

ALGUNOS ASPECTOS MATEMATICOS DEL MODELAMIENTO DEL EFECTO ALLEE



Paula Nataly Zambrano Ordoñez

Universidad del Cauca

Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación

Departamento de Matemáticas

Popayán

2023

ALGUNOS ASPECTOS MATEMATICOS DEL MODELAMIENTO DEL EFECTO ALLEE

Trabajo de grado para optar al título de matemático

Paula Nataly Zambrano Ordoñez

Directora

Dra. Aida Patricia González Nieva

Universidad del Cauca

Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación

Departamento de Matemáticas

Popayán

2023

Nota de aceptación

Directora: _____

Dra. Aida Patricia González N.

Jurado: _____

Mg. Roxana Romero Luna.

Jurado: _____

Dr. Jhon Jairo Perez.

Lugar y fecha de sustentación: Popayán, 2 de Mayo de 2023

Agradecimientos

Inicio agradeciendo a Dios y al universo que me han permitido llegar a este momento, a mis padres, quienes fueron y son parte fundamental de este proceso, a mis hermanas y abuelos, por tener siempre una palabra de apoyo, a mi gorda bella, que se fue feliz al cielo sabiendo que iba a tener la oportunidad de estudiar, a mi tía Dolly quien plácidamente tomo su lugar, a mi dúo, quien fue y es pieza clave en mi vida, a mi amiga bella, la que estuvo y esta en cada etapa conseguida, a la profesora Aida Patricia González, por hacer de este trabajo una realidad, al comité de seguimiento, por estar al pendiente de cada ciclo realizado, en especial a la profesora Roxana Romero quien más que una docente fue amiga en momentos difíciles, a todos los que estuvieron a lo largo de este viaje, amigos, compañeros y a los que ya no están, y finalmente a la vida, que tras muchos tropiezos me ha permitido llegar hasta aquí, le agradezco inmensamente cada enseñanza y aprendizaje que formaron quien soy hoy, por cada lágrima y risa en el transcurso de esta carrera, infinitas gracias.

¡Hoy puedo decir lo logré!

Índice

1. Introducción	6
2. Preliminares	10
3. Modelando sistemas ecológicos	21
3.1. ¿Qué es un modelo matemático ?	21
3.1.1. Modelo matemático en la ecología	22
3.2. ¿Cómo construir un modelo matemático ?	23
3.3. Algunos ejemplos de modelos matemáticos en ecología	24
3.3.1. Modelos ecológicos de una especie.	24
3.3.2. Modelos ecológicos de dos especies (modelo Lotka-Volterra)	26
4. Modelos y mecanismos asociados al efecto Allee	36
4.1. ¿Qué es el Efecto Allee?	36
4.1.1. Mecanismos que pueden generar Efecto Allee	38
4.2. Modelos matemáticos que describen el Efecto Allee	39
4.2.1. Para una población	39
4.2.2. Para un sistema presa-predador	41
4.2.3. Para modelar metapoblaciones	42
5. Modelos equivalentes topológicamente	45
6. Conclusiones	51
Referencias	52

1. Introducción

El trabajo que lleva por nombre *Algunos aspectos matemáticos del modelamiento del Efecto Allee*, inicia dando un concepto básico de lo que es un modelo matemático y como construir uno, paso a paso, dado que los modelos matemáticos son de suma importancia en nuestra actualidad porque son una herramienta importante para analizar y predecir el comportamiento de ciertas situaciones o fenómenos. Existen muchos fenómenos que pueden ser modelados, como el tráfico de una ciudad, la fila de espera en un banco, los bienes financieros y los bienes de demanda y servicio, pero gran parte de los modelos matemáticos están presentes en la ecología, en los cuales se estudia la dinámica de poblaciones, que es la parte central de la biología matemática.

Los primeros indicios de la biología matemática surgen con la historia del descubrimiento de la circulación sanguínea en 1628 por *William Harvey (1578-1657)*, ya que se conocían los vasos sanguíneos, pero no se sabía bien hacia dónde circulaba la sangre por ellos. Se pensaba que la sangre, creada a partir de los alimentos, era enviada por el corazón a las diferentes partes del cuerpo y se transformaba en la sustancia constituyente de ellas. *Uno de los argumentos de Harvey fue calcular el volumen de sangre bombeado por el corazón en un latido, y multiplicarlo por el número de latidos al día, salen más de 400 litros por día. Luego ¿dónde se quedaba la sangre? ¿cuánto habría que alimentarse para transformar en tejidos orgánicos esos 400 litros (o kilos) de sangre? conclusión lógica ¡la sangre se mueve en un circuito cerrado!* Tomado de: *Pacheco Castelao, J. M. (2000). ¿Qué es la biología matemática?* (Pacheco Castelao, 2000).

Pasado casi dos siglos uno de los primeros en modelar un fenómeno biológico fue Thomas Robert Malthus (1766-1834) quien nos dio a conocer su modelo de crecimiento exponencial, transcurridos 40 años en 1838 el matemático belga Pierre Francois Verhulst (1804-1849) nos presenta su modelo de crecimiento logístico, estos modelos estudian el comportamiento de una única especie ante diferentes limitaciones, pero en 1925 el biofísico americano Alfred Lotka y el matemático italiano Vito Volterra, incorporan interacciones entre dos especies y nos presentan el modelo presa-predador o también conocido como modelo Lotka-Volterra (Puchuri, 2018),

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy\end{aligned}\tag{1}$$

donde a, b, c y d son constantes positivas.

El termino x representa la población de presas, el término y representa la población de predadores, ax modela el crecimiento de las presas en ausencia de predadores, $ax - bxy$ describe la tasa de cambio de la población presas en presencia de predadores, por otro lado, $-cy$ modela la población de predadores en ausencia de presas, $-cy + dxy$ describe la tasa de cambio de los predadores en presencia de presas.

En los modelos antes mencionados no se tiene en cuenta la cooperación entre individuos, este fenómeno fue introducido por el ecologista estadounidense Warder Clyde Allee (5 de junio de 1885 - 18 de marzo de 1955).

Allee nació en Bloomington en Indiana, asistió a Earlham College, donde obtuvo una educación sólida y amplia y fue donde se interesó más por el campo de la biología. Allee realizó su doctorado en la Universidad de Chicago, donde también inició su carrera docente al ser asistente del departamento de zoología, seguidamente fue ascendido a profesor. Finalmente llegó a ser decano en la facultad de artes, literatura y ciencias.

Allee se interesó en las interacciones y patrones de distribución de los mamíferos durante su estancia en el laboratorio de biología marina en Woods Hole en Massachusetts en el cual estuvo 7 años. Su principal interés era determinar los factores que conducían a la agrupación de individuos. Luego de bastantes experimentos realizados con sus estudiantes, Allee miro que la agrupación de individuos de la misma especie, podía llegar a ser un principio biológico fundamental.

Uno de sus experimentos, lo realizó con las estrellas de mar y los gusanos planos, se dio cuenta que cuando estos eran más numerosos acondicionaban el agua para no ser tan afectados por los rayos UV y químicos tóxicos. Otro experimento lo realizó con los peces de colores, y pudo

notar que estos sobrevivían mejor a ciertas sustancias cuando estaban en aguas que ya habían sido habitadas por dichos peces.

Así los primeros estudios que W.C. Allee realizó, fueron experimentales y con la ayuda de sus estudiantes, tras vario tiempo de estudio estableció las definiciones formales que abarcan la noción de *dependencia positiva de la densidad* lo cual se le ha denominado Efecto Allee. El Efecto Allee tiene dos grandes distinciones: Efecto Allee Componente, el cual ocurre a nivel de adaptación individual, y Efecto Allee Demográfico el cual se refiere a una relación positiva entre la adaptación total de una determinada especie, usualmente cuantificada por la tasa de crecimiento de población per cápita.

Con respecto a el Efecto Allee demográfico, existen dos tipos: Efecto Allee débil y Efecto Allee fuerte. Un Efecto Allee demográfico se considera débil si la tasa de crecimiento de población per cápita es positiva para densidades de población pequeñas, donde un incremento en esta densidad produce un incremento en la tasa; y para densidades altas un incremento en la densidad produce un decrecimiento en dicha tasa. Y un Efecto Allee fuerte se presenta cuando por debajo de un cierto valor de densidad, llamado umbral de Allee, la tasa de crecimiento per cápita se vuelve negativa. Si una cierta población presenta un efecto Allee fuerte esta decrecerá a un ritmo acelerado hasta que se extinga, para más información (Aguirre, Pérez, y Mena, s.f.; Courchamp, Berec, y Gascoigne, 2008; Schmidt, 1957; Berec, Angulo, y Courchamp, 2007).

Posteriormente se estudia algunos modelos matemáticos que describen el Efecto Allee, para una población, poblaciones que interactúan presa - predador y metapoblaciones, como son el modelo aditivo, el modelo multiplicativo, el modelo doble y el modelo metapoblaciones.

Un ejemplo del modelamiento del Efecto Allee está dado por el modelo aditivo, el cual es como sigue:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{nx}{x+b} \quad (2)$$

donde r representa la tasa de crecimiento poblacional, k la capacidad de carga, $n = n'/r$ la tasa de captura de la presa, b la constante de saturación media y el termino $\frac{nx}{x+b}$ puede considerarse

como el impacto sobre la densidad de la población a causas externas (migración, predación etc.)

Otro modelo para el Efecto Allee es el modelo multiplicativo, modela el crecimiento de una población teniendo en cuenta la capacidad de carga y la cooperación entre individuos y está dado por la siguiente expresión:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m) \quad (3)$$

donde r denota la tasa de crecimiento de la población, $k > 0$ la capacidad de carga del medio ambiente y m el mínimo de población viable para que esta no se extinga.

