Vanessa Isabel Irigoven Torres



"Análisis del Modelo de Mutualismo en la Dinámica de Poblaciones"

V. Irigoyen
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN
Biología Matemática
Dr. Moisés Santillán Zerón
03 de Enero de 2023

Resumen

El mutualismo es un tipo de interacción entre especies muy común dentro del estudio de la dinámica de poblaciones; ayuda a explicar como dos especies se benefician mutuamente de su interacción y pueden coexistir en el ecosistema. Se estudió el caso de mutualismo normalizado para dos especies, empleando como base el modelo de Lotka-Volterra y por medio de soluciones numéricas y gráficos se analizó como afectan las distintas variables al sistema; encontrando que: los valores α (coeficiente de efecto de una especie sobre la otra) afectan directamente al punto de estabilidad de las especies, que además la especie que sea mayormente afectada es la que tendrá una mayor población. Por otro lado el coeficiente de tasa de crecimiento no afecta en la estabilidad, sino más bien en las trayectorias seguidas para lograrla.

Introducción

La ecología es la rama de la ciencia que estudia las poblaciones y sus relaciones internas, así como sus interacciones con el medio ambiente, el ecosistema y otras especies. Trata de entender el comportamiento entre poblaciones y sus efectos, además analiza las especies a lo largo del tiempo con el fin de hacer predicciones adecuadas para los fenómenos naturales, como extinción de especies, crecimiento de población e interacciones entre especies para con ello tomar acciones adecuadas que mantengan el equilibrio ecológico. [1][2]

Dentro de la ecología se pueden encontrar dis-

tintos niveles de organización, desde los individuos, subiendo de nivel se encuentran las poblaciones que son conjuntos de individuos en comunidades, luego las especies y el ecosistema el cual se compone de varias poblaciones de distintas especies que comparten el mismo espacio. Una forma de estudiarlos es mediante modelos matemáticos que permitan tener una idea al menos simple pero clara del comportamiento de los organismos, convenientemente es mejor estudiar a nivel poblacional. Desde hace cientos de años las primeras aplicaciones de matemática a biología fue para la dinámica de poblaciones con modelos como el malthusiano[3], sin embargo, el estudio de manera más realista es un problema altamente complejo, una forma de estudiarlo es analizar con especies aisladas, esto implica que para estudiar una población específica se ignoran muchas de las interacciones con otras especies u organismos, considerando solo las características más relevantes como tasa de reproducción, mortalidad y capacidad del ecosistema para una especie determinada. En análisis anteriores se ha estudiado el crecimiento exponencial de bacterias, y los modelos logísticos de una población donde se supone el estudio como poblaciones aisladas. Sin embargo, en la mayoría de las situaciones existe interacción entre poblaciones, existen varios tipos de interacciones interespecíficas que pueden ser positivas, negativas o neutras.

El *neutralismo*, es el caso más sencillo no se ejerce influencia entre especies, por ejemplo en un cultivo de un tipo de bacteria, y los ca-

Vanessa Isabel Irigoven Torres



sos estudiados en anteriores trabajos, las cuales se pueden modelar con modelo Malthusiano o Logístico por mencionar algunos. De las interacciones con efecto negativo se encuentra el caso depredador-presa donde solo una de las partes se beneficia y la otra es afectada de forma negativa pues el depredador se alimenta de la presa, la *Herbivoria* es un caso particular en el que las plantas son la presa. En la competencia las dos especies son afectadas de forma negativa pues ambas pelean por los mismos recursos y en general solo una puede subsistir, también hay un caso de amensalismo donde una parte es muy competitiva pero la otra no tiene influencia sobre la primera. El Parasitismo es el caso donde una parte se beneficia de la otra y generalmente la segunda parte es afectada de forma negativa, causando por ejemplo problemas gastrointestinales en el humano. Entre otros, está el comensalismo donde una especie se beneficia y la otra parte no se afecta ni beneficia. El *Mutualismo* es el caso en que ambas partes se benefician de la relación, incluso casos en que una no sobrevive sin la otra, por ejemplo la abeja y las plantas en la polinización. La simbiosis a veces se considera como un tipo de mutualismo pero desde la ecología es un poco más compleja pues son interacciones donde dos especies viven juntas en asociación a largo plazo, pero pueden ser de efectos positivos o negativos para las partes que se involucran.[1] Por lo general los casos de depredador-presa, competencia y mutualismo pueden ser modelados desde las ecuaciones de Lotka-Volterra [5] con algunas pequeñas variaciones, en la siguiente ecuación se muestra el caso de Lotka-Volterra para especies compitiendo por los mismos recursos.

