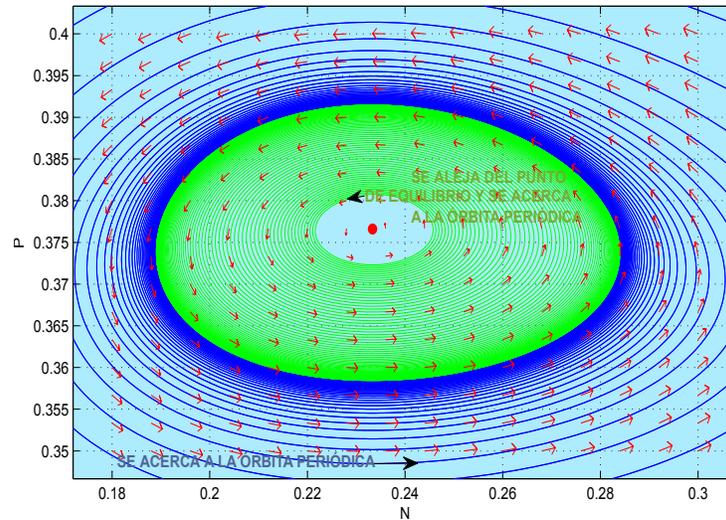
Para la figura 4.1 se toman los valores de parámetros $a = 0.7$, $b = 0.4$ y $m = 0.23$, como $0.23 < 0.4 * 1$ entonces se empleará el teorema (3.2.1) para lo cual se deben verificar las hipótesis:

$m < br + \frac{r}{K} \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right)$ y $K > b$, efectivamente $0.23 < 0.4856$ y $1 > 0.4$, luego

$$\begin{aligned} N' &= N \left(r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{m}{N+a} \right) - \frac{NP}{N+a} & K &= 1 & r &= 1 & s &= 0.1 \\ P' &= sP \left(-0.25 + \frac{N}{N+a} \right) & b &= 0.4 & a &= 0.7 & m &= 0.23 \end{aligned}$$



(a) Plano fase con dos puntos de equilibrio silla y una espiral repulsora



(b) Zoom sobre (\tilde{N}, \tilde{P})

Figura 4.1: Dinámica del modelo con efecto Allee débil caso (\tilde{N}, \tilde{P}) inestable

$E_0 = (0, 0)$ y $E_1 = (N_1, 0) = (0.8099020, 0)$ son localmente silla; además $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P}) = (0.2333, 0.3766)$ es inestable ya que $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$,

esto es $0.0291 > 0.0282$. La gráfica corrobora los resultados del teorema y además gráficamente se puede observar la presencia de una órbita periódica estable, esto hace que las soluciones con condiciones iniciales en el conjunto $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2/x > 0, y > 0\} - \{E_3\}$ pasado determinado tiempo giren entorno a la órbita periódica estable, lo que significa que las densidades de las poblaciones pasado un tiempo tiendan a ser cíclicas con lo cual las especies pueden llegar a coexistir.

Para la figura 4.2 se toman los valores de parámetros $a = 0.7$, $b = 0.4$ y $m = 0.22$, como $0.22 < 0.4 * 1$ entonces se empleará el teorema (3.2.1) para lo cual se deben verificar las hipótesis:

$m < br + \frac{r}{K} \tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right)$ y $K > b$, efectivamente $0.22 < 0.4856$ y $1 > 0.4$, luego