Finalizando el trabajo se presentan las equivalencias topológicas entre los modelos que describen el efecto Allee, se muestra que bajo ciertas condiciones el modelo multiplicativo es equivalente al modelo aditivo, el modelo doble es equivalente al modelo multiplicativo y el modelo de metapoblaciones es equivalente al modelo multiplicativo.

2. Preliminares

En este trabajo se hace el estudio de algunos modelos ecológicos, para ello es importante conocer previamente algunos aspectos teóricos y conceptos.

Definición 2.1 (Biología) *Ciencia que estudia la estructura de los seres vivos y de sus procesos vitales. Es decir, estudia todos los seres vivientes, su forma y los fenómenos que se producen en su interior, además intenta dar explicación a los diferentes modelos de vida.*

Definición 2.2 (Ecología) *Parte de la biología que estudia las relaciones de los seres vivos entre sí y con el medio en el que viven. Es decir, las relaciones que existen entre los factores bióticos (relaciones entre seres vivos) y los factores abióticos (condiciones ambientales), esto es, ver como están relacionados los factores abióticos (humedad, temperatura, entre otros) con los factores bióticos (relación entre la gran diversidad de seres vivos que se encuentran en un mismo hábitat).*

Definición 2.3 (Dinámica de poblaciones) *Estudia la composición de una población de una especie (número de individuos, edad, sexo, etc.) y sus variaciones a lo largo del tiempo, además el estudio de parámetros demográficos (emigración, inmigración). Esto permite conocer e identificar el futuro de una especie, así como detectar aquellos puntos donde se debe actuar para que la especie no se extinga.*

Definición 2.4 (Tasa de crecimiento per cápita) *Es el porcentaje o proporción de cambio en el tamaño de la población por unidad de tiempo.*

Definición 2.5 (Tasa de crecimiento de la población) *La tasa de crecimiento de una población es la velocidad de cambio en su número total de individuos. Esta velocidad se mide en individuos por unidad de tiempo.*

Definición 2.6 (Potencial biótico) *El potencial biótico, representa el crecimiento máximo de la población, es decir, el índice vital más alto posible de una especie.*

Definición 2.7 (Capacidad de carga) *La capacidad de carga o de sustentación de una especie biológica en un ambiente, es el tamaño máximo de población que el ambiente puede soportar, teniendo en cuenta el alimento, agua, habitat, entre otros elementos necesarios.*

Definición 2.8 (Aptitud) *Son las características y capacidades que posee un ser vivo para sobrevivir y adaptarse a un medio ambiente particular, es decir, indica todas aquellas características o circunstancias en las cuales un individuo demuestra sus fortalezas y habilidades para sobreponer ante las adversidades o a los nuevos cambios naturales por diversas razones o factores.*

Definición 2.9 (Competencia intraespecífica) *Es la interacción que se produce cuando los miembros de la misma especie compiten por recursos limitados, lo que reduce la aptitud de todos los individuos en competencia.*

Definición 2.10 (Competencia interespecífica) *Cuando miembros de diferentes especies compiten por los mismos recursos.*

Definición 2.11 (Hacinamiento) *Condición donde el número de ocupantes excede la capacidad de vivienda.*

Definición 2.12 (Metapoblación) *Describe una población que consta de muchas poblaciones locales, todas las poblaciones locales tienen una probabilidad sustancial de extinción y por lo tanto la persistencia a largo plazo de la especie solo puede ocurrir en el nivel regional o metapoblacional (Hui y Li, 2003).*

ECUACIONES DIFERENCIALES

Definición 2.13 (Sistemas de ecuaciones diferenciales lineales) *Un sistema lineal es de la forma:*

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = A\mathbf{x},$$

donde $\mathbf{x} = x_1, x_2, \dots, x_n \in \mathbb{R}^n$, A es una matriz de $n \times m$ y

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \begin{bmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \\ \cdot \\ \cdot \\ \frac{dx_n}{dt} \end{bmatrix},$$

la solución del sistema $\frac{d\mathbf{x}}{dt} = A\mathbf{x}$ para la condición inicial $x(0) = x_0$ esta dada por:

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

Observación

- Se llama trayectoria de la solución x a su imagen en \mathbb{R}^n

Definición 2.14 (Sistema dinámico) Sea E un conjunto y Ω un subconjunto de $\mathbb{R} \times E$ tal que $\{0\} \times E \subset \Omega \subset \mathbb{R} \times E$. Un sistema dinámico de tiempo real en E esta determinado por una función $\phi : \Omega \rightarrow E$

$$(t, x) \rightarrow \phi(x, t)$$

tal que

- $\phi(0, x) = x, \forall x \in E,$
- $\phi(t, \phi(s, x)) = \phi(t + s, x).$

Se dirá que ϕ es el flujo del sistema dinámico.

Definición 2.15 (Sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales) Un sistema no lineal es de la forma:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = f(\mathbf{x}, t)$$

donde, $f : E \rightarrow \mathbb{R}^n$ y E es un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n

Observación: Si en el sistema $\frac{d\mathbf{x}}{dt} = f(\mathbf{x}, t)$ la función $f(\mathbf{x})$ no depende de t , el sistema se llama autónomo, esto es:

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = f(\mathbf{x})$$

Definición 2.16 (Punto crítico) Un número c se denomina punto crítico de un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo, si $f(c) = \mathbf{0}$. Un punto crítico también se puede llamar punto de equilibrio o punto estacionario.

Definición 2.17 (Centro) Un punto crítico se denomina centro cuando los autovalores $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ de la matriz jacobiana del sistema evaluada en c , son imaginarios puros y conjugados, en este caso las trayectorias son cerradas y tienen en general forma de elipse, de tal forma que ninguna tiende al punto crítico, si no que lo encierran.

Definición 2.18 (Punto silla) Un punto crítico se denomina punto de silla, si los autovalores $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \dots, \lambda_n$ de la matriz jacobiana del sistema evaluada en c son reales y de distinto signo.

Definición 2.19 (Matriz no degenerada) Una matriz A es no degenerada si

1. $\det(A) \neq 0$,
2. A no tenga raíces repetidas,
3. Los valores propios de A tengan parte real distinta de cero.

Si una matriz no cumple alguna de las condiciones anteriores, se dirá que es degenerada.

Definición 2.20 Dos espacios topológicos, X y Y son **homeomorfos** o **topológicamente equivalentes**, si existe una función biyectiva $f : X \rightarrow Y$ tal que f y f^{-1} sean continuas. La función f recibe el nombre de **homeomorfismo** (Lipschutz, 1970).

Ejemplo 2.1 Sea $A = [a, b]$, $I = [0, 1]$ probar $f(x) = (b - a)x + a$ define un homeomorfismo de I en A .

Probemos que es inyectiva; supongamos que: $f(x) = f(y)$, esto es:

$$\begin{aligned}
f(x) &= f(y) & (4) \\
(b-a)x + a &= (b-a)y + a \\
x &= y
\end{aligned}$$

Seguidamente probemos que es sobreyectiva; sea $y \in [a, b]$ entonces, $\exists x \in [0, 1]$ tal que: $f(x) = y$, entonces,

$$\begin{aligned}
(b-a)x + a &= y \\
x &= \frac{y-a}{b-a} \in [0, 1]
\end{aligned}$$

en efecto,

$$\begin{aligned}
f(x) &= f\left(\frac{y-a}{b-a}\right) & (5) \\
f(x) &= (b-a)\left(\frac{y-a}{b-a}\right) + a \\
f(x) &= y - a + a \\
f(x) &= y
\end{aligned}$$

Así tenemos que la función es biyectiva, además como $f = (b-a)x + a$ es una función lineal, es continua y su inversa también es una función lineal, por tanto continua.

Definición 2.21 Dos sistemas autónomos de ecuaciones diferenciales $\frac{dx}{dt} = f(x)$ y $\frac{dy}{dt} = g(y)$ son **topológicamente equivalentes** en una vecindad del origen, si existe un homeomorfismo $H : U \rightarrow V$, donde U y V son abiertos que contienen al origen. Este homeomorfismo H mapea trayectorias de $\frac{dx}{dt} = f(x)$ en U a trayectorias de $\frac{dy}{dt} = g(y)$ en V y preserva la orientación, es decir, si una trayectoria se dirige de x_1 a x_2 en U , entonces su imagen bajo H se dirige de $H(x_1)$ a $H(x_2)$ en V (Gómez, dela Rosa, y Juárez, 2021)

Ejemplo 2.2 *Considere el sistema lineal*

$$\frac{dx}{dt} = Ax,$$

y

$$\frac{dy}{dt} = By,$$

con,

$$A = \begin{bmatrix} -1 & -3 \\ -3 & -1 \end{bmatrix},$$

$$B = \begin{bmatrix} 2 & 0 \\ 0 & -4 \end{bmatrix}.$$

Sea $H(x) = Rx$ donde la matriz R y R^{-1} son:

$$R = \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{bmatrix} 1 & -1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix},$$

y

$$R^{-1} = \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ -1 & 1 \end{bmatrix}.$$

Entonces $B = RAR^{-1}$, además si $y = H(x) = Rx$, se tiene $x = R^{-1}y$ por tanto:

$$\frac{dy}{dt} = By = RAR^{-1}y = RAR^{-1}Rx = RAx = RAR^{-1}y = By.$$

Como la solución del sistema

$$\frac{dx}{dt} = Ax,$$

esta dada por $x(t) = e^{At}(x_0)$ al rededor de x_0 , entonces:

$$y(t) = H(x(t)) = R(x(t)) = Re^{At}(x_0) = e^{Bt}Rx_0,$$

alrededor de Rx_0 , en efecto;

$$A = R^{-1}BR \rightarrow e^{At} = R^{-1}e^{Bt}R \rightarrow Re^{At} = e^{Bt}R,$$

por tanto la solución para el sistema:

$$\frac{dy}{dt} = By,$$

esta dada por $y(t) = H(x(t)) = e^{Bt}Rx_0$, alrededor de Rx_0 . Así H mapea trayectorias del primer sistema, al segundo.