$$\frac{dx}{dT} = r_x x (1 - \frac{x}{k_x} - Ay)$$

$$\frac{dy}{dt} = r_y y (1 - \frac{y}{k_y} - Bx)$$
(1)

En este trabajo se analiza la interacción de mutualismo entre dos poblaciones de distintas especies a partir de las ecuaciones de Lotka-

Volterra con el fin de comprender como es la interacción y que efectos tienen los parámetros que la conforman como lo es la tasa de crecimiento, y el efecto que produce una especie en la otra.

Metodología

La interacción de mutualismo, como se mencionó puede ser modelado a partir de las ecuaciones de Lotka-Volterra, en este caso se modela con el conjunto de ecuaciones en (2).

$$\frac{dx}{dt} = r_x x \left(1 - \frac{x}{k_x} + Ay\right)
\frac{dy}{dt} = r_y y \left(1 - \frac{y}{k_y} + Bx\right)$$
(2)

El primer término representa el crecimiento de la población, el segundo, con el signo negativo indica la competencia entre individuos de una misma población, y el tercer término al tener el signo positivo representa el efecto positivo que tiene una especie sobre la otra. x, y representan el número de individuos de cada población, r_x y r_y son las constantes de la tasa de crecimiento para x y para y respectivamente. k_x y k_y son la capacidad de carga del entorno para cada una de las especies. Finalmente A es el efecto de y sobre x y B el efecto que x produce sobre y. Como se puede notar el modelo es un tanto complejo y tiene varias variables por lo que una forma más óptima de analizarlo es simplificando un poco las ecuaciones y reduciendo la cantidad de variables, lo cual se puede lograr mediante una normalización. De tal manera el modelo a trabajar quedaría como sigue:

$$\frac{dX}{dT} = X(1 - X + \alpha_y Y)
\frac{dY}{dT} = \beta Y(1 - Y + \alpha_x X)$$
(3)

Donde: X y Y representan la relación entre el número de individuos de cada población y su propia capacidad de carga, x/k_x y y/k_y . α_y es la relación del efecto de y sobre x por la

Vanessa Isabel Irigoven Torres



capacidad de carga de y y α_x es la relación del efecto de x sobre y por la capacidad de carga de x. Ak_y y Bk_x .

 β es la relación entre los coeficientes de tasa de crecimiento de x y y. $r_y/r_x.$

Finalmente T es la relación del tiempo con la constante de tasa de crecimiento de x. $T = r_x t$. De tal manera que todas las variables que se usan en el modelo normalizado son adimensionales.

A partir del conjunto de ecuaciones (3) se realizó el análisis de estados estacionarios para encontrar los puntos fijos del modelo, luego se realizó el análisis de estabilidad de los mismos. Cabe destacar que la metodología utilizada es la requerida para la dinámica de sistemas bidimensionales[4]. Finalmente se construyó el modelo computacional en python para la dinámica de poblaciones con interacción positiva. Con dicho programa se obtuvieron los gráficos requeridos para analizar y discutir el modelo Lotka-Volterra para mutualismo de poblaciones.

Resultados y Discusiones

Para el análisis del modelo de mutualismo entre dos poblaciones se tienen que tomar ciertas consideraciones que aplican para (2) y (3).

- Las constantes k_x y k_y tienen valores mayores a 0, con unidades de cantidad de individuos, pues es la capacidad del entorno.
- r_x y r_y son factores de crecimiento, por lo que es positivo con unidades t^{-1} .
- A y B es el coeficiente de interacción de una especie respecto a la otra, dado que es mutualismo, ambos son positivos y sus unidades son de 1/#individuos.
- x, y son cantidad de individuos por lo que sus valores son ≥ 0 .

Mediante los métodos de análisis de estados estacionarios dado por Strogatz [4], e igualando a 0 cada una de las funciones de (3) se obtienen 4 puntos fijos.

1.
$$X^* = 0, Y^* = 0.$$

2.
$$X^* = 0$$
, $Y^* = 1$.

3.
$$X^* = 1$$
, $Y^* = 0$.

