

Matemáticas en la distribución espacial de poblaciones

Faustino Sánchez–Garduño,
Víctor Castellanos–Vargas¹,
Ingrid Quilantán–Ortega y
Gladys del Carmen Velázquez–López²

Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito Exterior,
Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., Tel. (+55)622-4858.

División Académica de Ciencias Básicas, Universidad Juárez Autónoma
de Tabasco, Km. 1 Carretera Cunduacán–Jalpa de Méndez
Cunduacán Tabasco, 86690 México

faustino@servidor.unam.mx, vicas@ujat.mx,
xangari82@yahoo.com.mx, gavel2403@yahoo.es

Resumen

Factores físicos (temperatura, humedad, etc.) y biológicos (disponibilidad de recursos, comportamientos gregarios, distribución de alimentos, etc.) influyen en que la distribución espacial de las poblaciones biológicas sea diferente de un hábitat a otro. En ecología, los estudios de distribución y abundancia de las poblaciones son un problema fundamental. La incorporación de la matemática, especialmente en los primeros, es relativamente reciente. En este artículo hacemos un resumen de los diferentes enfoques matemáticos que se han usado para incorporar las componentes espaciales en la dinámica de las poblaciones y se usa un modelo continuo tipo ecuaciones de reacción-difusión, para estudiar la dinámica espacio-temporal a la que da lugar la interacción mutualista de dos poblaciones: una de plantas y otra de polinizadores. La interacción entre éstas, la da una respuesta funcional de Holling tipo IV. A nivel individual, se supone que los polinizadores se mueven al azar, pero a nivel de grupo, el movimiento es dirigido hacia donde hay mayor densidad de plantas.

¹Apoyado por los proyectos UJAT-2006-C02-17 y CONACyT No. 62613

²Apoyado por el proyecto: UJAT-2006-C02-17

Palabras Clave: dispersión, comportamiento gregario, mutualismo, respuesta funcional.

2000 Mathematics Subject Classification: 92D25, 92D40, 92B05

1. Introducción

La heterogeneidad espacial es una de las características más evidentes del mundo en el que vivimos. En efecto, dependiendo de la altitud y de la latitud en las que se esté, los microclimas son diferentes; la humedad relativa, la temperatura media, la precipitación pluvial, los vientos dominantes y tantos otros factores físicos, biológicos e incluso sociales, influyen en forma determinante a que la distribución espacial de los organismos sobre la Tierra, sea esencialmente diferente de un sitio a otro. Los factores citados, entre otros, modifican de forma sustancial las condiciones ambientales para la sobrevivencia de muchas especies que, en casos extremos, han conducido a su extinción; mientras que otras, han respondido migrando de unos sitios a otros en búsqueda de ambientes que les sean favorables. También existen movimientos migratorios de poblaciones que pudieramos calificar de “naturales”. Ejemplos de estos son:

1. La larga travesía que año con año realiza la mariposa monarca que, huyendo del crudo invierno canadiense, viene a los bosques de la parte central y occidente de nuestro país.
2. El recorrido de uno de los mamíferos más grandes del planeta, la ballena gris, que viene a las costas de Baja California después de recorrer 10 mil kilómetros para cumplir con su ciclo reproductivo y llevar a cabo el nacimiento de sus ballenatos, siendo una de las migraciones más extraordinarias de las cuales tiene noticia la ciencia internacional.
3. El viaje que emprenden poblaciones de aves como el pato silvestre, las que también cambian de hábitat durante las distintas épocas del año.

Este peregrinar de las poblaciones, normalmente se da en forma de grupos cuyo movimiento —visto como un todo— no es al azar, sino que exhibe coherencia espacial la cual se manifiesta a través de regularidades en dichas agrupaciones a lo largo del viaje.

Otro factor muy importante que influye en que la distribución espacial de las poblaciones en el medio en el que viven sea diferente, es el comportamiento de éstas. El carácter *gregario* que algunas especies tienen, es el origen de que se mantengan en grupos: *manadas*, *cardúmenes*, *enjambres*, *parvadas*, etc. Con frecuencia, el agruparse les permite tener mejores estrategias para defenderse de depredadores, aparearse o simplemente enfrentar condiciones ambientales adversas u

hostiles. En la figura 1 se muestra el vertiginoso movimiento de un cardumen de peces al advertir la presencia de depredadores.



Figura 1: Movimiento de cardúmenes como estrategia de defensa.

El agrupamiento de individuos microscópicos, también es un fenómeno que ha sido estudiado experimental y teóricamente. La ameba *Dictyostelium discoideum* exhibe patrones de agregación en forma de espiral, hacia sitios en los que otras amebas emiten una sustancia atrayente (monofosfato de adenocina cíclico, cAMP). Las colonias de la bacteria *Bacillus subtilis* adoptan morfologías muy diferentes —incluida la ramificada de tipo fractal— dependiendo de la concentración del agar y del alimento disponible en la caja de petri donde se realice el cultivo.

Ahora bien, desentrañar los mecanismos específicos de comunicación entre los individuos a fin de que se produzcan las estructuras coherentes mencionadas, ha sido un reto que ha convocado a muchos investigadores. Hoy día aún no se conocen del todo.

El contenido de los párrafos anteriores es elocuente: Dada una escala espacial y un hábitat, las poblaciones que en él viven interactúan entre ellas y con el medio, lo cual origina distribuciones espaciales de éstas que, además de no ser homogéneas, cambian con el tiempo.

Más allá de lo vistoso o del asombro que nos puedan causar los distintos patrones de distribución espacial de las poblaciones, su observación nos lleva inevitablemente a preguntarnos por los mecanismos subyacentes que los hacen posible y esto nos traslada a otro escenario: uno que se aparta de lo narrativo, de lo descriptivo y se interna en lo explicativo y es en éste en el que la ciencia de las pautas: la matemática, puede sernos de mucha utilidad.

La estructura de lo que resta de este artículo es como sigue. En la sección 2 hacemos una sucinta presentación de los diferentes enfoques matemáticos que se han introducido para incorporar las variables espaciales en la dinámica de las poblaciones. En la sección 3, a manera de ejemplo, presentamos los resultados que hemos obtenido en el análisis —principalmente de tipo numérico— de un modelo de reacción-difusión que describe la dinámica espacial y temporal de dos poblaciones mutualistas.

2. La matemática en la dinámica espacial

A pesar de su importancia, la inclusión de las variables espaciales en los modelos matemáticos para describir la dinámica de las poblaciones, es relativamente reciente. De hecho, dependiendo de la forma específica como aquéllas se incorporen, se da lugar a una amplia gama de modelos matemáticos. Los hay desde los que usan ecuaciones diferenciales parciales, ecuaciones integro-diferenciales hasta otros que se formulan en términos de conceptos y marcos teóricos que apenas datan de unas cuantas décadas. En esta sección haremos un resumen de los diferentes enfoques que se han reportado en la literatura científica sobre estos temas. El lector interesado en profundizar, puede consultar las referencias que aparecen en la bibliografía.

Empezamos diciendo que hay dos grandes líneas de pensamiento no necesariamente excluyentes para explicar la formación de grupos poblacionales. Una, ve este fenómeno como el resultado de *conductas cooperativas complejas* (en las que incluyen formas de comunicación tan diversas como señas, sonidos, movimientos, etc., a cortas distancias) de los individuos que forman la población, por lo que la formación de distintos tipos de agrupación son el resultado de un proceso de *auto-organización* en dichas poblaciones. Este enfoque ha arrojado resultados muy interesantes en particular en estudios sobre comunidades de insectos sociales. En [4] se hace una revisión del tema para poblaciones de vertebrados. La otra línea, fija su atención en la población de conjunto y trata de formular leyes dinámicas macroscópicas que den cuenta de la totalidad y para ello establece razonamientos por analogía que más adelante revisaremos. Advertimos al lector que será éste el enfoque que aquí adoptaremos.