$$H(x(t)) = e^{Bt}Rx_0 = e^{Bt}H(x_0)$$

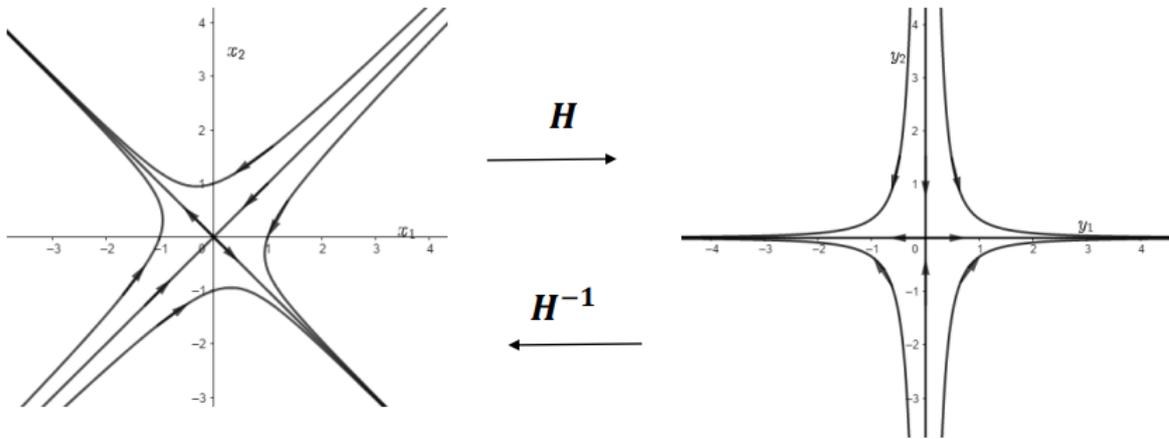


Figura 1: Homeomorfismo

Se puede observar como el homeomorfismo $H(x) = Rx$, es una rotación de 45° mapea trayectorias del primer sistema al segundo sistema. (Perko, 2013)

Teorema 2.1 (Teorema de Hartman-Grobman) Sea E un abierto de \mathbb{R}^n , f un campo vectorial definido en un abierto $E \subset \mathbb{R}^n$ y $p^* \in E$ un punto tal que $f(p^*) = 0$. Sea ϕ^t el flujo generado por la ecuación $\dot{x} = f(x)$. Asumir que la matriz $A = f'(p^*)$ es no degenerada. Entonces existen abiertos U y V de \mathbb{R}^2 y un homeomorfismo $h : U \rightarrow V$ tal que

1. $p^* \in U$
2. $0 \in V$
3. si $\phi(t, x_0) \in U$ entonces

$$h(\phi(t, x_0)) = e^{At}h(x_0)$$

es decir, $\phi(t, x_0) = h^{-1}(e^{At}h(x_0))$

Ejemplo 2.3 Considere el flujo ϕ^t generado por el campo vectorial $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ así:

$$f \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ -y + x^2 \end{pmatrix}$$

Sea $h : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ la función definida por:

$$h \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y - \frac{1}{3}x^2 \end{pmatrix}$$

Podemos demostrar que h es la conjugación topológica del Teorema de Hartman-Grobman de ϕ^t con el flujo lineal cerca de $(0, 0)$. Es decir,

$$h(\phi^t(x, y)) = e^{At}h(x, y),$$

donde $A = f'(0, 0)$. Inicialmente vamos a encontrar $\phi^t(x_0, y_0)$, para ello se resuelve

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x \\ \dot{y} &= -y + x^2 \end{aligned}$$

con condiciones iniciales $x(0) = x_0$ y $y(0) = y_0$, claramente se tiene que $x(t) = x_0 e^t$, y por tanto concluimos que:

$$y = -y + x_0 e^{2t}$$

seguidamente, para encontrar $y(t)$ usamos el método de factor de integración, así, sea $\mu(t) = e^t$, se tiene:

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} e^t + e^t y &= x_0^2 e^{2t} e^t \\ \frac{d(\mu(t)y)}{dt} &= x_0 e^{3t} \\ e^t y &= \int x_0 e^{3t} dt \\ y &= \frac{1}{3} x_0^2 e^{2t} + c e^{-t} \end{aligned}$$

con las condiciones iniciales $x(0) = x_0, y(0) = y_0, t = 0$ encontramos c

$$c = y_0 - \frac{1}{3} x_0^2$$

por tanto:

$$y(t) = \frac{1}{3} x_0^2 e^{2t} + \left(y_0 - \frac{1}{3} x_0^2 \right) e^{-t}$$

de donde el flujo es:

$$\phi^t \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_0 e^t \\ \frac{1}{3} x_0^2 e^{2t} + \left(y_0 - \frac{1}{3} x_0^2 \right) e^{-t} \end{pmatrix}$$

por otra parte tenemos:

$$A = f' \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

así:

$$e^{At} = \begin{pmatrix} e^t & 0 \\ 0 & e^{-t} \end{pmatrix}$$

luego,

$$\begin{aligned} h \left(\phi^t \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \right) &= h \begin{pmatrix} x_0 e^t \\ \frac{1}{3} x_0^2 e^{2t} + \left(y_0 - \frac{1}{3} x_0^2 \right) e^{-t} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} x_0 e^t \\ \frac{1}{3} x_0^2 e^{2t} + \left(y_0 - \frac{1}{3} x_0^2 \right) e^{-t} - \frac{1}{3} (x_0 e^t)^2 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} e^t & 0 \\ 0 & e^{-t} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 - \frac{1}{3} x_0^2 \end{pmatrix} \\ &= e^{At} h \begin{pmatrix} x_0 \\ y_0 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

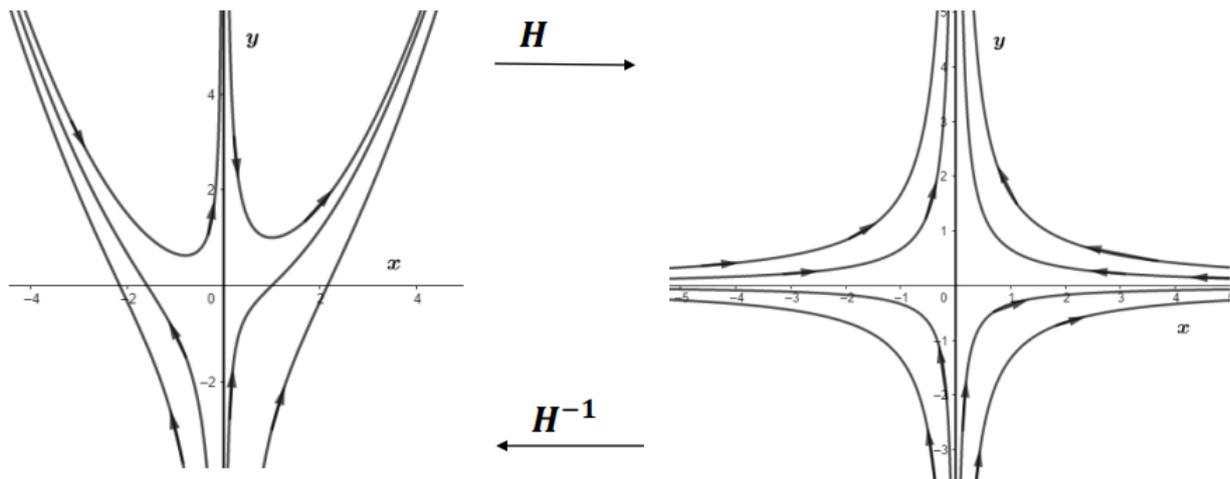


Figura 2: Homeomorfismo H

En la figura se puede observar como el homeomorfismo H , mapea un sistema no lineal a uno lineal.

3. Modelando sistemas ecológicos

Iniciamos nuestro trabajo dando una idea general de lo que es un modelo matemático, se muestra un paso a paso de cómo formular un modelo matemático con ecuaciones diferenciales para describir la dinámica de poblaciones y se aplica dichos pasos a un ejemplo conocido de sistema presa-predador.

3.1. ¿ Qué es un modelo matemático ?

Un modelo matemático es una contribución matemática abstracta que simplifica una relación con una parte de la realidad y creado para un propósito particular. La finalidad de estos modelos radica en entender a profundidad el fenómeno y realizar algunas predicciones sobre su comportamiento, o como varía este en el tiempo. En nuestra actualidad, se encuentran muchas situaciones que se pueden modelar matemáticamente, por ejemplo como escoger la mejor ruta para la distribución de un producto de una empresa, o como varía un fenómeno en el tiempo. Como ejemplo vamos a ver el modelo SIR que es un modelo de epidemias.

Suponemos que se tiene una población cerrada de tamaño N donde la inmigración, la emigración y la natalidad no juegan un papel importante, también se ignora toda muerte que no tenga que ver con la enfermedad que se esta modelando.

Nuestras variables son:

$s(t)$: Individuos susceptibles (No tiene la enfermedad)

$i(t)$: Individuos infectados

$r(t)$: Individuos eliminados (Individuos que mueren o se recuperan).

El modelo de la enfermedad es como sigue:

$$\begin{aligned}\frac{ds}{dt} &= -\alpha si \\ \frac{di}{dt} &= \alpha si - \beta i \\ \frac{dr}{dt} &= \beta i\end{aligned}$$

donde α es la tasa de infección y β es la velocidad a la que se eliminan los infectados. Mediante este modelo se puede ver como varían la enfermedad a lo largo del tiempo, además de cuantos infectados, recuperados o eliminados hay en el tiempo t .