4.
$$X^* = \frac{1+\alpha_y}{1-\alpha_x\alpha_y}, Y^* = \frac{1+\alpha_x}{1-\alpha_x\alpha_y}$$

De las consideraciones que se hicieron anteriormente es evidente que X^* y Y^* no pueden tener valores negativos, para cumplir dicha condición en el cuarto punto, el valor $(\alpha_x \alpha_y)$ estrictamente tiene que ser menor a 1.

Una vez que se encontraron los puntos fijos se calcularon las derivadas parciales respecto a X y Y para cada una de las ecuaciones en (3). Donde el Jacobiano queda dado por:

$$J = \begin{bmatrix} 1 - 2X + \alpha_y Y & \alpha_y X \\ \beta \alpha_x Y & \beta (1 - 2Y + \alpha_x X) \end{bmatrix}$$
(4)

Evaluando para cada punto fijo y analizando el Jacobiano de (4) para cada caso, se pueden obtener datos característicos como la $\operatorname{traza}(\tau)$ y el determinante(Δ) los cuales se pueden comparar con el gráfico de estabilidad bidimensional (fig:1), para obtener a que caso de estabilidad corresponde cada punto.

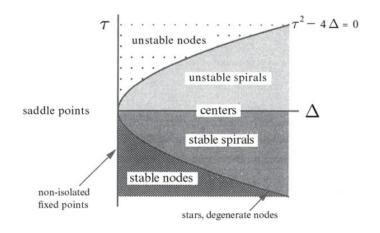


Figura 1: Plano Fase del Determinante (Δ) vs. la traza (τ).[4]

Vanessa Isabel Irigoven Torres



A continuación se muestran los Jacobianos evaluados y la característica general de la traza y el determinante para cada uno de los puntos fijos.

$$J\Big|_{(0,0)} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \beta \end{bmatrix}$$

$$\Delta = \beta \qquad \qquad \Delta > 0$$

$$\tau = 1 + \beta \qquad \qquad \tau > 0$$

Se sabe que los puntos dentro de la parábola cumplen que $\tau^2 - 4\Delta < 0$ y todos los puntos fuera cumplen $\tau^2 - 4\Delta > 0$. En este caso $\tau^2 - 4\Delta = (1 - \beta)^2$ lo que implica que es mayor a 0, es decir, el punto queda fuera de la parábola, lo que lo hace ser un nodo.

Para el segundo punto fijo.

$$J\Big|_{(0,1)} = \begin{bmatrix} 1 + \alpha_y & 0\\ \beta \alpha_x & -\beta \end{bmatrix}$$

$$\Delta = -\beta(1 + \alpha_y) \qquad \Delta < 0$$

$$\tau = 1 + \alpha_y - \beta$$

Para el punto fijo (1,0) queda:

$$J\Big|_{(1,0)} = \begin{bmatrix} -1 & \alpha_y \\ 0 & \beta(1+\alpha_x) \end{bmatrix}$$

$$\Delta = -\beta(1 + \alpha_x) \qquad \Delta < 0$$

$$\tau = -1 + \beta(1 + \alpha_x)$$

Para el cuarto punto fijo se vería como sigue.

$$J\Big|_{(\frac{1+\alpha_y}{1-\alpha_x\alpha_y},\frac{1+\alpha_x}{1-\alpha_x\alpha_y})} = \begin{bmatrix} \frac{1+\alpha_y}{1-\alpha_x} & \frac{\alpha_y(1+\alpha_y)}{1-\alpha_x\alpha_y} \\ \frac{\beta\alpha_x(1+\alpha_x)}{1-\alpha_x\alpha_y} & -\frac{\beta(1+\alpha_x)}{1-\alpha_x\alpha_y} \end{bmatrix}$$

$$\Delta = \frac{\beta(1 + \alpha_x)(1 + \alpha_y)}{1 - \alpha_x \alpha_y}$$
$$\tau = \frac{1 + \alpha_y + \beta(1 + \alpha_x)}{\alpha_x \alpha_y - 1}$$

Como se mencionaba anteriormente $\alpha_x \alpha_y < 1$. De tal manera que el determinante y la traza del Jacobiano para el cuarto punto fijo quedan mayor a 0 y menor a 0 respectivamente. Analizando además si cae dentro o fuera de la parábola de la figura 1, en este caso específico y con las consideraciones tomadas se tiene $\tau^2 - 4\Delta > 0$, por lo que queda fuera de la parábola como un nodo estable.

Mediante el análisis anterior se tiene entonces la siguiente clasificación para los puntos fijos.