2.1. Modelos discretos

Los modelos discretos, son modelos matemáticos en los que —de aparecer explícitamente— las variables independientes que representan el espacio, toman valores discretos. Como veremos, los hay en los que la componente espacial es implícita. Los modelos discretos que más se han estudiado son:

1. Parches, islas, metapoblaciones.
2. Autómatas celulares.
3. Mapeos acoplados.

2.1.1. Parches, islas y metapoblaciones

Un hábitat heterogéneo puede ser subdividido en *parches* los cuales, atendiendo a ciertos criterios, puedan considerarse homogéneos y cada uno con su propia dinámica interna. Los parches están acoplados por el flujo (considerado proporcional a la respectiva diferencia de densidades poblacionales entre uno y otro) de individuos entre ellos. Siendo así, Simon Levin propuso un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) que da la dinámica de todas las poblaciones en los parches.

La dimensión espacial no es explícita porque la tasa de dispersión se refiere a la fracción de individuos que se mueven y no a la distancia que se movieron (véase [9]). Estos modelos se refieren frecuentemente a “teoría de metapoblaciones”, los cuales han sido aplicados para regular la población en la conservación de hábitats fragmentados (véase [16]).

El término *metapoblación* fue acuñado en 1969 por R. Levins para describir un modelo que da la dinámica poblacional de una peste de insectos en campos agrícolas. A partir de entonces, la idea se ha extendido y aplicado a especies en hábitats artificiales o naturalmente fragmentados. El ecólogo teórico finlandés Ilkka Hanski ha sido quien más ha contribuido e impulsado la teoría de las metapoblaciones (véanse [6] y [7]).

Una metapoblación consiste de un grupo de poblaciones de la misma especie separadas espacialmente las cuales interaccionan entre ellas al mismo nivel.

La idea original de Levins fue la siguiente. Sean N , $O(t)$ y $D(t)$ el número (fijo) de parches disponibles, los ocupados y los desocupados al tiempo t , respectivamente. Luego, $O(t) + D(t) = N$ y se prueba que la proporción $p = O/N$ satisface la ecuación diferencial

$$\dot{p} = \beta p(1 - p) - ep, \quad (1)$$

donde el punto sobre p denota la derivada respecto al tiempo t , β y e son parámetros con la siguiente interpretación: β es la razón de crecimiento de la población p , y e es la razón de disminución de los parches desocupados.

A partir de esta idea muy simple, se han hecho elaboraciones que reunidas, constituyen un enfoque muy importante para la incorporación de los aspectos espaciales en dinámica de poblaciones. Además de los trabajos de Hanski, el lector puede recurrir al artículo de Market [10] para ver más detalles.

2.1.2. Autómatas celulares

Los autómatas celulares (AC) son sistemas dinámicos que evolucionan a tiempos discretos, cuya presentación en forma sistemática se debe a Wolfram.

El uso de los AC en ecología no incorpora de forma directa el movimiento de los individuos en el espacio sino que lo hace de forma indirecta, atendiendo a si la celda está ocupada o no.

Los AC más simples consisten en:

- Un arreglo unidimensional con un número finito, de *celdas* o *células*.
- Un número pequeño, digamos dos, de estados en los que cada celda puede estar. Por ejemplo, presencia o ausencia.
- Una *regla de evolución* que establece el criterio mediante el cual, dado un estado inicial (por ejemplo, un renglón formado de ceros y unos (blancos y negros respectivamente)), se le asigna a cada celda, el estado en el que estará a la siguiente unidad de tiempo o *generación*. El criterio puede ser fijo o bien cambiar de una generación a otra y la forma como lo haga puede ser determinista o al azar. La regla, permite “actualizar” al autómata de una generación a la siguiente.

La descripción hecha en los puntos anteriores, tiene su representación en símbolos matemáticos. Sea x_i^k el estado de la i -ésima celda en la k -ésima generación. Si éste depende, tanto del estado de ella como de sus vecinas inmediatas en la generación anterior, entonces el AC está definido por el sistema dinámico discreto

$$x_i^{(k)} = F_i(x_{i-1}^{(k-1)}, x_i^{(k-1)}, x_{i+1}^{(k-1)}), \quad (2)$$

donde la regla de correspondencia de la función F_i , hace explícita la regla de evolución la cual debe reflejar las características dinámicas subyacentes al sistema bajo estudio. A los AC definidos como en (2), se les llama de *corto alcance* o a *primeros vecinos*. Mientras que si $x_i^{(k)}$ depende además, del estado en el que estén las r celdas tanto a su izquierda como a su derecha, entonces el AC toma la forma

$$x_i^{(k)} = F_i(x_{i-r}^{(k-1)}, \dots, x_{i-1}^{(k-1)}, x_i^{(k-1)}, x_{i+1}^{(k-1)}). \quad (3)$$

Una vez iniciado el autómata celular, después de un número “suficientemente grande” de generaciones, tendremos una colección de renglones, los cuales —al ser colocados en columna en orden creciente, según el número de generación que le corresponda— conforman un “paisaje rectangular” que proviene de la unión de las muchas celdas (blancas y negras). Las características del paisaje, son fuertemente dependientes de: la condición inicial y la regla de evolución. La clasificación de los AC en los que se tienen únicamente dos estados, se hace atendiendo a los patrones cualitativamente diferentes que se generan después de muchas generaciones. Para estos autómatas, son cuatro los tipos de patrón, tres de los cuales tiene su análogo a los que aparecen en sistemas dinámicos discretos tipo ecuaciones en diferencias.

Hay muchas referencias sobre AC en ecología. Se recomienda el trabajo de Molofski [11].

2.1.3. Mapeos acoplados

Los mapeos acoplados son muy usados en dinámica de poblaciones, algunas veces como una alternativa para modelos individuales espacialmente explícitos. La idea de los mapeos acoplados consiste en subdividir el hábitat en zonas o parches, cada uno con dinámica interna distinta la cual es representada por una función distinta en cada parche; la interacción de las poblaciones se da a través del movimiento de los individuos de un parche a otro y su dinámica va cambiando debido a las funciones mencionadas. En [3] sus autores usan este tipo de enfoque para analizar un modelo sobre la reproducción del parásito *Varroa* en la miel de abeja.

Uno de los orígenes de estos modelos, viene de la discretización del operador de Laplace en la parte difusiva de ecuaciones de reacción-difusión (véase la sección 2.2.2). A fin de exponer un caso simple que permita dejar una idea de lo que son los mapeos acoplados, considérese una población que vive en un hábitat finito de dimensión uno, digamos el intervalo $[a, b]$ (con a y b positivos) el cual se discretiza por

los puntos $a = x_0, x_1, \dots, x_n = b$, donde $x_i - x_{i-1} = (b - a)/n \equiv h$. Supóngase que la razón de crecimiento, f , sólo depende de la densidad poblacional u . Entonces, una forma de aproximar la segunda derivada parcial, $\partial^2 u / \partial x^2$, en el punto (x_i, t) , es

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x_i, t) \approx \frac{u((i+1)h, t) - 2u(ih, t) + u((i-1)h, t)}{h^2},$$

la cual, al simplificar la notación, se escribe como

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}(x_i, t) \approx \frac{u_{i+1,t} - 2u_{i,t} + u_{i-1,t}}{h^2}.$$

En tales condiciones, la ecuación diferencial parcial (EDP)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad (4)$$

toma la forma aproximada —en (x_i, t) —

$$\frac{du_{i,t}}{dt} = D \left[\frac{u_{i+1,t} - 2u_{i,t} + u_{i-1,t}}{h^2} \right] + f(u_{i,t}).$$

A su vez, si uno discretiza el intervalo temporal $[0, T]$ —en el que toma valores t — por los puntos $0, t_1, t_2, \dots, t_m$, donde $t_{j+1} - t_j = T/m = k$, la derivada parcial $\partial u / \partial t$ evaluada en (x_i, t_j) se aproxima así

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x_i, t_j) \approx \frac{u(x_i, t_{j+1}) - u(x_i, t_j)}{k} = \frac{u_{i,j+1} - u_{i,j}}{k}.$$

Con estas dos aproximaciones, tenemos una aproximación —punto a punto— para la EDP (4), dada por el mapeo discreto,

$$u_{i,j+1} = u_{i,j} + r(u_{i-1,j} - 2u_{i,j} + u_{i+1,j}) + kh^2 f(u_{i,j}), \quad (5)$$

donde $r = kD/h^2$. El lector advertirá que si se usan otras aproximaciones para las derivadas parciales u_t y u_{xx} , se obtendrán otros mapeos. Claramente, esta idea puede extenderse a fin de considerar hábitats de dimensión dos.