Es por esto que los modelos matemáticos juegan un papel muy importante en la vida cotidiana, ya que nos ayudan a predecir e interpretar cosas de una forma más sencilla.

3.1.1. Modelo matemático en la ecología

Como lo mencionamos anteriormente hay muchas situaciones que se pueden modelar matemáticamente, una de ellas son los fenómenos ecológicos. En la teoría se encuentran bastantes modelos desarrollados en relación a la dinámica de poblaciones, cuyo objetivo básico es el de estudiar los cambios cuantitativos de las poblaciones. Es decir, calcular los cambios numéricos, describirlos, predecirlos y analizar sus consecuencias ecológicas.

Uno de los primeros intentos en modelar el crecimiento de la población humana por medio de las matemáticas fue realizado por Thomas Malthus (1766-1834) quien supuso que la razón de crecimiento de una población x es proporcional al tamaño de la población en ese instante. Este modelo es conocido como Modelo Exponencial (Puchuri, 2018).

Ejemplo 3.1 (Modelo de crecimiento exponencial)

El modelo de crecimiento exponencial, modela el crecimiento de una especie, la cual no se ve afectada por limitación alguna. Dicho modelo se representa en la siguiente ecuación.

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Donde $N(t)$ representa la población de alguna especie (personas o animales, o bacterias) en el instante t y r es una constante de proporcionalidad, $r = T_N - T_M$, donde T_N =tasa de natalidad y T_M = tasa de mortalidad.

La solución a la ecuación está dada por:

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

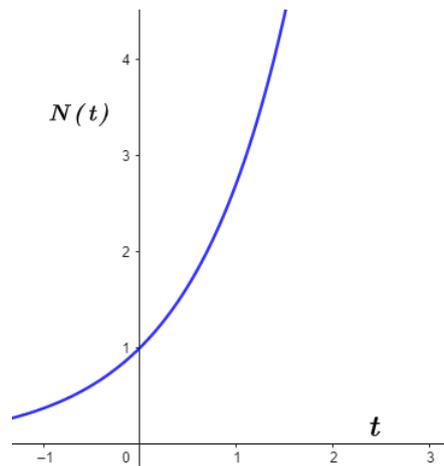


Figura 3: Modelo de crecimiento Exponencial

Gráfica de $N(t) = N_0 e^{rt}$ que muestra el modelo de crecimiento exponencial para $r > 0$ y $N_0 = 1$ (Puchuri, 2018)

En la figura 3 se muestra que, para r positivo, la ecuación modela un crecimiento exponencial. Por otro lado, si r es negativo, la población tiene un decaimiento exponencial hasta su extinción (Puchuri, 2018).

3.2. ¿ Cómo construir un modelo matemático ?

La construcción de los modelos matemáticos, nace de la necesidad de analizar cómo ciertos fenómenos se comportan en un intervalo de tiempo, hacer predicciones y estudios acerca de los mismos.

Con el fin de dar respuesta a preguntas como ¿ qué es lo que necesito saber ? ¿ a qué se reduce ahora el problema ? ¿cuáles son mis variables? ¿qué es lo que varía con el tiempo ? entre otras, nos da la noción de cuales sería los posibles pasos para formular un modelo matemático.

En nuestro trabajo se presentan 4 pasos para la formulación de un modelo matemático. Los cuales son:

1. Identificar el problema, situación o problema a describir.
2. Establecer hipótesis acorde al problema, identificar las variables y delinear el modelo.

3. Resolver el modelo (mediante los métodos o analítico o cualitativo o numérico).
4. Probar el modelo, es decir, comparar las soluciones o predicciones del modelo con datos conocidos del problema.

Una vez ya se halla formulado un modelo matemático, nos enfrentamos al problema de resolverlo, el modelo es razonable si su solución es consistente con datos experimentales o con hechos conocidos. De no ser así se debe aplicar nuevamente los 4 pasos anteriores (Courchamp y cols., 2008).

3.3. Algunos ejemplos de modelos matemáticos en ecología

En esta sección se presentan algunos ejemplos de modelos ecológicos para una especie y para dos especies (presa-predador).

3.3.1. Modelos ecológicos de una especie.

Ejemplo 3.2 (Modelo Fibonacci)

Quizá uno de los modelos más antiguos de crecimiento poblacional es el modelo que Leonardo de Pisa, o Fibonacci, utilizó para describir el crecimiento de una población de conejos. El problema es el siguiente: Partiendo de una pareja de conejos (macho y hembra) ¿cuántas parejas habrán al principio de cada temporada? ¿qué cantidad hay después de n temporadas?

El modelo es como sigue:

$$N_{t+1} = N_t + N_{t-1}, \quad t = 1, 2, 3, \dots$$

$$N_0 = N_1 = 1$$

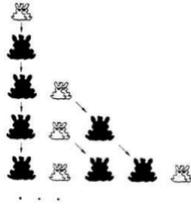


Figura 4: *Modelo de Fibonacci*

Donde N_t es el número de parejas (macho y hembra) de conejos al principio de cada temporada, t la correspondiente temporada, N_0 y N_1 son las condiciones iniciales. Así N_{t+1} denota la población de conejos en la temporada t .

Ejemplo 3.3 (Modelo Logístico)

Este modelo fue introducido por el matemático belga Verhulst, quien nos presenta la siguiente ecuación:

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N$$

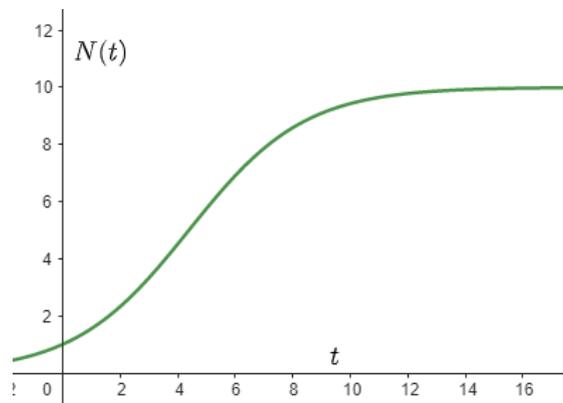


Figura 5: *Modelo de crecimiento Logístico*

Gráfica de la ecuación $N(t) = \frac{N_0 k e^{rt}}{N_0 e^{rt} + k - N_0}$ que describe el crecimiento de una población mediante el modelo de crecimiento logístico, con $N_0 = 1, k = 10$ y $r = 0,5$ (Puchuri, 2018)

Donde $K > 0$ es la capacidad de soporte o carga, que representa la máxima población $N(t)$ que se puede sostener a medida que avanza el tiempo.

3.3.2. Modelos ecológicos de dos especies (modelo Lotka-Volterra)

En la investigación de modelos ecológicos entre los que más han llamado la atención son los modelos presa-predador o también conocido como modelo Lotka-Volterra. Este modelo se ocupa de la interacción entre dos especies, donde una de ellas (presa) tiene bastante comida y la segunda (predador) tiene como suministro de alimentos exclusivamente a la población de presas.

En esta parte aplicaremos los pasos antes mencionados para modelar un sistema presa-predador.

1. Identificar el problema, situación o problema a describir.

Como nos estamos enfrentando a un problema de dos especies (presa-predador), las preguntas que se plantean son: *¿que pasara al transcurrir el tiempo con la población de presas y la población de predadores? ¿una crece más que la otra? ¿las poblaciones se mantienen?* al plantearse estas preguntas, es evidente que se debe analizar el comportamiento de las poblaciones en el tiempo.

2. Establecer hipótesis acorde al problema, identificar las variables y delinear el modelo.

Para el problema que estamos estudiando, vamos a plantear dos hipótesis:

1. En el intervalo de tiempo t el medio ambiente no favorece a ninguna de las dos especies.
2. Cualquier adaptación genética es lo suficientemente lenta como para despreciarla.

A continuación identificamos las variables presentes en el modelo:

$x(t)$: Población de presas en el instante t

$y(t)$: Población de predadores en el instante t

t : Tiempo

así, como se miro en el modelo de crecimiento exponencial, la ecuación diferencial:

$$\frac{dx}{dt} = ax(t)$$

modela la población de presas en ausencia de predador, analizando igualmente por el modelo de crecimiento exponencial, pero teniendo en cuenta que la población de predadores solo tiene como

fuente de alimentación a la población de presas, se antepone de un signo menos para representar el caso donde no hay presas, que esto significa que no hay comida para los predadores, así la ecuación diferencial:

$$\frac{dy}{dt} = -cy(t)$$

modela la población de predadores en ausencia de presas, si se denota por $x(t)y(t)$ los encuentros que se presenten entre la población de presas y predadores, se tiene:

$$\frac{dx}{dt} = ax(t) - bx(t)y(t) \quad (6)$$

que modela la razón de cambio de las presas en presencia de predadores, y

$$\frac{dy}{dt} = -cy(t) + dx(t)y(t) \quad (7)$$

que modela la razón de cambio de los predadores en presencia de presas, de las ecuaciones (4) y (5) se plantea el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy, \end{aligned} \quad (8)$$

el cual modela un sistema presa-predador, donde a, b, c y d son constantes reales positivas y describen la interacción entre las dos especies.