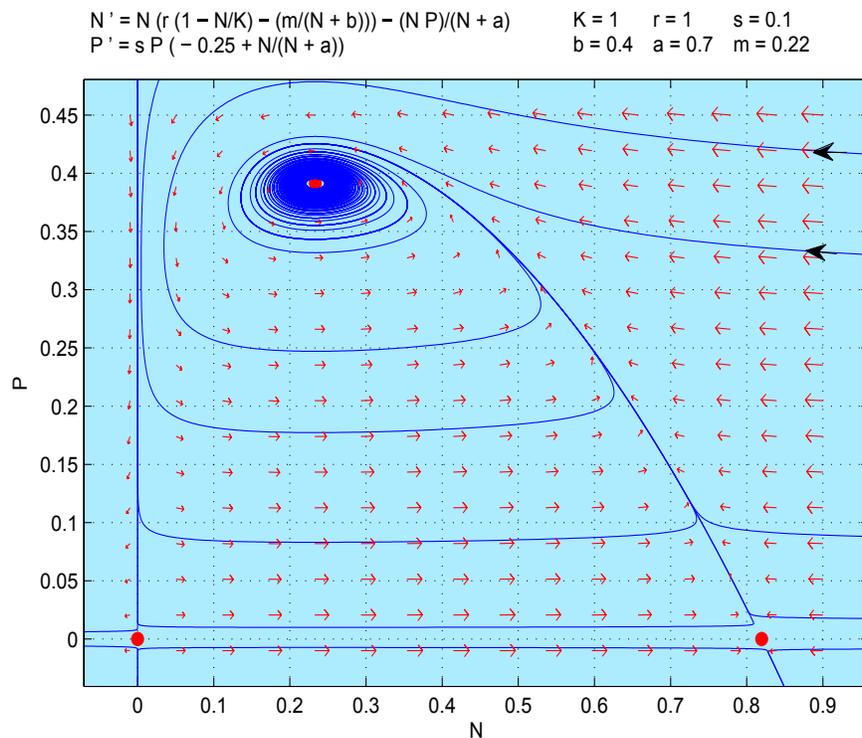


Figura 4.2: Plano fase para el efecto débil caso (\tilde{N}, \tilde{P}) estable

$E_0 = (0, 0)$ y $E_1 = (N_1, 0) = (0.8196152, 0)$ son localmente silla; además $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P}) =$

$(0.2333, 0.3913)$ es estable ya que $Km(1-q)^3(a-b) < r(Kq-K+aq+a)(aq+b-bq)^2$, esto es $0.0278 < 0.0282$. La gráfica es acorde a los resultados del teorema y además gráficamente se puede observar que todas las soluciones con condiciones iniciales en el conjunto $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2/x > 0, y > 0\} - \{E_3\}$ se aproximan al punto estacionario E_3 al transcurrir el tiempo, esto induce a pensar que el punto E_3 no es localmente sino globalmente asintóticamente estable, lo que significa que las densidades de las presas y los depredadores pasado el tiempo sean muy próximas a \tilde{N} y \tilde{P} respectivamente; así pues si de la población de presas se extrae una cantidad razonable de individuos la dinámica poblacional no se verá afectada pues al sistema le tomará un tiempo volverse a recuperar y estar muy próximo al punto E_3 .

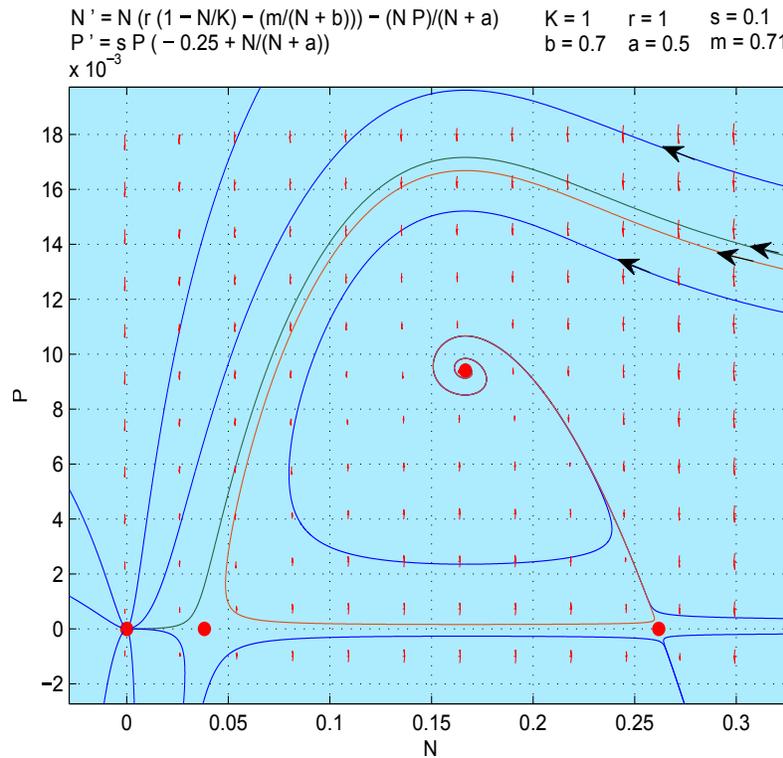


Figura 4.3: Plano fase para el efecto fuerte caso (\tilde{N}, \tilde{P}) estable

En la figura 4.3 se toman los valores de parámetros $a = 0.5$, $b = 0.7$ y $m = 0.71$, como $0.71 > 0.7 * 1$ entonces se empleará el teorema (3.3.1) para lo cual se deben verificar las

hipótesis:

$m < br + \frac{r}{K}\tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right)$, $m < \frac{r(K+b)^2}{4K}$ y $K > b$, efectivamente $0.71 < 0.7222$, $0.71 < 0.7225$ y $1 > 0.7$, luego $E_0 = (0, 0)$ es localmente asintóticamente estable; $E_1 = (N_1, 0) = (0.2618034, 0)$ y $E_2 = (N_2, 0) = (0.0381966, 0)$ son localmente silla; además $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P}) = (0.1667, 0.0094)$ es localmente asintóticamente estable ya que $Km(1 - q)^3(a - b) < r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, esto es $-0.0599 < -0.0528$. La gráfica corrobora los resultados del teorema y además gráficamente se puede observar que algunas soluciones se aproximan a E_0 lo que indica que las poblaciones están condenadas a la extinción si no hay un factor externo que afecte al sistema; mientras que otras se aproximan a E_3 por lo cual las densidades de las poblaciones tenderían a estabilizarse permitiendo que las dos especies coexistan. Un hecho importante de resaltar es que si por ejemplo la solución a un problema de valor inicial es la curva naranja y se incrementa el dato inicial correspondiente a los depredadores, se puede pasar de la curva naranja a la curva verde, lo cual en términos ecológicos sería catastrófico ya que la curva verde pronóstica la extinción de ambas especies.

En la figura 4.4 se toman los valores de parámetros $a = 0.5$, $b = 0.6$ y $m = 0.61$, como $0.61 > 0.6 * 1$ entonces se empleará el teorema (3.3.1) para lo cual se deben verificar las hipótesis:

$m < br + \frac{r}{K}\tilde{N} \left((K - b) - \tilde{N} \right)$, $m < \frac{r(K+b)^2}{4K}$ y $K > b$, se tiene que $0.61 < 0.6389$, $0.61 < 0.6400$ y $1 > 0.6$, luego $E_0 = (0, 0)$ es localmente asintóticamente estable; $E_1 = (N_1, 0) = (0.3732051, 0)$ y $E_2 = (N_2, 0) = (0.0267949, 0)$ son localmente silla; además $E_3 = (\tilde{N}, \tilde{P}) = (0.1667, 0.0251)$ es inestable ya que $Km(1 - q)^3(a - b) > r(Kq - K + aq + a)(aq + b - bq)^2$, esto es $-0.0257 > -0.0413$. Se observa en la gráfica que cualquier solución con condiciones iniciales en el conjunto $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 / x > 0, y > 0\} - \{E_3\}$ tiende al punto E_0 cuando el tiempo tiende a infinito, esto induce a pensar que el punto E_0 no es localmente sino globalmente asintóticamente estable lo que predice que sino se dan como condiciones iniciales a E_3 las poblaciones están condenadas a la extinción en determinado plazo.

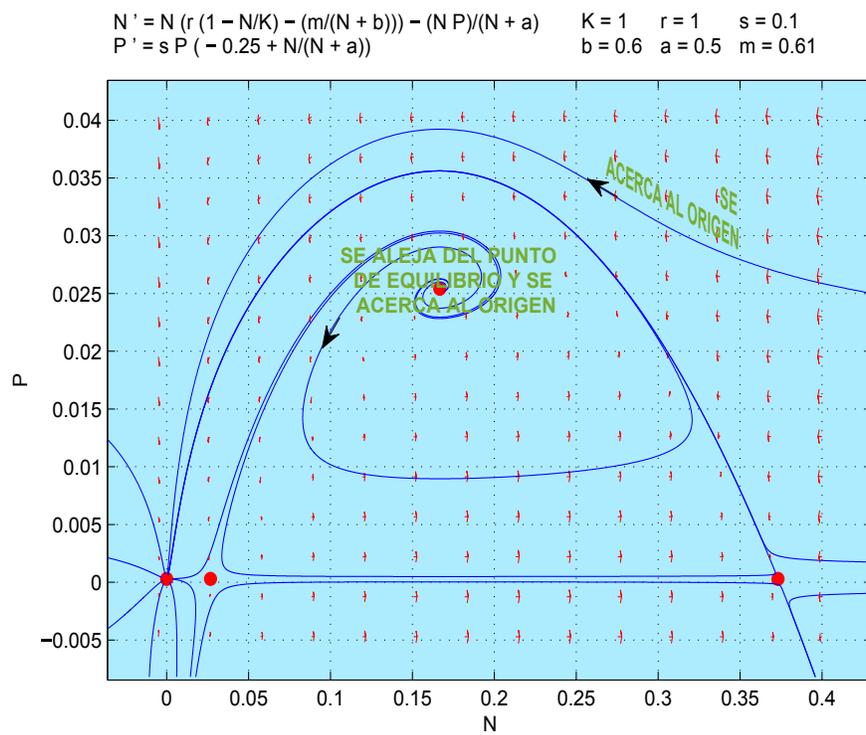


Figura 4.4: Plano fase para el efecto fuerte caso (\tilde{N}, \tilde{P}) inestable