2.2. Modelos continuos

En este enfoque, las variables independientes (espacio y tiempo) de las que dependen las densidades poblacionales toman valores continuos. Los modelos más comunes aquí se formulan en términos de ecuaciones diferenciales parciales (EDP's). Enseguida deduciremos las EDP's básicas que se han propuesto para describir el movimiento de poblaciones en un medio. La deducción puede hacerse de dos formas:

1. Caminatas aleatorias.
2. Analogía con el medio continuo.

Ahora presentaremos de forma esquemática los puntos clave de cada uno de estos enfoques.

2.2.1. Analogía con el medio continuo

La hipótesis subyacente al hacer uso de este enfoque para deducir modelos y pensar en su eventual uso para la dinámica espacial de poblaciones es suponer, *a grosso modo*, que su movimiento pueda pensarse como si se tratase de un fluido en movimiento. Esto, a ciertas escalas espaciales—como las del sistema mismo o desde la que éste se estudie—no es una hipótesis descabellada.

Consideremos un hábitat de dimensión dos que denotaremos por Ω . De momento centramos nuestra atención en la parte puramente difusiva para una sola población. Sea $u(\vec{r}, t)$ la densidad poblacional en el punto $\vec{r} = (x, y)$ al tiempo t . Luego

$$\int_{\Omega} u(\vec{r}, t) dx dy,$$

es la población total al tiempo t en la región Ω , por lo que

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} u(\vec{r}, t) dx dy,$$

es la velocidad instantánea con la que cambia la población total. Este cambio se debe exclusivamente al flujo a través de la frontera de Ω . Por lo que si denotamos por $\vec{J} = (J_1, J_2)$ al flujo en el punto \vec{r} de la frontera, $\partial\Omega$, de Ω y \vec{n} al vector normal exterior en dicho punto, entonces

$$\int_{\Omega} \frac{\partial u}{\partial t}(\vec{r}, t) dx dy = - \int_{\partial\Omega} \vec{J} \cdot \vec{n} ds, \quad (6)$$

donde el signo “−” que aparece del lado derecho, hace explícita una convención: si el ángulo entre \vec{J} y \vec{n} es menor a $\pi/2$, el producto escalar $\vec{J} \cdot \vec{n}$ es positivo y entonces el término de la derecha es negativo, hecho que se interpreta como que el flujo es hacia afuera; mientras si el ángulo entre \vec{J} y \vec{n} es mayor que $\pi/2$ entonces dicho producto escalar es negativo y en ese caso, el término de la derecha es positivo lo que significa que el flujo es hacia adentro de la región Ω .

Al usar el Teorema de Gauss, la igualdad (6) se transforma en

$$\int_{\Omega} \left\{ \frac{\partial u}{\partial t}(\vec{r}, t) - \nabla \cdot \vec{J} \right\} dx dy = 0,$$

donde $\nabla \cdot \vec{J} = \partial J_1 / \partial x + \partial J_2 / \partial y$, es la divergencia de \vec{J} . Como se quiere que la igualdad anterior sea válida para toda región Ω , esto se garantiza imponiendo la condición

$$\frac{\partial u}{\partial t}(\vec{r}, t) = \nabla \cdot \vec{J}, \quad (7)$$

a la que llamaremos *ecuación de continuidad o ley de conservación*. Notemos que, dependiendo de la forma analítica que tenga el flujo \vec{J} , se puede dar origen a las más variadas leyes de difusión, incluidas aquellas en las que la difusión depende de la densidad. La más simple se basa en la llamada *ley de Fick*, según la cual:

“el flujo de una sustancia en el punto \vec{r} al tiempo t , es directamente proporcional a menos el gradiente de la concentración de la sustancia en dicho punto en ese instante.”

La cita anterior, interpretada en términos del flujo poblacional, puede escribirse matemáticamente así

$$\vec{J}(\vec{r}, t) = -D \nabla u(\vec{r}, t), \quad (8)$$

donde $D > 0$ es la difusión y $\nabla u = (\partial u / \partial x, \partial u / \partial y)$.

Si sustituimos (8) en (7) se llega a que el fenómeno estrictamente difusivo está regido por la ley

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla \cdot (\nabla u) = D \nabla^2 u, \quad (9)$$

donde $\nabla^2 u$ denota el *operador laplaciano* de la densidad poblacional u que, en coordenadas cartesianas es

$$\nabla^2 u = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}.$$

A la igualdad (9) le llamaremos *ecuación de difusión*. Si, aunado al proceso difusivo también se tiene procesos de nacimiento y muerte que sean dependientes de la densidad poblacional u , entonces damos lugar a la *ecuación de reacción-difusión*:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u + f(u), \quad \forall (\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbf{R}_+, \quad (10)$$

donde f es la tasa neta de cambio de la población.

El problema matemático por estudiar lo completan las *condiciones iniciales y de frontera*, las cuales nos dan información sobre la distribución de la población en Ω al tiempo $t = 0$ y la interacción de ésta en la frontera de Ω para todo tiempo t , respectivamente.

Si en vez de ser sólo una población, fuesen $n > 1$ las que, además de interaccionar entre ellas, se distribuyeran en el hábitat siguiendo cada una la ley de Fick, entonces la formulación matemática nos conduciría a un sistema de n EDP's de tipo reacción-difusión.

2.2.2. Caminatas aleatorias

Fue el ecólogo matemático J.G. Skellam quien en 1951, introdujo este enfoque en el contexto ecológico (véase [17]); mientras que el también ecólogo matemático Akira Okubo, profundizó y extendió tanto este enfoque, como el de los medios continuos en ecología. Dos de los trabajos clásicos de este autor que merecen ser leídos son [12] y [13].

Para visualizar la esencia de este enfoque, basta considerar un medio de dimensión uno. El primer paso es *discretizar* el espacio por un conjunto de puntos equidistantes (la distancia entre ellos es λ); posteriormente, se hace lo propio con el tiempo considerando periodos de duración τ .

Sea $p(x, t)$ la probabilidad de que una partícula que inició su movimiento en $x_0 = 0$ al tiempo $t = 0$, se encuentre en el punto x al tiempo t . Partiendo de premisas sencillas, aquí se obtendrá una ley dinámica que indica cómo cambia p al variar x y t . Respecto al movimiento de la partícula (que no se “muere” ni se “reproduce”) supondremos que:

1. sólo puede estar en los puntos en los que hemos discretizado la recta real,
2. sólo da pasos de longitud λ y le lleva τ unidades de tiempo en dar cada uno,
3. transcurrida una unidad de tiempo, no puede quedarse en el mismo sitio en el que está³: Debe moverse a su izquierda o a su derecha. Sean R y L (supuestas constantes) la probabilidad de moverse a la derecha y a la izquierda, respectivamente.

Claramente, los sucesos: “moverse hacia el punto situado a su izquierda” y “moverse al punto situado a su derecha”, además de ser *mutuamente excluyentes*, constituyen un *juego completo de sucesos*, por lo que

³Esta suposición puede suprimirse sin que la metodología que aquí se expone, sufra cambios mayores. Se llega, eso sí, a una ecuación un poco más general.

se cumple la igualdad $L + R = 1$. Ahora, notemos que el suceso: $S \equiv$ “la partícula se encuentra en el punto x al tiempo t ” ocurre, si ocurren cualesquiera de los sucesos S_1 o S_2 es decir, $S = S_1 + S_2$, donde

$S_1 \equiv$ “la partícula se encontraba en el punto $x - \lambda$ al tiempo $t - \tau$ y se movió a la derecha a la siguiente unidad de tiempo”. Y

$S_2 \equiv$ “la partícula se encontraba en el punto $x + \lambda$ al tiempo $t - \tau$ y se movió a la izquierda a la siguiente unidad de tiempo”.