3. Resolver el sistema (6) (mediante los métodos o analítico o cualitativo o numérico)

Observación: Por lo visto en el ejemplo 3.1 modelo de crecimiento exponencial, las soluciones para los casos donde se presenta el modelo de la población de presas en ausencia de predadores,

y el modelo de la población de predadores en ausencia de presas, respectivamente vienen dadas por:

$$\begin{aligned}x(t) &= x_0 e^{at} \\y(t) &= y_0 e^{-ct}\end{aligned}\tag{9}$$

Para proceder a analizar el sistema (6) el cual se analiza de una manera cualitativa, según (Cedrón, 2020) es necesario encontrar sus puntos de equilibrio, y estos se presentan cuando la razón de cambio tanto en presas como en predadores es nula, esto es:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy = 0 \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy = 0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}ax - bxy &= 0 \\ -cy + dxy &= 0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}x(a - by) &= 0 \\ y(-c + dx) &= 0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}a - by &= 0 \\ -c + dx &= 0\end{aligned}$$

$$by = a$$

$$dx = c$$

$$\begin{aligned}x(t) &= \frac{c}{d} \\y(t) &= \frac{a}{b}\end{aligned}$$

por tanto los puntos $P = (0, 0)$ que es el punto trivial y $Q = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ hacen que la razón de cambio tanto en presas como en predadores sea nula.

Procedemos a analizar los puntos de equilibrio. La matriz Jacobiana del sistema (8) esta dada por:

$$A = f'(x, y) = \begin{bmatrix} a - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{bmatrix},$$

evaluando en $P = (0, 0)$ se tiene:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{bmatrix},$$

por ser una matriz diagonal, sus auto valores son: $\lambda_1 = a$ y $\lambda_2 = -c$ por tanto, por lo visto en preliminares el punto P es un punto de silla, ya que sus autovalores son números reales y de distinto signo.

Seguidamente remplazamos $Q = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$, en la matriz jacobiana, esto es:

$$J\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = \begin{bmatrix} a - b\left(\frac{a}{b}\right) & -b\frac{c}{d} \\ d\frac{a}{b} & -c + d\frac{c}{d} \end{bmatrix},$$

$$J\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = \begin{bmatrix} a - a & -b\frac{c}{d} \\ d\frac{a}{b} & -c + c \end{bmatrix},$$

$$J\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) = \begin{bmatrix} 0 & -b\frac{c}{d} \\ d\frac{a}{b} & -0 \end{bmatrix},$$

por tanto los autovalores se obtienen resolviendo $\lambda^2 + ac = 0$ así:

$$\lambda_1 = \sqrt{ac} i \quad y \quad \lambda_2 = -\sqrt{ac} i$$

por lo visto en preliminares, el punto Q es un centro ya que sus autovalores son imaginarios puros, y se sugiere que las soluciones giran en torno a el (Cedrón, 2020).

4. Comprobar el modelo, es decir, comparar las soluciones o predicciones del modelo con datos conocidos del problema.

A continuación se presenta un ejemplo de un modelo presa-predador mediante las ecuaciones de Lotka-Volterra. En la tabla 1 se muestra el índice de capturas de lince y conejos elaborada por la compañía Hudson Bay entre los años 1900 y 1920, para la comercialización de pieles.

Año	Conejos	Linces	Años	Conejos	Linces
1900	30	4	1911	40.3	8
1901	47.2	6.1	1912	57	12.3
1902	70.2	9.8	1913	76.6	19.5
1903	77.4	35.2	1914	52.3	45.7
1904	36.3	59.4	1915	19.5	51.1
1905	20.6	41.7	1916	11.2	29.7
1906	18.1	19	1917	7.6	15.8
1907	21.4	13	1918	14.6	9.7
1908	22	8.3	1920	16.2	10.1
1909	25.4	9.1	1921	24.7	8.6
1910	27.1	7.4	–	–	–

Tabla 1: Índice de captura de lince y conejos

Adaptado de http://matema.ujaen.es/jnavas/web_modelos/labiologia/practica5.pdf

Para poder realizar nuestro modelo presa-predador es necesario conocer los parámetros a, b, c y d , de la ecuación (6).

Para encontrar los parámetros necesarios se analiza en primer lugar la población de predadores en su número más bajo, dado que esto significa que la población de presas esta aumentado de forma *exponencial*, esto se presenta en los años 1910, $x(t) = 27,1$ y 1911, $x(t + 1) = 40,3$ como se menciona anteriormente, la solución a la ecuación del crecimiento exponencial esta dado por:

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

reemplazando, se tiene:

$$40,3 = 27,1 e^a$$

$$\frac{40,3}{27,1} = e^a$$

$$a = \ln\left(\frac{40,3}{27,1}\right) \quad (10)$$

$$a = 0,397$$

Razonando de la misma manera para los predadores, un población baja de presas implica un descenso elevado en la población de predadores, se da en el año 1905 y 1906, así:

$$y(t) = y_0 e^{-ct}$$

$$19 = 41,7 e^{-c}$$

$$c = -\ln\left(\frac{19}{41,7}\right) \quad (11)$$

$$c = 0,786$$

para encontrar los parámetros faltantes, se tiene en cuenta el promedio comprendido entre dos valores máximo.

$$x^* = \frac{c}{b}$$

$$y^* = \frac{a}{b}$$

analizamos donde se presentan los valores máximos para cada especie; en los años comprendidos entre 1903 a 1913 se presentan los valores máximos para los conejos

$$\frac{77,4 + 36,3 + 20,6 + 18,1 + 21,4 + 22 + 25,4 + 27,1 + 40,3 + 57}{10} = 34,6$$

y en los años 1904 a 1915 para los linces.

$$\frac{59,4 + 41,7 + 19 + 13 + 8,3 + 9,1 + 7,4 + 8 + 12,3 + 19,5 + 45,7}{11} = 22,12$$

$$x^* = 34,6 \tag{12}$$

$$y^* = 22,12 \tag{13}$$

Por tanto de las ecuaciones; (9),(10),(11),(12), tenemos:

$$b = 0,018 \tag{14}$$

$$d = 0,023 \tag{15}$$

Finalmente con las ecuaciones; (8),(9),(12),(13), formamos nuestro sistema presa-predador.

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 0,4x - 0,018xy \\ \frac{dy}{dt} &= -0,8y + 0,023xy \end{aligned} \tag{16}$$

y procedemos a resolver el sistema (14). Vamos a ver cuando la razón de cambio tanto para las presas (x) como para los predadores (y) es nula, para ello hacemos:

$$\begin{aligned}0,4x - 0,018xy &= 0 \\ -0,8y + 0,023xy &= 0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}x(0,4 - 0,018y) &= 0 \\ y(-0,8 + 0,023x) &= 0\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}y &= \frac{0,4}{0,018} \\ x &= \frac{0,8}{0,023}\end{aligned}$$

$$x = 34,78$$

$$y = 22,22 \tag{17}$$

Así tenemos que la población de equilibrio consiste en 34.78 conejos y 22.22 linceas, como el punto $P=(34.78,22.22)$ se constituye de números reales positivos, se sugiere por lo visto anteriormente, que es un centro.

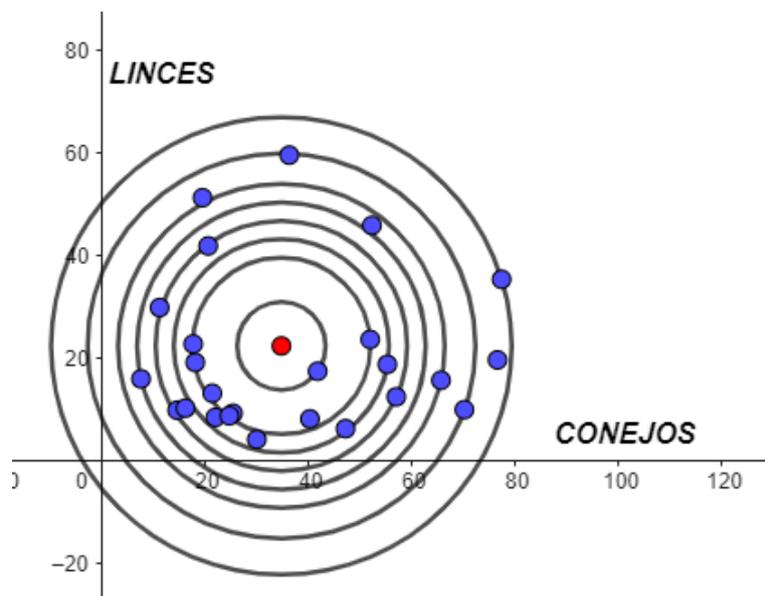


Figura 6: *Conejos vs Linces*

En esta imagen cada círculo concéntrico representa la trayectoria de las soluciones al sistema de ecuaciones (16)

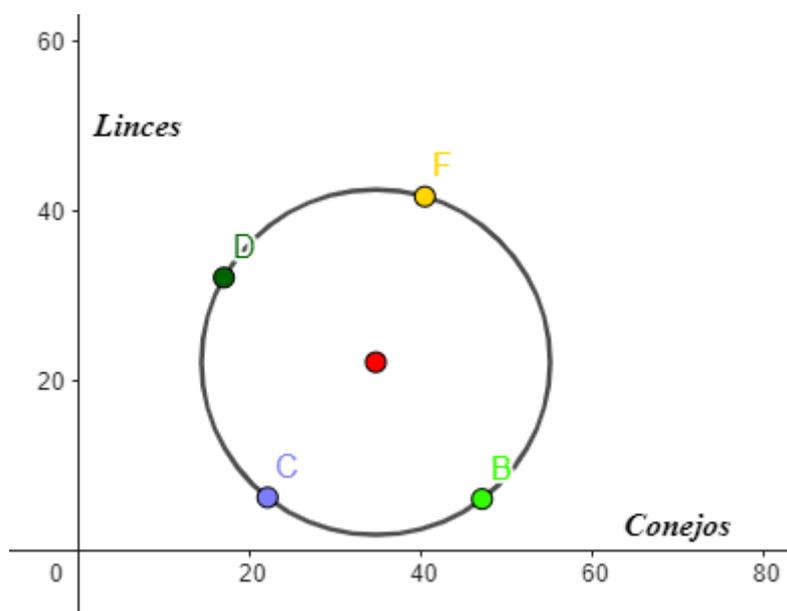


Figura 7: *Trayectoria 1.*

En esta figura se muestra una trayectoria, en la cual se observa como es el comportamiento de los lince y los conejos; las letras F, B, C, D representan algunos de los puntos que componen dicha trayectoria, los cuales sirven para el análisis del comportamiento de las poblaciones.