- 1. (0,0) Nodo Inestable.
- 2. (0,1) **Punto Silla.**
- 3. (1,0) **Punto Silla.**

4.
$$\left(\frac{1+\alpha_y}{1-\alpha_x\alpha_y}, \frac{1+\alpha_x}{1-\alpha_x\alpha_y}\right)$$
 Nodo Estable.

De tal manera que el punto 4. siempre es el nodo estable, los casos donde $\alpha_x \alpha_y > 1$ no se consideran dado que implicaría poblaciones negativas, las cuales no son posibles. Quedando por sentado que si ambas poblaciones tuvieran una gran dependencia de la otra, el punto de estabilidad solo se podría llegar con ambas poblaciones en números negativos, lo que no es posible pues ya estarían extintas.

Implementando la solución de la ecuación diferencial por medio de métodos numéricos y graficando se puede tener una visión más clara de los efectos en la variación de los parámetros. Se pueden separar en 3 casos: uno en el que ambos α son menores a 1 e iguales, otro donde ambos son menores a 1 pero uno es mayor que el otro y finalmente el caso en que uno de los valores es mayor a 1 y el otro es menor a 1 cumpliendo siempre que $\alpha_x \alpha_y < 1$. Además de estos casos se puede variar β y analizar los cambios.

Como primer análisis se tomó el $\beta=1$ con lo cual podemos comparar para $\alpha_x=\alpha_y,\,\alpha_x>\alpha_y,\,\alpha_y>\alpha_x,\,\alpha_x>1,\alpha_y<1$ y $\alpha_x<1,\alpha_y>1$. En las figuras 2. Se muestran las gráficas para algunos casos.



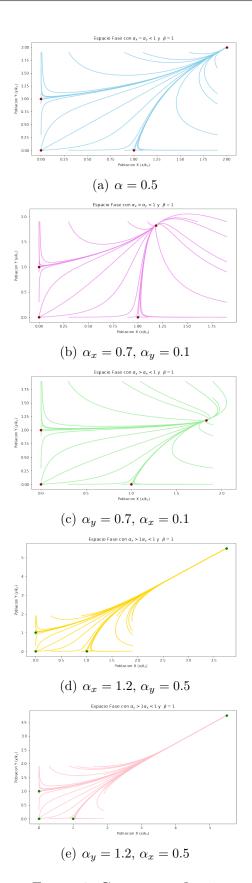


Figura 2: Casos para $\beta = 1$

Como se observa en las gráficas de la izquierda, al modificar el valor de α_x y α_y es evidente que el cuarto estado estacionario cambia de posición (cabe recalcar que todos los casos se graficaron con los mismos puntos iniciales). Por ejemplo cuando los valores de α son iguales en la figura 2(a) la relación de población X como la de Y tienen el mismo valor, en este caso 2. Pero a medida que uno de los dos α aumenta, la población tiene a crecer en su contra parte. En la gráfica 2(b) el valor de α_x es un poco mayor y se puede ver como la población Y es más grande, lo mismo que pasa con 2(d). Comportamiento similar sucede con 2(c) y 2(e) pero en sus equivalentes, es decir, al aumentar el valor de α_y aumenta la población X.

Esto implica que mientras mayor sea el efecto que genera una población sobre una segunda, esta última será mayor respecto a la primera en el estado de equilibrio. Dicho esto, que ambos α sean iguales implica que ambas poblaciones ejercen la misma influencia sobre la otra. Que una de las dos constantes sea mayor significa que la que tenga mayor valor tiene más influencia sobre una segunda población y el $\beta=1$ habla de la tasa de crecimiento siendo igual para ambas poblaciones.

Los casos para un $\beta > 1$ indican que es mayor la tasa de crecimiento de y sobre x, si al contrario $\beta < 1$, entonces es x quién tiene la tasa de crecimiento más grande. Este fenómeno no tiene efecto directo en cuanto a los puntos de estabilidad pero si tiene influencia respecto a las trayectorias que se siguen en el sistema. Lo cual se puede ver con más claridad en los conjuntos de gráficas del Apéndice B.

Se puede analizar para todos los casos por separado esperando un comportamiento sumamente similar entre los conjuntos. Por ejemplo cuando los α son iguales, se pueden mostrar los siguientes ejemplos cuando $\alpha=0.5$.