De la definición de los sucesos S_1 y S_2 , resulta que cada uno se descompone como la ocurrencia de dos sucesos independientes. Por ejemplo, el suceso S_1 se da, siempre que ocurran los sucesos: “la partícula se encontraba en $x + \lambda$ en el tiempo $t - \tau$ ” y “la partícula se movió a la izquierda a la siguiente unidad de tiempo”. La descomposición para S_2 es análoga. Luego, al usar el teorema del producto de probabilidades tenemos

$$Pr(S_1) = p(x - \lambda, t - \tau)R \quad y \quad Pr(S_2) = p(x + \lambda, t - \tau)L,$$

y como $S = S_1 + S_2$, entonces

$$\begin{aligned} Pr(S) &= p(x, t) = Pr(S_1) + Pr(S_2) \\ &= p(x - \lambda, t - \tau)R + p(x + \lambda, t - \tau)L. \end{aligned} \quad (11)$$

Supóngase que la probabilidad p es “suficientemente suave” con respecto a las variables x y t como para que las probabilidades $p(x - \lambda, t - \tau)$ y $p(x + \lambda, t - \tau)$ se puedan expresar en términos de sus respectivos desarrollos en serie de Taylor alrededor del punto (x, t) . Al sustituirlos en (11), escribir p en donde antes aparecía $p(x, t)$ para simplificar la notación y agrupar convenientemente, se llega a

$$p = (L + R)p - (R - L)\frac{\partial p}{\partial x}\lambda - (L + R)\frac{\partial p}{\partial t}\tau + (L + R)\frac{\lambda^2}{2}\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots \quad (12)$$

Si aquí usamos que $L + R = 1$ y definimos $\beta = R - L$ (la *desviación* del movimiento), entonces la igualdad anterior se reduce a

$$\tau\frac{\partial p}{\partial t} = -\beta\lambda\frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\lambda^2}{2}\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots \quad (13)$$

El siguiente paso, considerado central en este enfoque, es el de la *aproximación difusiva*, el cual consiste en:

- calcular el límite de ambos lados de la igualdad anterior cuando τ y λ tienden a cero⁴,
- suponer que los límites

$$\lim_{\tau, \lambda \rightarrow 0} \frac{\beta\lambda}{\tau} \quad \text{y} \quad \lim_{\tau, \lambda \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2\tau},$$

son finitos,

- suponer que los términos de orden superior en τ y en λ se van a cero más rápidamente que la forma como lo hacen τ y λ . En ese caso, dichos términos contribuyen poco frente a los lineales y al cuadrático en λ .

Introduzcamos la notación

$$v = \lim_{\tau, \lambda \rightarrow 0} \frac{\beta\lambda}{\tau} \quad \text{y} \quad D = \lim_{\tau, \lambda \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2\tau},$$

y, por el último punto de los tres anteriores, tenemos que se puede prescindir de los términos de orden superior en (13). Por tanto, llegamos a que la ecuación que da la dinámica espacio temporal para la probabilidad p es:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -v \frac{\partial p}{\partial x} + D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}, \quad (14)$$

donde cada término que aparece del lado derecho, tiene una importante interpretación. Veamos. Si suponemos un medio homogéneo⁵ lo cual equivale a decir que $L = R = 1/2$, entonces la desviación β vale cero y la ecuación anterior, se reduce a la ecuación de difusión:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (15)$$

El lector habrá advertido que si $L \neq R \neq 1/2$, entonces $\beta \neq 0$. De hecho, este parámetro da cuenta de la probabilidad de hacia dónde se

⁴El lector notará que al hacer tender τ y λ a cero, en realidad lo que se está haciendo es suponer que, ambos, tanto el tiempo como el espacio, sean continuos y no discretos como se supone al inicio.

⁵El lector no debe confundirse con la interpretación microscópica que tiene la condición $L = R = 1/2$, con lo que ocurre a nivel macroscópico. En efecto, si $L = R = 1/2$ eso significa que es igualmente probable que la partícula se mueva a la izquierda o a la derecha (no hay preferencia: ahí está la homogeneidad espacial). Sin embargo, cuando se considera un número grande de partículas, a nivel macroscópico sí hay una direccionalidad en el movimiento como un todo.

mueve la partícula. Pues por ejemplo, si $\beta > 0$, $L > R$ significa que se habrá movido hacia la izquierda. Ahora, al pasar al límite $\tau, \lambda \rightarrow 0$, el parámetro que recoge la información de β es v (cuyas unidades son de velocidad) y, dependiendo de su signo, el término $v(-\partial p/\partial x)$ tiene la siguiente interpretación: Si $v > 0$ le “ayuda” a $-\partial p/\partial x$; mientras que si $v < 0$ la velocidad v actúa en contra de $-\partial p/\partial x$. v es la velocidad de empuje o arrastre adicional en una dirección fija. Por esta razón, al término $-v\partial p/\partial x$ se le conoce como término de *deriva* o *advectivo*.

Usando razonamientos análogos a los desarrollados anteriormente, se deduce la versión bidimensional de la ecuación (14). Ésta es

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -\vec{v} \cdot \nabla p + D \nabla \cdot \nabla p,$$

o bien

$$\frac{\partial p}{\partial t} = - \left(v_1 \frac{\partial p}{\partial x} + v_2 \frac{\partial p}{\partial y} \right) + D \left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right).$$

2.2.3. Otras difusiones

Queremos llamar la atención sobre las potencialidades que tiene el enfoque de caminatas aleatorias para la modelación de distintos procesos de difusión. Por ejemplo, uno podría incorporar características del medio que fuesen espacialmente dependientes; factores como la distribución de una sustancia atrayente⁶ (o repelente) cuya concentración variara con x . El efecto sobre las probabilidades L y R sería que éstas dejarían de ser constantes. De hecho, dependerían de la variable x y, en ese caso, la ecuación puramente difusiva tomaría la forma:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D(x) \frac{\partial p}{\partial x} \pm p D'(x) \right], \quad (16)$$

donde los signos \pm operan como sigue: $+$ cuando el movimiento lo determina una fuerza repulsiva en el punto de partida y $-$ cuando el movimiento es inducido por una atracción en el punto final.

Dándole una interpretación ecológica el enfoque anterior también se ha usado para deducir ecuaciones en las que el coeficiente de difusión es dependiente de la densidad poblacional⁷. Expresada en términos de densidad poblacional u , la ecuación puramente difusiva se escribe así:

⁶Usando el enfoque de caminatas aleatorias, Skellam [18], introdujo el concepto de *fuerzas atrayentes* (repelentes) para deducir una ecuación de difusión en la que el movimiento de los individuos lo determinan precisamente esas fuerzas.

⁷Típicamente $D(u) = u^m$ con $m > 1$. Véase [7] p. 238 y ss.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D(u) \frac{\partial u}{\partial x} \right].$$

Ésta capturaría el hecho de que hay especies en las que los individuos que las forman, deciden sus movimientos en el hábitat, en términos de la densidad poblacional local. Se ha encontrado, que pequeños roedores y algunas variedades de ardillas, se alejan de sitios en los que la densidad poblacional de sus conespecíficos es alta. Esta conducta suele, a su vez, ser un mecanismo regulatorio de la dinámica de esas poblaciones. En [15] se hace una revisión de estos modelos para una población.

El efecto temporal en la dispersión de algunos individuos, está documentado en la literatura y factores como: el día y la noche, los cambios estacionales a lo largo del año, la edad, etc., influyen en el movimiento de aquéllos. Desde el punto de vista de la modelación, la incorporación de la variabilidad temporal en la dispersión, conduce a ecuaciones cuyo coeficiente de difusión depende del tiempo t .

3. Dinámica de un modelo para polinizador-planta

A diferencia de las interacciones de depredación o de competencia, para las cuales hay abundantes estudios teóricos, las relaciones mutualistas no han corrido con la misma suerte, esto a pesar de que se acepta su ubicuidad en la naturaleza. El resultado demográfico de una relación mutualista es que cada una de las respectivas tasas netas de cambio de las poblaciones, es mayor si hay interacción que si no la hay. Atendiendo a distintos criterios como el tipo de beneficios recibidos, el grado de especificidad o el nivel de dependencia de la interacción, las relaciones mutualistas suelen clasificarse. Por ejemplo, con respecto al último criterio el mutualismo puede ser obligado o facultativo (véase [19]). Una excelente revisión de los trabajos sobre mutualismo es el libro editado por Boucher [2].

Uno de los trabajos pioneros en los que se dedujo y estudió parte de la dinámica temporal de un modelo para polinizador-planta con respuesta funcional de Holling de tipo II, fue el escrito por Soberón y Martínez del Río (véase [19]). Un análisis más detallado de este modelo se encuentra en la primera parte del trabajo de Jang [8]. La introducción de una respuesta funcional de tipo IV en estos modelos es relativamente reciente.