En la figura (7) si se observamos particularmente el punto D, donde la población de lince es aproximadamente 37, la cual es alta comparada con la población de conejos que es aproximadamente 23, pero estas cantidades cambian al transcurrir el tiempo; la población de lince empieza a descender, dado que el número de conejos es bajo y no tienen la comida necesaria para sobrevivir, cuando esto sucede, la población de conejos tienden nuevamente a crecer, ya que la población de lince es baja y hay pocos predadores en el hábitat, esto se puede observar en el punto B.

4. Modelos y mecanismos asociados al efecto Allee

En esta sección, se da una definición de lo que es el Efecto Allee, y se estudia algunos ejemplos de modelos ya existentes en la teoría que describen dicho fenómeno, para una población, poblaciones que interactúan presa-predador y metapoblaciones.

4.1. ¿Qué es el Efecto Allee?

En nuestro trabajo nos hemos planteado la pregunta ¿qué es el Efecto Allee? y pasado unos meses de estudio e investigación, aún es difícil dar una definición certera de lo que nos quiere decir dicho efecto, ya que el ecologista estadounidense Warder Clyde Allee (5 de junio de 1885-18 de marzo 1955) no dejó una definición específica de lo que es.

Warder Clyde Allee fue un ecologista estadounidense quien nació en una granja en Bloomington Indiana, desde su niñez sentía una gran atracción por la granja donde nació, ya que esta era parte de un gran bosque y esa pequeña parte lo cautivo hasta el día de su muerte.

Allee asistió a una escuela rural de un solo salón, fue líder de su clase de erudición, estaba a la cabeza de sus compañeros y ganó el concurso de oratoria. A los 17 años se graduó y posteriormente, enseñó en una escuela rural, a sus diecinueve años se sintió atraído por Earlham College; Al pasar cuatro años en Earlham College le proporcionaron una educación sólida y amplia y fue ahí donde fortaleció su interés por el campo de la biología.

Posteriormente W.C Allee realizó su doctorado en la Universidad de Chicago, tras sus últimos dos años de posgrado, Allee comenzó su carrera docente, siendo asistente del departamento de zoología y fue ascendido a profesor, además fue decano en la facultad de artes, literatura y ciencias, y secretario del departamento de zoología.

W.C adquirió su interés en las interacciones y patrones de distribución de los mamíferos durante su estancia en el laboratorio de biología marina en Woods Hole en Massachusetts (1914-1921). El principal interés de Allee era determinar los factores, que conducían a la agrupación de individuos de la misma especie, él pensó que dicha agrupación aumentaba la supervivencia individual. La hipótesis que Allee se había planteado, se basaba en las observaciones que había hecho en el laboratorio marino con los peces, este observó que algunas especies acuáticas, libera-

ban sustancias que podían acondicionar el agua para su supervivencia, en sus experimentos con las estrellas de mar y los gusanos planos, observó que estos podían sobrevivir mejor a los rayos UV y a químicos tóxicos cuando eran lo suficientemente numerosos como para acondicionar el agua (Schmidt, 1957).

Tras varios experimentos, Allee pudo concluir que la evolución de la estructura social, no solo dependía de la competencia si no también de la cooperación, y que quizá este era el factor más importante en las especies animales. Como sucedió en los estudios del comportamiento, la noción de que la cooperación, en su sentido amplio, puede ser tan importante como la competencia está cambiando nuestra visión de la dinámica de la población y todos los campos ecológicos relacionados. Así los estudios iniciales del efecto Allee fueron experimentales y realizados por W.C Allee y sus alumnos (Courchamp y cols., 2008).

Las definiciones formales del Efecto Allee abarca la noción de *dependencia positiva de la densidad* esto es: la aptitud individual, o una de sus componentes esta relacionada positivamente con el tamaño o la densidad de la población. La mayoría de las definiciones del efecto Allee se aplican a la densidad de la población o a su tamaño. Es por esto que en nuestro trabajo, se va a entender como Efecto Allee *la relación positiva que hay entre la aptitud individual y la densidad de la población*. Lo anterior se puede interpretar como: la adaptación de un individuo en una población pequeña decrece a medida que el tamaño de la población también disminuye (Courchamp y cols., 2008).

Dentro del dominio del Efecto Allee la principal distinción esta entre el *Efecto Allee demográfico* y el *Efecto Allee componente*. El primero se refiere a una relación positiva entre la adaptación total de una determinada especie, usualmente cuantificada por la tasa de crecimiento de población per cápita, y el tamaño o densidad de población; mientras que el efecto Allee componente ocurre a nivel de adaptación individual (Aguirre y cols., s.f.).

Con respecto a el Efecto Allee demográfico, existen dos tipos: *Efecto Allee débil* y *Efecto Allee fuerte*. Un Efecto Allee demográfico se considera débil si la tasa de crecimiento de población per cápita es positiva para densidades de población pequeñas, donde un incremento en esta densidad produce un incremento en la tasa; y para densidades altas un incremento en la densidad produce un decrecimiento en dicha tasa. Y un Efecto Allee fuerte se presenta cuando por debajo de un

cierto valor de densidad, llamado umbral de Allee, la tasa de crecimiento per cápita se vuelve negativa. Si una cierta población presenta un efecto Allee fuerte esta decrecerá a un ritmo acelerado hasta que se extinga (Aguirre y cols., s.f.). Es decir, un Efecto Allee fuerte, es un Efecto Allee demográfico con un tamaño o densidad de población crítica, y un Efecto Allee débil es un Efecto Allee demográfico sin un tamaño o densidad de población crítica (Drake y Kramer, 2011).

4.1.1. Mecanismos que pueden generar Efecto Allee

Un Efecto Allee componente, se puede presentar por una variedad de factores biológicos que afectan la reproducción, supervivencia y genética de las especies.

Es evidente que para las especies que se reproducen sexualmente, la búsqueda de pareja es un factor muy importante, pero esto será menos eficiente en una población con pocos individuos, ya que será más difícil encontrar un macho o una hembra con el cual reproducirse. Lo cual no se presentaría si tenemos una población con un número considerable de individuos.

Dado que en una población pequeña es más complicado el encontrar pareja, esto desencadena en una baja reproducción de la especie, lo cual puede llevar a una extinción de la misma. Por otro lado, al tener una baja densidad de la población, se tiene menos cooperación para la crianza de los individuos pequeños, lo que deja una alta probabilidad de que los jóvenes mueran y por ende la población se encamine a la extinción.

Otra de los factores importantes, es que en una población pequeña, se ve afectada la supervivencia, puesto que, es mas difícil el cuidarse de sus enemigos si el grupo es pequeño, además de que algunas especies cuando se presentan en grupos numerosos pueden acondicionar de cierto modo el medio ambiente a su favor, también se ve afectado la búsqueda de comida cuando la población no cuenta con bastantes individuos.

Los mecanismos en la genética, se hacen presentes, cuando tenemos una densidad baja en la población, y esto afecta la reproducción, lo que hace que se puedan presentar casos donde la población no tiene un avance o un desarrollo genético evolutivo para mejorar, antes puede pasar lo contrario, ya que la población es pequeña, y se reproducen los mismos con los mismos,

pueden presentar anomalías genéticas o mutaciones en el ADN que no pueden ser buenas para la población.

Es claro que, tanto la reproducción, la crianza, búsqueda de pareja, acondicionamiento del medio ambiente, evolución genética y búsqueda de comida, serán mas eficientes en grupos con un mayor número de individuos, dado que hay factores que requieren de la cooperación de los individuos de la población para que se desarrollen de una manera más eficiente.

Paras mas información revisar la bibliografía (Aguirre y cols., s.f.; Berec y cols., 2007; Drake y Kramer, 2011)

4.2. Modelos matemáticos que describen el Efecto Allee

En esta parte se presenta algunos modelos matemáticos que describen el Efecto Allee, como son: el modelo aditivo, el modelo multiplicativo, el modelo doble y el modelo de metapoblaciones.

4.2.1. Para una población

Modelo multiplicativo. El modelo multiplicativo, modela el crecimiento de una población teniendo en cuenta la capacidad de carga y la cooperación entre individuos y esta dado por la siguiente expresión:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m) \quad (18)$$

con $-k < m < k$ y r denota el potencial biótico o tasa de crecimiento de la población, $k > 0$ la capacidad de carga del medio ambiente y m el mínimo de población viable para que esta no se extinga, o nivel umbral.

Se tiene que:

- Cuando $k > m > 0$ la población exhibe un Efecto Allee fuerte.
- Cuando $-k < m < 0$ la población exhibe un Efecto Allee débil.

Observación: Un Efecto Allee fuerte exhibe un tamaño o densidad de población crítica y un Efecto Allee débil no exhibe un tamaño o densidad de población crítica, esto es, no presenta un umbral de Allee (Drake y Kramer, 2011).