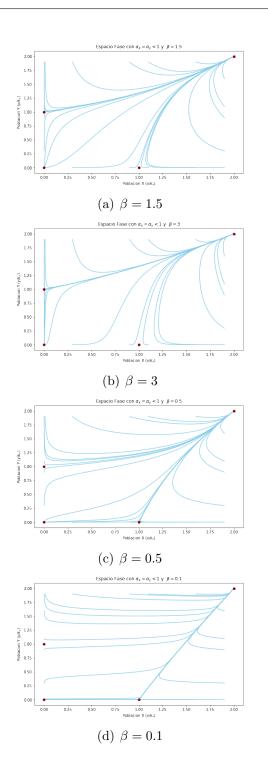


Figura 3: Caso: $\alpha_x = \alpha_y$

En la figura 3 se muestran dos casos para $\beta > 1$ y dos casos para $\beta < 1$, los incisos (a) y (b) muestran el primer tipo, como se mencionaba anteriormente al ser $\beta > 1$ implica que la tasa de crecimiento de la población y es mayor, en este caso las trayectorias se acercan más al punto (0,1), mientras que para el punto (1,0) de beta pero una variación en valores de alfa

se van separando poco a poco. Cuanto menor es el valor de β en el segundo caso 3(c) y 3(d), sucede lo contrario, las trayectorias se acercan más a (1,0) y se separan de (0,1) y en estos casos la tasa de crecimiento de x es mayor.

Como se observa en 3(a) y 3(b) cuando la tasa de crecimiento en (y) es mayor y la relación poblacional Y es mayor a 1 decae más rápido al estado (0,1) y luego crece junto con X hasta llegar al punto estable, de igual manera si los valores son más pequeños que 1 para Y, entonces crece más rápido acercándose al punto fijo (1,0) y se redirecciona al punto estable. El equivalente sucede para X cuando $\beta < 1$ las poblaciones crecen o decrecen más rápido hacia (1,0) dependiendo de la condición inicial, pero la población Y parece verse menos atraída hacia el eje atractivo del punto silla (1,0) y las trayectorias se redireccionan más rápido hacia el punto estable creciendo en X. En los conjuntos de gráficas del apéndice B se pueden ver estos mismos efectos.

Los casos para un $\beta < 1$ indican que es mayor la tasa de crecimiento de x sobre y. Cuando la tasa de x es de alrededor de 100 veces mayor que la de y las trayectorias se empiezan a ver incompletas y en principio no parecen llegar al punto de estabilidad, como se ve en la figura 4. Este fue un ejemplo en el que $\alpha_x < \alpha_y$. Pero como sucedió con los ejemplos anteriores un comportamiento muy similar se daría aún si variaran los valores de α .

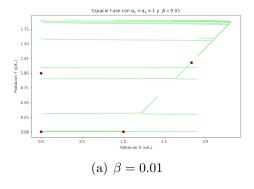


Figura 4: Caso $\alpha < 1$

Por otro lado si se tiene un mismo valor

Vanessa Isabel Irigoyen Torres



que siguen el mismo principio (por ejemplo un α mayor al otro) es evidente como cambian los ejes de atracción y repulsión de los puntos silla. En el ejemplo que más se evidencia este comportamiento es en las figuras 5(e) y 6(e) del Apéndice B, donde para la figura 6(e) se puede ver como el eje de repulsión de (1,0) queda completamente perpendicular al eje X.

Analizando todos los casos se observa como el punto de equilibrio siempre tiene valores de X y Y mayores a 1, esto concuerda con los datos teóricos del nodo estable, pues es claro que dado que α_x y α_y tienen valores positivos, el denominador de X^* y Y^* siempre es menor que el numerador, lo que implica que siempre son valores mayores a 1. Es decir, las poblaciones x y y siempre llegan en conjunto al equilibrio cuando se encuentran por encima de la capacidad de carga del ecosistema. Por otro lado mientras menor sean los valores de α el nodo estable quedará más cercano a (1,1).