3.1. Las premisas y el modelo

El modelo matemático que se estudia en esta sección, se basa en las siguientes premisas:

- El polinizador, aunque se alimenta del néctar de las plantas, también tiene otra fuente de recursos los cuales son limitados. Esto significa que la población de polinizadores, aunque la interacción con las plantas les es benéfica, no es vital para ellos.
- Las plantas son polinizadas exclusivamente por esta población de polinizadores. Esto nos indica que la población de plantas es altamente especializada por lo que la interacción con los polinizadores no sólo la beneficia sino que le es vital.
- La interacción polinizador-planta la describe la respuesta *funcional de Holling de tipo IV*. El significado de ésta es el siguiente. La razón de visitas de polinizadores a plantas, por unidad de polinizador, crece a bajas densidades de la población de plantas hasta alcanzar su máximo, después del cual, disminuye. Ésto corresponde a una situación en la que los polinizadores llegan a un estado de saciedad tal que inmediatamente después la razón de consumo de néctar por unidad de polinizador, decrece.
- A nivel individual, los polinizadores se mueven al azar lo cual, como se explicó anteriormente, significa que el flujo se da en dirección de menos el gradiente de la densidad poblacional.

Sean $u(x, y, t)$ y $v(x, y, t)$ la densidad poblacional de los polinizadores y de la planta en la posición (x, y) del hábitat (cuya forma se supondrá es rectangular) al tiempo t , respectivamente. El modelo matemático que incorpora las premisas listadas anteriormente y que por tanto, da la dinámica espacio-temporal de una interacción polinizador-planta es el sistema de ecuaciones diferenciales parciales (EDP)

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_1 \nabla^2 u + bu(K - u) + \frac{k_2 \sigma \mu^2 u v e^{-cv}}{1 + \sigma \phi \mu^2 v} \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \frac{k_1 \sigma \mu v e^{-cv}}{1 + \sigma \phi \mu^2 v} - \gamma v, \end{aligned} \quad (17)$$

donde todos los parámetros que aparecen aquí, además de ser positivos, tienen una importante interpretación ecológica: b es la tasa intrínseca de crecimiento del polinizador, k_1 es el número de óvulos fertilizados por cada visita de un polinizador a una planta, k_2 es una constante energética, σ es la probabilidad de encuentros, μ es la recompensa

energética, ϕ es la velocidad de extracción del néctar, γ es la tasa de mortalidad de la planta y K es la capacidad de carga del medio. En [8] se dan más detalles sobre la interpretación de los parámetros. La función

$$\frac{k_2\sigma\mu^2 u v e^{-cv}}{1 + \phi\sigma\mu^2 v},$$

al ser dividida entre u , captura las propiedades cualitativas que caracterizan a la respuesta funcional de Holling tipo IV. Aunado al sistema de reacción-difusión (17), debemos agregar las condiciones iniciales y de frontera que completan el problema matemático por estudiar. Para ello, primero definamos la región (el hábitat) en la que estamos interesados. Ésta es: $\mathcal{R} = \{(x, y) | 0 < x < a, 0 < y < b\}$, donde a y b son dos números positivos. Las condiciones iniciales son

$$u(x, y, 0) = u_0(x, y) \quad y \quad v(x, y, 0) = v_0(x, y) \quad \forall (x, y) \in \mathcal{R} \quad (18)$$

y las de frontera son de tipo Neumann homogéneas, es decir

$$\nabla u \cdot \vec{n} = 0 \quad y \quad \nabla v \cdot \vec{n} = 0 \quad \forall (x, y) \in \partial\mathcal{R} \quad y \quad \forall t > 0, \quad (19)$$

donde \vec{n} es el vector normal exterior a la frontera, $\partial\mathcal{R}$, del rectángulo \mathcal{R} .

3.2. La dinámica temporal

Las simulaciones numéricas del problema modelado por el sistema (17) y las condiciones iniciales (18) y (19) que aquí presentamos, toman como punto de partida la dinámica temporal del sistema (17), es decir, cuando no se considera difusión, en cuyo caso la primera ecuación de (17) queda sin el término difusivo, formando el siguiente sistema

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= bu(K - u) + \frac{k_2\sigma\mu^2 u v e^{-cv}}{1 + \phi\sigma\mu^2 v} = uF(u, v), \\ \frac{dv}{dt} &= \frac{k_1\sigma\mu v e^{-cv}}{1 + \phi\sigma\mu^2 v} - \gamma v = vG(u, v). \end{aligned} \quad (20)$$

Los equilibrios de (20) se determinan encontrando los puntos de intersección de los ceroclinas $uF(u, v) = 0$ y $vG(u, v) = 0$. De éstas se tiene que, cualquiera que sea el valor de los parámetros, los puntos $E_0 = (0, 0)$ y $E_K = (K, 0)$ son estados de equilibrio del sistema (20); mientras que dependiendo del valor de aquéllos, cabe la posibilidad de

que exista un tercer punto de equilibrio en el primer cuadrante del plano fase, \mathbf{R}_+^2 , el cual proviene de la intersección de las curvas de nivel nulas $F = 0$ y $G = 0$. De hecho:

1. Hay exactamente una intersección, (u^*, v^*) , en \mathbf{R}_+^2 si $K > \frac{\gamma}{k_1\mu\sigma}$.
2. Si $K = \frac{\gamma}{k_1\mu\sigma}$ la intersección se da en $(K, 0)$, no surge un equilibrio no trivial.
3. No hay intersección si $K < \frac{\gamma}{k_1\mu\sigma}$ y entonces los únicos equilibrios que existen en la región de interés son $(0, 0)$ y $(K, 0)$.

En la figura 2 se ve el comportamiento de las ceroclinas correspondientes a cada uno de los casos anteriores. En ésta, fijamos la ceroclina horizontal y dibujamos tres ceroclinas verticales correspondientes a diferentes valores de los parámetros.

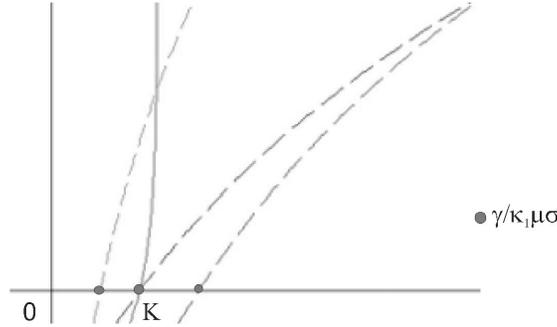


Figura 2: Posición relativa de las ceroclinas de (20) para diferentes valores de los parámetros: el trazo continuo corresponde a la ceroclina del polinizador y el trazo punteado a la ceroclina de la planta.

Excepto en puntos de equilibrio no hiperbólicos, la dinámica local del sistema (20) se obtiene a partir del sistema lineal que lo aproxima alrededor de cada punto de equilibrio. A su vez, el sistema lineal lo define la matriz de Jacobi, $J(u, v)$, del campo vectorial definido por el sistema (20) evaluada en cada equilibrio. En este caso, para todo punto, (u, v) , J es

$$J(u, v) = \begin{pmatrix} b(K - 2u) + \frac{a_3ve^{-cv}}{1 + a_2v} & -\frac{a_3ue^{-cv}(ca_2v^2 + cv - 1)}{(1 + a_2v)^2} \\ \frac{a_1ve^{-cv}}{1 + a_2v} & -\frac{a_1ue^{-cv}(ca_2v^2 + cv - 1)}{(1 + a_2v)^2} - \gamma \end{pmatrix},$$

donde $a_1 = k_1\sigma\mu$, $a_2 = \sigma\phi\mu^2$ y $a_3 = k_2\sigma\mu^2$. Al evaluar $J(u, v)$ en E_0 y E_K tenemos

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} bK & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix} \quad \text{y} \quad J(E_K) = \begin{pmatrix} -bK & a_3K \\ 0 & a_1K - \gamma \end{pmatrix},$$

respectivamente. De éstas, al usar los criterios de teoría cualitativa de sistemas de EDO planos (véase [5]), se concluye que:

- E_0 es punto silla para todo valor positivo de los parámetros b, K y γ .
- E_K es punto silla cuando $K > \frac{\gamma}{k_1\sigma\mu}$ y es nodo asintóticamente estable localmente cuando $K < \frac{\gamma}{k_1\sigma\mu}$.
- Si $K = \frac{\gamma}{k_1\sigma\mu}$ entonces $\det J(E_K) = 0$, y por lo que E_K es no hiperbólico. Aquí —según el teorema de Hartman-Grobman (véase [1])— la dinámica local del sistema no lineal, no la da la dinámica del sistema lineal que lo aproxima. En este caso, E_K es nodo-silla: la región silla está en el cuarto cuadrante y la de tipo nodo asintóticamente estable, en el primero.