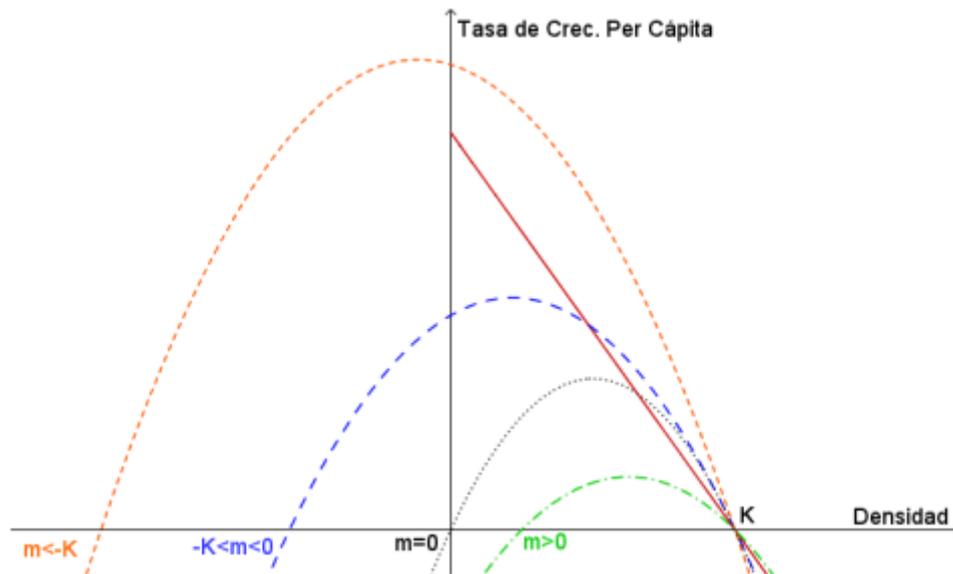


Figura 8: Efecto Allee fuerte y débil

En la imagen, se puede observar los diferentes comportamientos del efecto Allee, basados en el umbral de Allee (m), dados por la función $f(x) = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$, donde $\frac{dx}{dt}$ me representa la ecuación del modelo multiplicativo (González-Olivares, González-Yañez, Lorca, Rojas-Palma, y Flores, 2011)

Otra forma de escribir el modelo multiplicativo, se presenta en la siguiente ecuación (González-Olivares, Gonzalez-Yanez, Mena-Lorca, y Ramos-Jiliberto, 2006):

$$\frac{dx}{dt} = r(k - x)(x - m)x \quad (19)$$

Modelo aditivo. El modelo aditivo esta dado por la siguiente expresión:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k} - \frac{n'}{x + b} \right) \quad (20)$$

donde r representa la tasa de crecimiento poblacional, k la capacidad de carga, $n = n'r$ la tasa de captura de las presas, b constante de saturación media y el término $\frac{nx}{x+b}$ puede considerarse como el impacto sobre la densidad de la población a causas externas (migración, predación etc.)

Observación.

- $\lim_{x \rightarrow \infty} \frac{n'}{x+b} = 0$ y $\lim_{x \rightarrow 0} \frac{n'}{x+b} = \frac{n'}{b}$
- Si $\frac{n'}{b} < 1$ el impacto del efecto Allee no sería significativo.
- Si $\frac{n'}{b} > 1$ el impacto sería fuerte.

Para mayor información revisar (González-Olivares y cols., 2006).

Modelo doble. Este modelo se da cuando la población se presentan dos Efectos Allee simultáneos y esta representado por:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{rx}{x+n} \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m) \tag{21}$$

donde, m representa el nivel umbral, k la capacidad de carga, r crecimiento poblacional, n es un parámetro auxiliar del efecto Allee, además $x - m$ representa un efecto Allee y $\frac{r}{x+n}$ representa el segundo efecto Allee.

4.2.2. Para un sistema presa-predador

Los siguientes ejemplos presentan efecto Allee en presa, para un sistema presa-predador.

Ejemplo 4.1 (Efecto Allee aditivo en presa)

En el siguiente sistema de ecuaciones se presenta un sistema presa-predador con Efecto Allee aditivo en presa.

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

donde: N denota la densidad de población de presas, P la densidad de predadores, a es la constante de saturación media, b, m son constantes del Efecto Allee aditivo, r es la tasa de crecimiento intrínseca o potencial biológico de las presas, s es la concentración de alimento, q es la tasa de muerte de los predadores y k la capacidad de carga (Cai, Wang, y Wang, 2012).

Ejemplo 4.2 (Efecto Allee en presa)

El modelo de *Leslie-Gower* presenta un sistema presa-predador con efecto Allee en presa y estado dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \left(r \left(1 - \frac{x}{k} \right) (x - m) - qy \right) x \\ \frac{dy}{dt} &= s \left(1 - \frac{y}{nx} \right) y\end{aligned}$$

Donde, x indica la población de presas, y la población de predadores, r la tasa de crecimiento de las presas, s tasa de crecimiento de predadores, k es la capacidad de carga del medio ambiente, m representa el umbral de Allee, q denota el número máximo de presas que pueden comer un predador, n es una medida de la calidad de alimento que proporciona la presa a los predadores (González-Olivares, Mena-Lorca, Rojas-Palma, y Flores, 2011).

4.2.3. Para modelar metapoblaciones

Los Efectos Allee en metapoblaciones son causados por la dispersión y dificultad en el establecimiento. (Hui y Li, 2003). El marco clásico de metapoblaciones, se basa en la siguiente expresión, la cual se puede estudiar mejor en (Levins, 1969):

$$\frac{dx}{dt} = rx(h - x) - ex \tag{22}$$

donde x es la fracción de lugares ocupados por la especie, h es la proporción de hábitat adecuado, r y e son la tasa de colonización y extinción, respectivamente. Para más información revisar (Hui y Li, 2003, 2003; Levins, 1969).

Hay tres factores dependientes de la densidad que influyen en la dinámica de la metapoblación. El primero es el Efecto Allee, el segundo el efecto rescate y el tercero el efecto de hacinamiento (Hui y Li, 2003).

El primer factor es *el efecto Allee*, es decir, baja reproducción, esto es dificultad para encontrar compañero, disfunción social y depresión endogámica; de lo cual las tasas de crecimiento están por debajo de un umbral crítico de densidad. El modelo de Levins con un efecto Allee fue dado por Priyanga Amarasekare en su artículo *Allee Effects in Metapopulation Dynamics*, (Amarasekare, 1998) y es como sigue:

$$\frac{dx}{dt} = [rx(h - x) - ex] \left(\frac{x - a}{h - e/r} \right) \quad (23)$$

donde a , con $0 < a < h - \frac{e}{r}$ es conocida como la fracción umbral.

El segundo factor es el *efecto rescate* lo que significa el aumento de tamaño de la población, por tanto disminuye el riesgo de extinción por inmigración. Con el aumento del tamaño de la metapoblación, hay mas inmigración a una población local en particular, y por tanto una población más fuerte. El modelo es como sigue:

$$\frac{dx}{dt} = rx(h - x) - e(1 - wx)x \quad (24)$$

donde w es la intensidad del efecto de rescate.

El tercer factor es el *efecto de hacinamiento*. Esto es una regulación del crecimiento de la población por anormalidades en el comportamiento causadas por el mal funcionamiento de las glándulas endocrinas (Las glándulas endocrinas ayudan a controlar muchas funciones del cuerpo, como el crecimiento y el desarrollo, el metabolismo y la capacidad reproductiva.), que a su vez se producen en respuesta al hacinamiento. El modelo es como sigue:

$$\frac{dx}{dt} = rx(h - x) - (e + (1 - e)x^D)x \quad (25)$$

donde D ($D > 0$) es la intensidad del efecto hacinamiento. Para más información (Aguirre y cols., s.f.; González-Olivares y cols., 2006; Hui y Li, 2004, 2003; Amarasekare, 1998).

5. Modelos equivalentes topológicamente

Se finaliza el trabajo mostrando las equivalencias topológicas que hay entre los modelos que describen el efecto Allee.

Las equivalencias que miraremos son:

1. Modelo multiplicativo es equivalente al modelo aditivo.
2. Modelo doble equivalente a modelo multiplicativo.
3. Modelo multiplicativo equivalente a modelo metapoblaciones.

Para ello iniciamos recordando las ecuaciones de los respectivos modelos.

■ Modelo multiplicativo

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x - m)x \quad (26)$$

■ Modelo aditivo

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k} - \frac{n'}{x + b}\right) \quad (27)$$

■ Modelo doble

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{k}\right) \left(1 - \frac{m + n}{x + n}\right) \quad (28)$$

■ Modelo metapoblaciones

$$\frac{dx}{dt} = (rx(h - x) - ex) \left(\frac{x - a}{h - \frac{e}{r}}\right) \quad (29)$$

Seguidamente se da inicio a mostrar cada uno de los casos de equivalencia mencionados anteriormente.