Conclusiones

En la dinámica para mutualismo se puede ver que ambas poblaciones coexisten en armonía y que se apoyan mutuamente para sobrevivir, pero el producto de los coeficientes de interacción entre poblaciones no puede superar el valor unitario, incluso solo uno de los coeficientes α puede ser mayor a 1, y el otro debe ser complemento para no superar la unidad. En este caso cuando las poblaciones tienen la misma influencia las poblaciones tendrán el mismo valor. Pero cuando una es más influenciada será la que mayor cantidad de individuos tenga en el punto estable. Cabe destacar que este punto estable siempre queda por arriba de la capacidad de carga del entorno, lo que implicaría que la mejor opción viable ecológica es que tengan una influencia muy pequeña una sobre la otra, de tal manera que si no tienen ese apoyo no afecte de manera drástica a las poblaciones y el nodo estable quede lo más cercano a (1,1), la capacidad de carga del entorno. En este modelo no se consideraron otro tipo de factores, por ejemplo los depredadores, lo cual es muy posible que sea el factor que nivela estos valores de población que quedan superiores a k_x , k_y . Como se observó en este análisis el modelo de Lotka-Volterra para especies que interaccionan bajo mutualismo nos da una buena idea general del panorama, sin embargo, si se requiere una idea más precisa habría que limitar de alguna manera el modelo a casos donde el factor de influencia inter especies sea pequeño o considerar otros elementos como los depredadores de las especies participantes con el fin de acotar la población.

Referencias

- [1] Curtis B., ScheneckCapítulo 47. Estructura y dinámica de las poblaciones - Biología, 7ma edición. http://www.curtisbiologia.com/node/1827
- [2] González-Suárez, M. (2014). ¿Es relevante la ecología del comportamiento para entender y predecir la dinámica de las poblaciones? . Ecosistemas, 23(3), 93-97. https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-3.12
- [3] May Cen. (2016, 31 marzo). Modelos de Dinámica Poblacional en Ecología. Revista del Centro de Graduados e Investigación. Instituto Tecnológico de Mérida. Recuperado de: https://bit.ly/3HoPgYv
- [4] Strogatz, S. H. (2016). Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering, Second Edition (2nd ed.). Westview Press.
- [5] Cyrus Chu, C. Y. (2001). Population Dynamics: Theory of Nonstable Populations. International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences, 11771–11773. doi:10.1016/b0-08-043076-7/02110-0



Apéndice A: Programa de Análisis de Mutualismo en Poblaciones

 $https://github.com/VanessaIri/Proyecto-3-BM/blob/main/BM_Proyecto_4_mutualismo_.ipynb$



Apéndice B: Sets de Gráficas para ejemplos de α y β

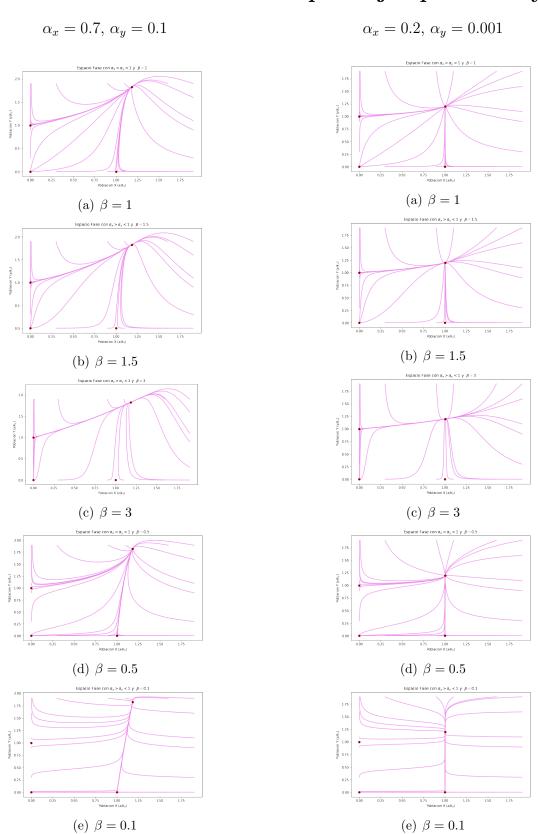


Figura 5: Caso 1: $\alpha_x > \alpha_y$.(Ejemplo 1)

Figura 6: Caso 1:
$$\alpha_x > \alpha_y$$
.(Ejemplo 2)