Ahora bien, la dinámica global del sistema (20) es decir, en regiones “grandes” del plano fase que son de interés, hay que verla en dos casos:

Caso 1. Cuando E_K es el único punto de equilibrio diferente al trivial. En este caso E_K es atractor de todas las trayectorias de (20) que empiecen en el primer cuadrante, por lo que las poblaciones no coexisten: la población de plantas se extingue; mientras que la de polinizadores tiende a la capacidad de carga K cuando $t \rightarrow \infty$,

Caso 2. Cuando además de E_K (que es punto silla), existe otro punto de equilibrio en \mathbf{R}_+^2 el cual atrae a toda trayectoria que inicie en cualquier condición inicial contenida en el primer cuadrante positivo. En particular, una rama de la variedad inestable, $W^u(E_K)$, de (20) en E_K , es trayectoria heteroclínica que conecta a éste con (u^*, v^*) . Aquí, ambas poblaciones coexisten a través de un atractor global, por lo que una recompensa energética μ suficientemente grande, puede ser un factor de estabilidad para el sistema sin difusión.

La figura 3 muestra la dinámica del sistema (20) en la región con sentido interpretativo. En ella, se usaron los valores de los parámetros:

$b = 1, k_1 = 1, k_2 = 1, \sigma = 2, \mu = 0.9, \phi = 1, \gamma = 2, c = 0.5$; en 3a) $K = 0.5$; en 3b) $K = 1.111$; mientras que en 3c) $K = 2$. Numéricamente se estima el equilibrio (u^*, v^*) como $u^* = 2.3306$ y $v^* = 0.42803$.

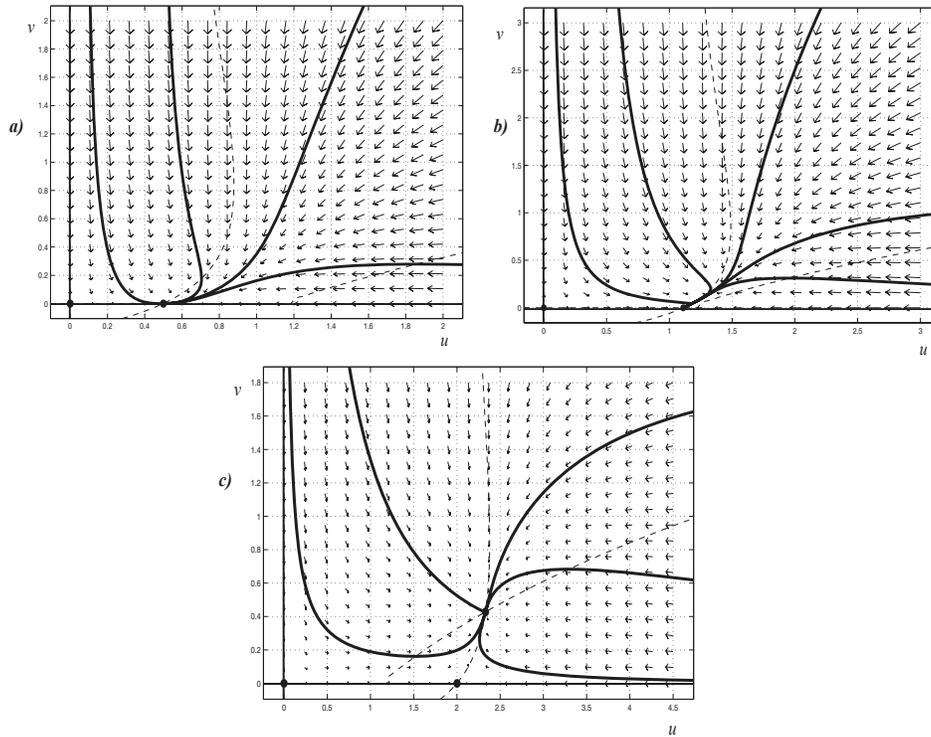


Figura 3: Retratos fase del sistema (20) para diferentes valores de los parámetros según se especifica en el texto: A) y B) muestran la extinción eventual de las plantas, mientras que C) indica la persistencia de ambas poblaciones.

3.3. La dinámica espacio-temporal

El estudio numérico que se presenta en seguida, parte de observar de que si (u^*, v^*) es un punto de equilibrio del sistema (20), entonces la pareja de funciones $(\tilde{u}(x, y, t), \tilde{v}(x, y, t)) \equiv (u^*, v^*)$ es una solución estacionaria (no cambia con el tiempo) y homogénea (no cambia de punto a punto del hábitat) del sistema de reacción-difusión (17). Ahora, si la condición inicial es el estado $(\tilde{u}(x, y, t), \tilde{v}(x, y, t))$, ésta será la solución del problema para todo tiempo, por lo que ella por sí misma, no es importante. Del universo de posibles condiciones iniciales, nos restringiremos a aquéllas que son perturbaciones espaciales a las

distribuciones homogéneas y estacionarias asociadas a algunos puntos de equilibrio de (20) cuya existencia y naturaleza fue resumida en la subsección anterior.

Así, consideramos las condiciones iniciales

$$\begin{aligned} u(x, y, 0) &= U(1 + 0.1 \operatorname{sen}(2y)) \\ v(x, y, 0) &= W(1 + 0.1 \operatorname{cos}(2x)), \end{aligned} \quad (21)$$

donde (U, W) sucesivamente tomará la forma de los equilibrios diferentes al trivial del sistema (20). Estamos interesados en averiguar cuál es el efecto que producen estas condiciones iniciales, en la dinámica espacio-temporal del sistema (17) junto con las condiciones de frontera (19). Esto lo haremos numéricamente, para lo cual usaremos el programa **FlexPDE**. Mediante este *software* se resuelven las EDP que figuran en (17) usando el método de elemento finito, discretizando la región \mathcal{R} por medio de una malla triangular que se va actualizando de iteración en iteración, atendiendo a los cambios en las variables u y v , como sigue: la malla es fina, si las variaciones son grandes y se vuelve burda si los cambios en u y v son pequeños.

El programa **FlexPDE** muestra el resultado de las simulaciones de dos formas equivalentes. Superficie de nivel y la gráfica de la superficie de densidades poblacionales en el dominio \mathcal{R} . Usa una escala de colores para distinguir las diferentes densidades: las regiones en color rojo indican altas densidades de población y las de color púrpura, bajas densidades pasando —en valores decrecientes— por verde (intenso y claro), azul cielo, azul marino y finalmente el púrpura.

Nuestros resultados los reportamos en pánels de figuras que contienen dos filas de imágenes. La primera contiene la curva de nivel de la superficie y la gráfica de la densidad poblacional de polinizadores, así como el rango de valores numéricos en los que se encuentra dicha población. En la segunda se muestra lo propio para la densidad poblacional de plantas.

Las figuras 4, 5 y 6 muestran la distribución espacial de las poblaciones de polinizadores y plantas a diferentes tiempos, cuando se toman las condiciones iniciales (21) con $(U, W) = (K, 0)$. Como puede verse, la solución del problema (17), con condiciones iniciales y de frontera (21) y (19) respectivamente, tiende a la solución estacionaria y homogénea $(\tilde{u}(x, y, t), \tilde{v}(x, y, t)) \equiv (K, 0)$ a medida que el tiempo avanza y, transcurrido un tiempo “suficientemente grande” se estabiliza en E_K . Por lo que la población de polinizadores se estabiliza en su capacidad de carga K ; mientras que la de plantas se extingue eventualmente, es decir, el efecto de la difusión no destruye el carácter estable del estado E_K en

la región de interés ecológico.