1. En el primer caso se presenta que el **modelo multiplicativo es equivalente al modelo aditivo**, partiendo del modelo aditivo (27):

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{k} - \frac{n}{r(x+b)} \right); & n' &= \frac{n}{r} \\
\frac{dx}{dt} &= rx \left(\frac{k-x}{k} - \frac{n}{r(x+b)} \right) \\
\frac{dx}{dy} &= \frac{rx}{kr(x+b)} (r(k-x)(x+b) - kn) \\
\frac{dx}{dy} &= \frac{x}{k(k+b)} (rk(x+b) - rx(x+b) - kn) \\
\frac{dx}{dt} &= \frac{rx}{k(x+b)} \left(-x^2 + x(k-b) + k \left(b - \frac{n}{r} \right) \right)
\end{aligned} \tag{30}$$

haciendo el reescalado de tiempo dado por $\tau = \frac{1}{k(x+b)}t$ y por regla de la cadena:

$$\frac{dx}{d\tau} = rx \left(-x^2 + x(k-b) + k \left(b - \frac{n}{r} \right) \right)$$

posteriormente nos centramos en la factorización del termino:

$$g(x) = -x^2 + x(k-b) + k \left(b - \frac{n}{r} \right)$$

$$x = \frac{-(k-b) \pm \sqrt{(k-b)^2 - 4(-1)k \left(b - \frac{n}{r} \right)}}{-2} \tag{31}$$

observamos que,

$$\begin{aligned}
\sqrt{(k-b)^2 - 4(-1)k \left(b - \frac{n}{r} \right)} &= \sqrt{(k-b)^2 + \frac{4kbr - 4kn}{r}} \\
&= \sqrt{\frac{1}{r} (r(k-b)^2 + 4kbr - 4kn)}
\end{aligned}$$

así:

$$x = \frac{(k-b) \pm \frac{1}{r} \sqrt{r(r(k-b)^2 + 4kbr - 4kn)}}{2}$$

$$x = \frac{r(k-b) \pm \sqrt{r^2(k+b)^2 - 4knr}}{2r}$$

por tanto se tiene las siguientes raíces:

$$x_m = \frac{1}{2r} \left(r(k-b) + \sqrt{r^2(k+b)^2 - 4knr} \right) \quad (32)$$

$$x_k = \frac{1}{2r} \left(r(k-b) - \sqrt{r^2(k+b)^2 - 4knr} \right) \quad (33)$$

veamos bajo que condiciones x_m y x_k son raíces reales positiva, como queremos que las raíces sean reales, analizamos el discriminante, y esto se cumple cuando el discriminante es mayor que cero, así:

$$r^2(k+b)^2 - 4rkn > 0 \quad (34)$$

$$r^2(k+b)^2 > 4rkn$$

$$\frac{r(k+b)^2}{4k} > n$$

bajo la condición (34) verificamos que las raíces son reales, si además se cumple que $k-b > 0$, tenemos que x_m es una raíz real positiva, ahora analicemos las condiciones para x_k .

$$\frac{1}{2r} \left(r(k-b) - \sqrt{r^2(k+b)^2 - 4rkn} \right) > 0 \quad (35)$$

$$r(k-b) - \sqrt{r^2(k+b)^2 - 4rkn} > 0$$

$$r(k-b) > \sqrt{r^2(k+b)^2 - 4rkn}$$

$$r^2(k-b)^2 > r^2(k+b)^2 - 4rkn$$

$$\begin{aligned}
4rkn &> r^2(k+b)^2 - r^2(k-b)^2 \\
4rkn &> 4r^2kb \\
\frac{n}{r} &> b
\end{aligned}$$

bajo la condición (34) y además si $b < \frac{n}{r}$ se garantiza que x_k es una raíz real positiva.

Así x_m y x_k son raíces reales positivas si y solo si: $k > b$, $b < \frac{n}{r}$ y $\frac{r(k+b)^2}{4k} > n$ por tanto podemos escribir:

$$\frac{dx}{dt} = xr(x_k - x)(x - x_m)$$

donde x_m es el nivel umbral y x_k la capacidad de carga, se tiene el Efecto Allee débil, cuando $x_m = 0$, esto es $br = n$, en efecto:

$$\begin{aligned}
\frac{1}{2r} \left(r(k-b) + \sqrt{r^2(k+b)^2 - arkn} \right) &= 0 & (36) \\
r^2 4kb &= 4rkn \\
br &= n
\end{aligned}$$

Por tanto la ecuación (27) es topológicamente equivalente a la ecuación (26) para $x > 0$, $k > b$, $\frac{r(k+b)^2}{4k} > n$ y $br \leq n$.

2. Continuamos con el caso dos, en el cual se estudia la **equivalencia entre el modelo doble y el modelo multiplicativo**. Para ello partimos de la ecuación (28).

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k} \right) \left(1 - \frac{m+n}{x+n} \right)$$

haciendo el reescalado de tiempo dado por:

$$\tau(x, t) = \frac{1}{x+n} t$$

se obtiene:

$$\begin{aligned}
\frac{1}{x+n} \frac{dx}{d\tau} &= rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) \left(1 - \frac{m+n}{x+n}\right) \\
\frac{dx}{d\tau} &= x(x+n) \left(\frac{(rk - rx)(x+n - n + m)}{k(x+n)}\right) \\
&= \frac{xr}{k} (k(x-m) - x(x-m)) \\
&= rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x-m)
\end{aligned}$$

por tanto:

$$\frac{dx}{d\tau} = rx \left(1 - \frac{x}{k}\right) (x-m) \quad (37)$$

Claramente se puede observa que la ecuación (37) es igual a la ecuación (26).

3. Finalizamos mostrando el caso número 3 **el modelo de metapoblaciones es equivalente al modelo multiplicativo**. Partimos de la ecuación (29),

$$\begin{aligned}
\frac{dx}{dt} &= (rx(h-x) - ex) \left(\frac{x-a}{h - \frac{e}{r}}\right) \\
&= (rxh - rx^2 - ex) \left(\frac{rx - ra}{hr - e}\right) \\
&= xr \left(\frac{(rh - e - xr)(x-a)}{hr - e}\right) \\
&= rx(x-a) \left(1 - \frac{xr}{hr - e}\right) \\
&= rx(x-a) \left(1 - \frac{x}{h - \frac{e}{r}}\right)
\end{aligned}$$

tomando $k = h - \frac{e}{r}$ y $a = m$ tenemos:

$$\frac{dx}{dt} = rx(x-m) \left(1 - \frac{x}{k}\right) \quad (38)$$

al mirar la ecuación (38) fácilmente podemos observar que es la misma ecuación (26) que representa el modelo multiplicativo.

Por lo visto anteriores, podemos evidenciar que los cálculos que se hicieron para llegar de una ecuación a otra, simplemente consta en reescribir las ecuaciones de manera adecuada, y agregar ciertas condiciones sobre algunos parámetros.

En el caso 1, se reescribe la ecuación de la cual se parte, llegando a un factor cuadrático, al cual se analizan sus raíces para poder dar condiciones sobre sus términos y que estas sean reales positivas, y de esta manera poder llegar a la ecuación deseada.

En el caso 2, se hace un cambio de variable con respecto al tiempo, y esto nos permite llegar al resultado.

Y en el caso 3, se reescribe la ecuación convenientemente, y finalmente se hace un cambio de variable, el cual si analizamos es reagrupar ciertos parámetros del modelo de metapoblaciones a parámetros del modelo multiplicativo, pero los cuales nos están denotando constantes similares.

6. Conclusiones

1. En la primera parte del trabajo se evidencia que los modelos matemáticos son de suma importancia en la biología, con ellos se puede describir la interacción entre especies en un mismo hábitat, del caso particular en la figura 7, podemos ver como es el comportamiento en la densidad de la población para los linces y conejos en el tiempo.
2. En este trabajo se han presentado 4 modelos que describen el efecto Allee matemáticamente, como son el modelo multiplicativo, aditivo, doble y *metapoblaciones*.
3. Mediante las equivalencias topológicas realizadas en este trabajo, es posible concluir que de los 4 modelos presentados que describen el efecto Allee matemáticamente, 3 de ellos son equivalentes topológicamente al modelo *multiplicativo*. esto quiere decir, que existe un homeomorfismo, que mapea trayectorias de un sistema a otro y preserva la orientación.

Referencias

- Aguirre, E. M., Pérez, S. G., y Mena, J. Á. (s.f.). Efecto allee: descripción y modelos básicos en la dinámica de poblaciones. *Matemáticas y sus aplicaciones* 8, 41.
- Amarasekare, P. (1998). Allee effects in metapopulation dynamics. *The American Naturalist*, 152(2), 298–302.
- Berec, L., Angulo, E., y Courchamp, F. (2007). Multiple allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(4), 185–191.
- Cai, Y., Wang, W., y Wang, J. (2012). Dynamics of a diffusive predator–prey model with additive allee effect. *International Journal of Biomathematics*, 5(02), 1250023.
- Cedrón, L. A. A. (2020). Modelo de lotka-volterra en la biomatemática solución de sistema depredador-presa. *Ciencias*, 4(4), 99–110.
- Courchamp, F., Berec, L., y Gascoigne, J. (2008). *Allee effects in ecology and conservation*. OUP Oxford.
- Drake, J. M., y Kramer, A. M. (2011). Allee effects. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 2.
- Gómez, Y. Z., dela Rosa, M. A., y Juárez, J. R. (2021). Índice de conley y sistemas dinámicos continuos. *Revista de Matemática: Teoría y Aplicaciones*, 28(2), 237–259.
- González-Olivares, E., González-Yañez, B., Lorca, J. M., Rojas-Palma, A., y Flores, J. D. (2011). Consequences of double allee effect on the number of limit cycles in a predator–prey model. *Computers & Mathematics with Applications*, 62(9), 3449–3463.
- González-Olivares, E., Gonzalez-Yanez, B., Mena-Lorca, J., y Ramos-Jiliberto, R. (2006). Modelling the allee effect: are the different mathematical forms proposed equivalents. En *Proceedings of the international symposium on mathematical and computational biology biomat* (Vol. 2007, pp. 53–71).
- González-Olivares, E., Mena-Lorca, J., Rojas-Palma, A., y Flores, J. D. (2011). Dynamical complexities in the leslie–gower predator–prey model as consequences of the allee effect on prey. *Applied Mathematical Modelling*, 35(1), 366–381.
- Hui, C., y Li, Z. (2003). Dynamical complexity and metapopulation persistence. *Ecological Modelling*, 164(2-3), 201–209.
- Hui, C., y Li, Z. (2004). Distribution patterns of metapopulation determined by allee effects.

Population Ecology, 46(1), 55–63.

Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist*, 15(3), 237–240.

Lipschutz, S. (1970). *Teoría y problemas de topología general* (Inf. Téc.).

Pacheco Castelao, J. M. (2000). ¿ qué es la biología matemática?

Perko, L. (2013). *Differential equations and dynamical systems* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.

Puchuri, L. (2018). Modelos de población en ecuaciones diferenciales.

Schmidt, K. P. (1957). *Warder clyde allee 1885-1955: A biographical memoir*. National Academy of Sciences of the United States.