Apéndice A

Conceptos Biológicos

A continuación se introducirán algunos de los términos biológicos más usados en ecología. Los cuales fueron extraídos del libro fundamentos de ecología [7]

- **Ecología:** La ciencia que trata las interacciones de los organismos y sus ambientes.
- **Población:** Grupo de organismos, del mismo tipo (especie), que viven en un área específica.
- **Densidad de población:** Número de organismos por unidad de área.
- **Tasa de natalidad:** Porcentaje de nuevos individuos que se agregan a la población.
- **Tasa de mortalidad:** Porcentaje de individuos que mueren en una población.
- **Migración:** Movimientos de individuos dentro de la población. La inmigración corresponde a la entrada de nuevos individuos a la población y la emigración a la salida de individuos. Esta característica confiere a la población la propiedad de dispersión.
- **Potencial biótico (o tasa de crecimiento intrínseca de la población):** Capacidad de los organismos para reproducirse bajo condiciones óptimas.
- **Depredación:** Un tipo de interacción de dos especies en la cual una de ellas (la depredadora) ataca y mata a las otras especies (la presa).

- **Cooperación:** Un tipo de interacción de dos poblaciones donde ambas se benefician; la interacción tiene carácter optativo para cada una de las dos especies.
- **Mutualismo:** Un tipo de interacción de dos poblaciones en la que cada una de las poblaciones se beneficia, siendo dependientes de esta relación.
- **Competencia:** Un tipo de interacción de dos poblaciones en la cual ambas se disputan el mismo recurso limitado.
- **Nivel trófico:** Posición en la cadena alimenticia.
- **Ley del diez por ciento (o regla del diezmo ecológico):** Establece que los organismos únicamente pueden capturar aproximadamente el 10 % de la energía procedente de un nivel trófico.
- **Capacidad de carga:** La capacidad de un medio particular para mantener la vida.
- **Dinámica de poblaciones:** Toda población está constantemente bajo el efecto de factores (externos o internos) que tienden a hacer aumentar o disminuir, o a mantener en equilibrio el número de individuos de la población . Debido a esto los integrantes de cada población cambian con el tiempo, cambiando también la estructura y composición de la población. La dinámica de poblaciones trata de describir y cuantificar estos cambios que continuamente ocurren en la población, esto mediante modelos poblacionales.
- **Leyes básicas de la ecología:** Estipuladas por el biólogo americano Barry Commoner y el economista rumano Nicholas Georgescu-Roegen, las cuatro leyes de la ecología serían:
 1. Todo está conectado a todo lo demás.
 2. Todo va a algún lugar.
 3. La naturaleza lo sabe y lo hace mejor.
 4. No existe ningún proceso gratuito.

La formalidad de la ecología, como la naturaleza temática de su estudio, permitió consolidar de manera rápida una teoría ecológica fundamentada en múltiples leyes y principios que describen los aspectos esenciales de todo ecosistema.

“...Se puede considerar a un ecosistema como una producción teatral. La atmósfera, la tierra, el agua, la energía solar y todos los demás elementos abióticos, constituyen el medio -el foro, la iluminación y la estructura misma del teatro-. La obra debe representarse dentro de los límites de este ámbito. En esta analogía, los actores están representados por las poblaciones individuales de organismos vivos. El argumento de la obra está determinado por la forma en que los actores actúan entre sí. El éxito, o el fracaso, de cada población individual depende de su habilidad para adaptarse al escenario en que se representan, así como también al papel que debe representar (en relación con los otros miembros del elenco)...”

Bibliografía

- [1] Allee, W.C. (1931). *Animal aggregations, a study in general sociology*

Chicago: University of Chicago Press.

- [2] Cai, Y., Wang, W. & Wang J. (2012). Dynamics of a diffusive predator-prey model

with additive Allee effect. *International Journal of Biomathematics*, 5, (2),
1-4.

- [3] Cantrell, R. S., & Cosner, C. (2003). *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*.

En : Mathematical and computational biology. U.S.A : Levin, S., J. Wiley &
Sons, Ltd. 1-9.

- [4] Hirsch, M.W. & Devaney, R.L. & Smale, S. (1974). *Differential Equations, Dynamical
Systems, and Linear Algebra*.

Pure and Applied Mathematics, Elsevier Science.

- [5] Malthus, T.R. & Ortíz, T. (1798). *Ensayo sobre el principio de la población*.

Fondo de Cultura Económica.

- [6] Perko, L. (2013). *Differential Equations and Dynamical Systems*.

Texts in Applied Mathematics, Springer New York.

- [7] Sutton, D. & Harmon, P. (2000). *Fundamentos de ecología* México: Limusa, S.A.