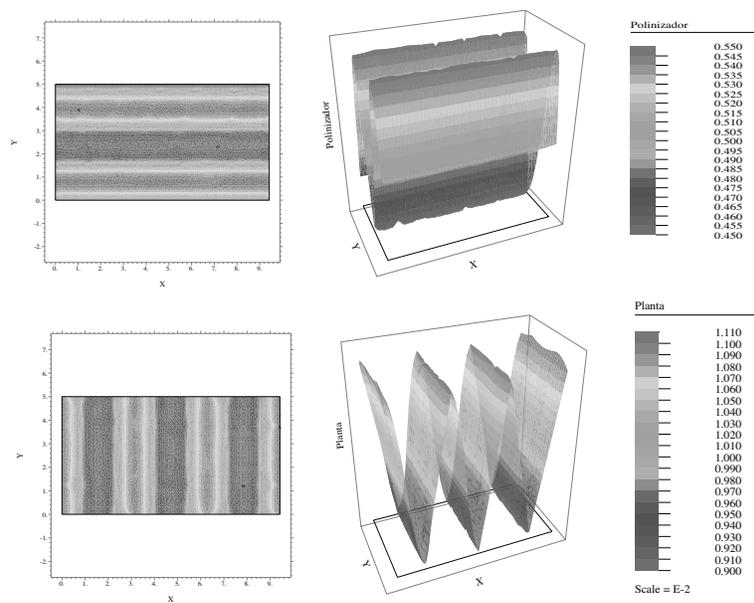


Figura 4: Densidades poblacionales iniciales ($t = 0$) para $D = 3$. En la primera fila aparece la distribución de polinizadores en dos versiones: las curvas de nivel (izquierda) y la superficie (centro). En la segunda fila se muestra lo correspondiente para la población de plantas. En la parte derecha la gama de valores para cada una de las poblaciones.

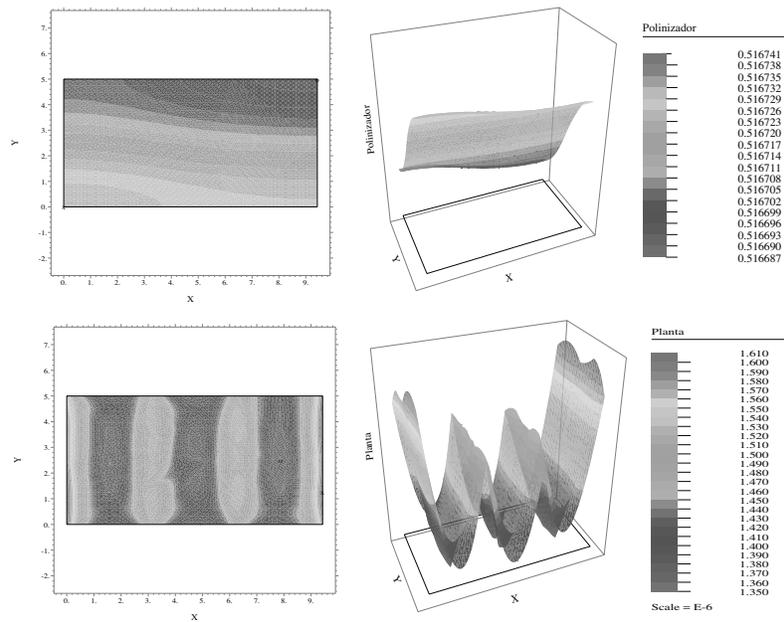


Figura 5: Densidades de población al tiempo $t = 2.7876$ para $D = 3$. Aquí usamos la misma nomenclatura de la figura 4.

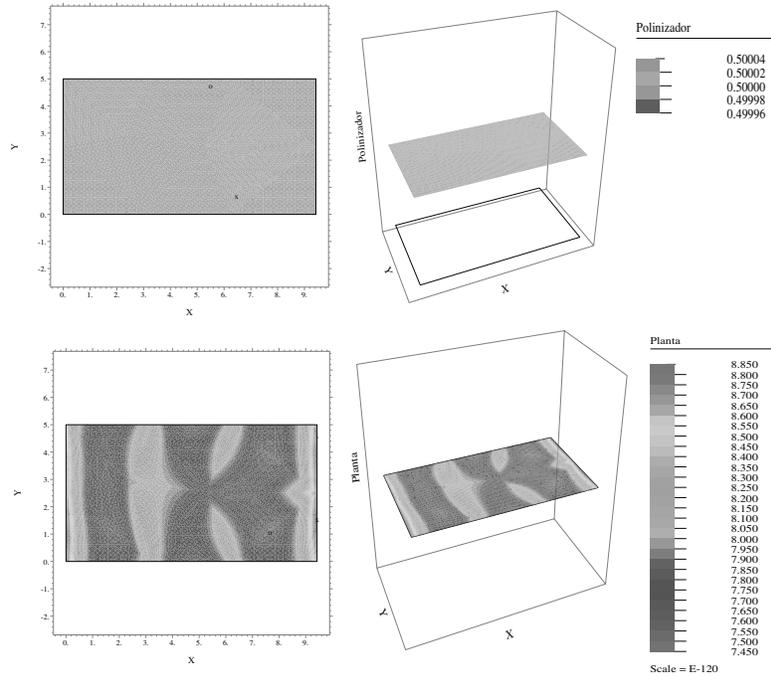


Figura 6: Densidades poblacionales en $t = 171.74$ para $D = 3$.

Si ahora se consideran las condiciones iniciales (21) con $(U, W) = (u^*, v^*)$ es decir, condiciones iniciales correspondientes a una perturbación del estado estacionario y homogéneo (u^*, v^*) , se obtienen —a diferentes tiempos— las distribuciones espaciales de polinizadores y de plantas que se ven en las figuras 7, 8 y 9. En éstas, se constata de nueva cuenta el comportamiento cualitativo observado en las simulaciones realizadas en el caso anterior: la solución del problema tiende hacia la solución estacionaria y homogénea $(\tilde{u}(x, y, t), \tilde{v}(x, y, t)) = (u^*, v^*)$ cuando el tiempo de corrida aumenta.

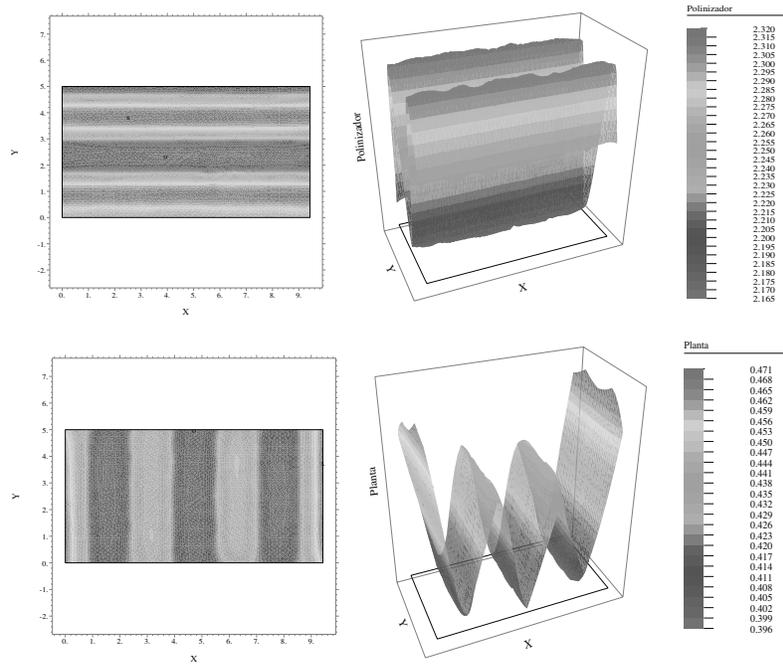


Figura 7: Densidades poblacionales en $t = 0$ para $D = 5$.