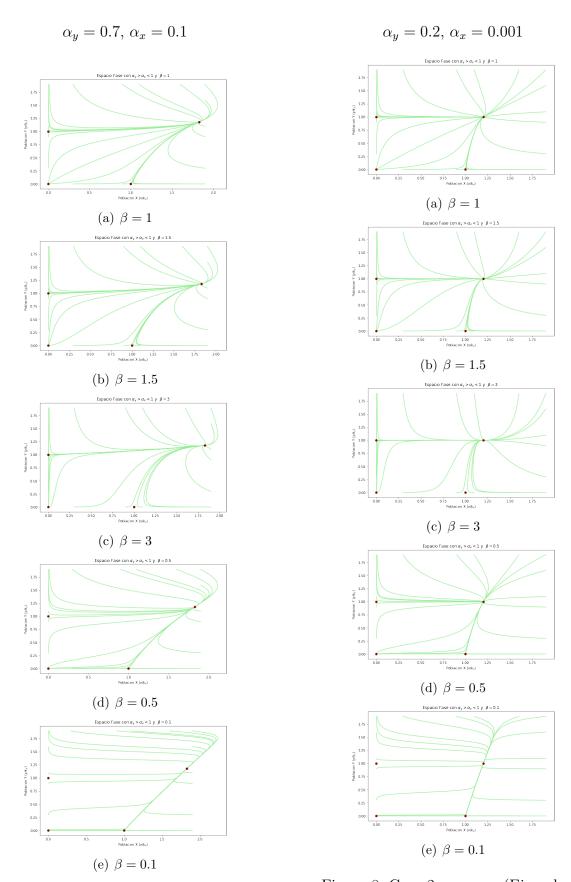


Figura 7: Caso 2: $\alpha_y > \alpha_x.$ (Ejemplo 1)

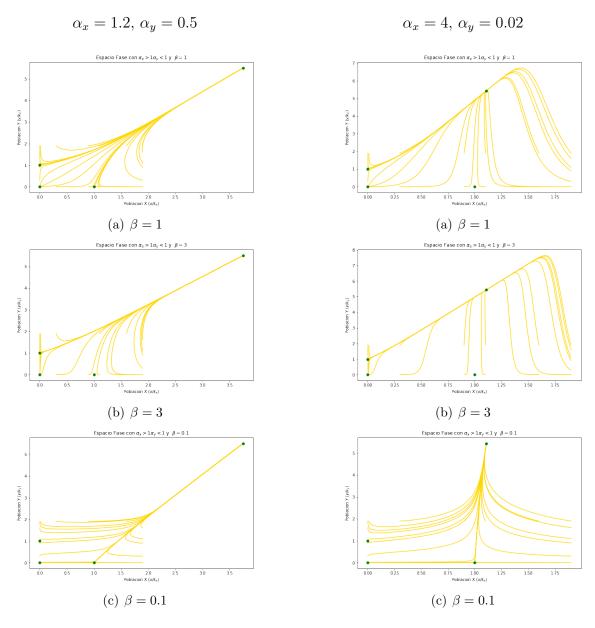


Figura 9: Caso 3: $\alpha_x > 1$, $\alpha_y < 1$. (Ejemplo 1) Figura 10: Caso 3: $\alpha_x > 1$, $\alpha_y < 1$. (Ejemplo 2)



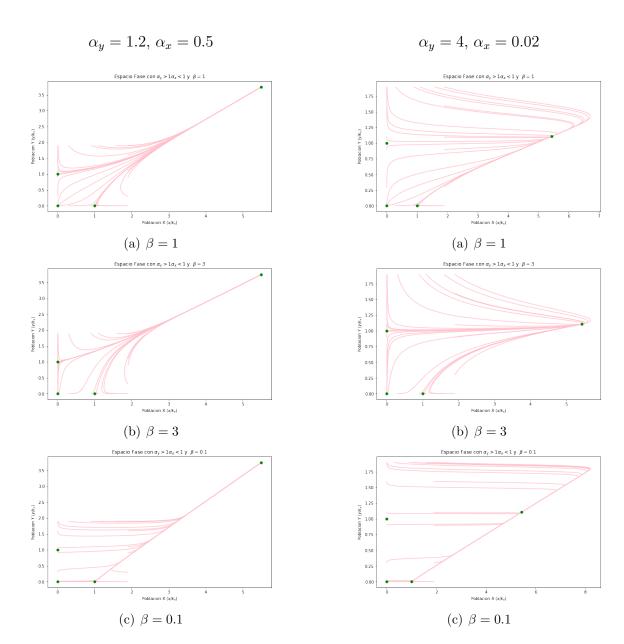


Figura 11: Caso 4: $\alpha_y > 1$, $\alpha_x < 1$. (Ejemplo 1)

Figura 12: Caso 4: $\alpha_y > 1$, $\alpha_x < 1$. (Ejemplo 2)