Las simulaciones numéricas obtenidas, junto con un número “razonable” de ellas (que ya no se reportan aquí pero que sí fueron realizadas), correspondientes a un rango de valores del coeficiente de difusión D que va de 0.4 a 5, son elementos (no una demostración) que nos sugieren —por lo menos en ese rango de variación de D — un comportamiento que enunciamos así: las densidades poblacionales de polinizadores y de plantas descritas por el sistema (17), sujetas a las condiciones iniciales y de frontera (21) y (19) respectivamente, se estabilizan en las respectivas distribuciones estacionarias y homogéneas que provienen de los correspondientes puntos de equilibrio del sistema (20), lo cual significa que el efecto de la difusión no destruye la estabilidad predicha en

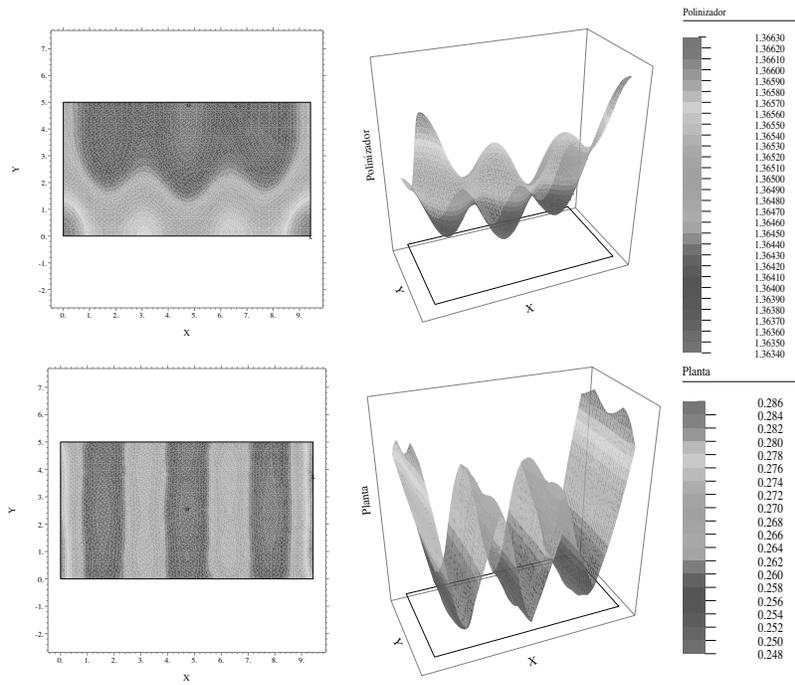


Figura 8: Densidades poblacionales en $t = 0.5072$ para $D = 5$.

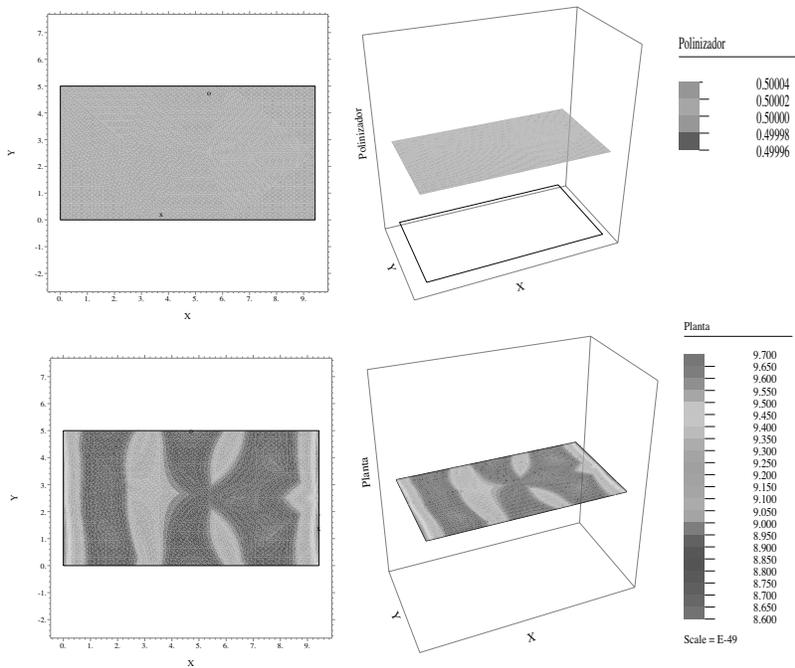


Figura 9: Densidades poblacionales en $t = 71.331$ para $D = 5$.

la dinámica temporal. Enunciada como conjetura, nos parece que esta es una conclusión importante del presente trabajo.

Para terminar, debemos decir que actualmente se están realizando estudios ([14] y [20]) de sistemas que describen la dinámica espacio-temporal de tres poblaciones: dos mutualistas y una depredadora de una de éstas. El sistema es de tipo polinizador-planta-herbívoro en el que la interacción para la primera pareja de poblaciones la dicta la respuesta funcional de Holling de tipo II; mientras que la interacción planta-herbívoro la da una respuesta funcional de tipo IV. Los polinizadores y los herbívoros se dispersan por el hábitat siguiendo un flujo tipo Fick y los primeros son además, impulsados por un factor advectivo.

Referencias

- [1] D.K. Arrowsmith and C.M. Place (1990): *An Introduction to Dynamical Systems*. Cambridge University Press.
- [2] D.H. Boucher (1982): *The Biology of Mutualism*. Oxford University Press.
- [3] A. Brannstrom and D.J.T. Sumpter (2005): Coupled map lattice approximations for spatially explicit individual-based models of ecology. *Bull. of Math. Biol.*, **67**, pp. 663-682.
- [4] I.D. Couzin and J. Krause: *Self-organization and collective behaviour in vertebrates*. *Advances in the Study of Behaviour*. In press.
- [5] J.L. Gutiérrez Sánchez y F. Sánchez Garduño (1998): *Matemáticas para las ciencias naturales*. Número 11 de la serie textos. Sociedad Matemática Mexicana 590 pp.
- [6] I. Hanski (1997) Metapopulation Dynamics: From concepts and observations to predictive models. In: *Metapopulation Biology* (ed Ilkka A. Hanski and Michael E. Gilpin) pp. 69-91. Academic Press, San Diego, California.
- [7] I. Hanski (1999): *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York.
- [8] S.R. Jang (2002): Dynamics of herbivore-plants-pollinator models. *J. Math. Biol.*, **44**, pp. 129-149.

- [9] P. Kareiva (1990): *Population dynamics in spatially complex environments: theory and data*. J.Phil.Trans.R.Soc.Lond.B.,**330**, pp. 175-190.
- [10] P.A. Market (2002): Metapopulations. In: *The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change*, Vol. 2. H. A. Mooney and J.G. Canadell (Eds.) John Wiley and Sons, Ltd, Chichester, pp. 411-420.
- [11] Molofsky J. and J.D. Bever (2004): A new kind of ecology? *BioScience*, **54**(5), pp. 440-446.
- [12] A. Okubo (1980): *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical models*. Berlin Heidelberg New York. Springer-Verlag.
- [13] A. Okubo (1986): Dynamical aspects of animal grouping: Swarms, schools, and herds. *Adv. Biophys*, **22**, pp. 1-94.
- [14] I. Quilantán (2009): Dinámica espacio-temporal de una interacción polinizador-planta-herbívoro. Tesis de Maestría en Matemáticas Aplicadas, DACB, UJAT. Trabajo en proceso.
- [15] F. Sánchez-Garduño (2001): Continuous density-dependent diffusion modelling in ecology: A review. *Recent Res. Ecol.*, **1** pp. 115-127.
- [16] T. Rohrbach: Metapopulations and patch dynamics: Animal dispersal in heterogeneous landscapes. Internet Article, <http://crssa.rutgers.edu/courses/1se/Web-Patch/final/Tanya/Rohrbach-Final.htm>, pp. 1-9.
- [17] J.G. Skellam (1951): Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, **38**, pp. 196-218.
- [18] J.G. Skellam (1973): The formulation and interpretation of mathematical models of diffusionary processes in population biology. In: *The mathematical theory of the dynamics in biological populations*. M.S. Batchellet *et al* Editors. Academic Press.
- [19] J. Soberón M. and C. Martínez del Río (1981): The dynamics of a plant-pollinator interaction. *J. Theor. Biol.*, **91**, pp. 363-378.
- [20] G. Velázquez (2008): Dinámica temporal de una interacción polinizador-planta-herbívoro. Tesis de Maestría en Matemáticas Aplicadas, DACB, UJAT.