



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD  
AUTÓNOMA DE PUEBLA

---

FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICO  
MATEMÁTICAS

*Modelos epidemiológicos del  
muérdago.*

Tesis:

Para obtener el título de:

LICENCIADA EN  
MATEMÁTICAS APLICADAS

Presenta:

LAURA CRUZADO LIMA

Asesores de tesis:

Dr. Jesús López Estrada

y

Dr. José Jacobo Oliveros Oliveros

PUEBLA, PUE.

JULIO 2013



*A mi familia y fiel amigo Benjamín †.*

*“ Ahora que se ha empezado a estudiar con serenidad a la naturaleza nos damos cuenta de la amplitud de las preguntas, de la distancia a recoger para tratar de contestarlas. El gran peligro para la humanidad no es el desarrollo del conocimiento, es la ignorancia.”*

*Francois Jacob*

---

*Este trabajo está impreso en hojas recicladas*

---



# Agradecimientos

---

*Agradezco a Dios por darme fuerza para terminar la Licenciatura.*

*Especialmente, quisiera agradecer con todo mi amor por su apoyo incondicional, su enorme paciencia, por siempre preocuparse y su gran comprensión a los que más han sufrido por verme salir adelante: mi madre, mi padre y mi hermana. Quiero que sepan que éste trabajo es de los cuatro porque todos hemos trabajado muy duro para lograrlo.*

*De igual manera gracias a mis abuelitos, que siempre están al pendiente de mí, especialmente sus grandes consejos que siempre serán bienvenidos para una novata en la vida que intenta aprender más.*

*Y particularmente, a todos aquellos que nunca confiaron en éste trabajo, porque gracias a ustedes tuve la fuerza para concluirlo.*

*Le agradezco la gran ayuda que me proporcionó el Dr. Jesús López Estrada, mi director de tesis por haberme aceptado como su alumna, y a su esposa por su hospitalidad. Además, enseñanzas, paciencia y sobre todo el gran conocimiento que me ha heredado. Será difícil compensarlos.*

*Gracias al Dr. José Jacobo Oliveros Oliveros quien también es director de tesis por darme la oportunidad de trabajar con usted, por su amabilidad y su siempre muy buen humor.*

*Gracias a mis amigos (cuates) que conocí a lo largo de mi vida, por escucharme y darme ánimos para terminar. Especialmente a JM por sus buenos consejos y paciencia.*

*Gracias a mis sinodales: Escamilla Reyna Juan Alberto, Guerreo Sánchez Wuiyebaldo Fermín y Dr. Rojas Rodríguez Fernando por haber aceptado ser mis sinodales, por sus observaciones y correcciones.*

*Y por último a la naturaleza por dejarme descubrir las grandes y maravillosos enigmas que me han despertado un gran interés para saber más sobre los secretos que guarda.*

---

# Índice general

---

Índice general	v
Índice de cuadros	vii
Índice de figuras	ix
Introducción	xi
<b>1. Biología del muérdago</b>	<b>1</b>
1.1. Antecedentes . . . . .	1
1.2. Biología del muérdago . . . . .	2
1.2.1. Polinización y frutas . . . . .	5
1.2.2. El muérdago como fuente de alimento . . . . .	6
1.3. El muérdago en México . . . . .	8
1.3.1. EL muérdago en zonas urbanizadas . . . . .	9
1.4. Control del muérdago . . . . .	13
<b>2. Muérdago: Poblacional</b>	<b>15</b>
2.1. Hechos históricos . . . . .	15
2.2. Descripción del modelo clásico de Lotka-Volterra . . . . .	16
2.2.1. Análisis cualitativo del modelo . . . . .	18
2.3. Modelo de Volterra con saturación . . . . .	26
2.3.1. Análisis cualitativo . . . . .	26
2.4. Modelo de Volterra con saturación y poda . . . . .	29
2.4.1. Análisis cualitativo . . . . .	30
2.5. Modelo epidemiológico con vector . . . . .	33

2.5.1. Análisis del modelo . . . . .	35
2.5.2. Caso sin poda . . . . .	39
<b>3. Modelado de la dispersión del fruto del muérdago</b>	<b>43</b>
3.1. Planteamiento del modelo . . . . .	43
3.1.1. Reclutamiento de frutos . . . . .	45
3.1.2. Preferencia de las aves o dispersión uniforme . . . . .	45
3.1.3. Emergencia de plántulas y maduración . . . . .	47
3.2. Dinámica local . . . . .	48
3.2.1. Caso I: aves con distribución uniforme . . . . .	50
3.2.2. Caso 2. Aves con preferencia de frutos . . . . .	56
3.3. Simulaciones numéricas . . . . .	61
<b>Conclusiones</b>	<b>65</b>
<b>A. Diagramas de fases de los sistemas planos</b>	<b>69</b>
<b>B. Leyes de Lotka-Volterra</b>	<b>75</b>
<b>C. Respuesta funcional</b>	<b>81</b>
<b>D. Estabilidad</b>	<b>85</b>
D.0.1. Estabilidad para sistemas no lineales. I: Linealización .	86
D.0.2. Estabilidad para sistemas no lineales. II: Lyapunov . .	87
<b>Bibliografía</b>	<b>91</b>

---

# Índice de cuadros

---

1.1. Polinización y fruto . . . . .	5
1.2. Alamillos ( <i>Populus tremuloides</i> ) que están en la zona cultural de C.U. El muérdago es <i>Struthanthus interruptus</i> . . . . .	11
1.3. Alamillo de C.U., sobre el circuito Mario de la Cueva. También es <i>Struthanthus interruptus</i> . . . . .	11
1.4. Alamillo en el estacionamiento de Investigaciones Jurídicas, al que se le desgajó una rama por el peso del muérdago ( <i>Struthanthus</i> ). . . . .	12
1.5. Alamillos en el Circuito Interior, cerca de Chapultepec. Actualmente las puntas de los árboles ya están muertas, y el muérdago ( <i>Struthanthus</i> ) ya está secándose, es visible que varias de las ramas están secas. . . . .	12
1.6. Nogal emblemático, en la glorieta de los Coyotes, en Coyoacan. La especie del muérdago es <i>Cladocolea loniceroides</i> . En la primera foto, se puede observar el árbol con hojas, y las masas de muérdago. En la segunda, que es cuando el nogal pierde la hoja (en invierno), se ven sólo las masas de muérdago. Después de eso lo desmocharon (la Delegación), y en la del 2012 se puede ver cómo tiene nuevamente muérdago, pero el árbol está muy disminuido. . . . .	13
2.1. Posición de $L_1$ y $L_2$ para diferentes valores de los parámetros. <i>A</i> ) $\mu > \gamma K$ . <i>B</i> ) $\mu \leq \gamma K$ . . . . .	27
2.2. Dinámica de (2.9): <i>A</i> ) Oscilaciones del modelo. <i>B</i> ) Espiral estable. . . . .	29
2.3. Dinámica de (2.12): <i>A</i> ) Se muestra a (2.16) que es la hipérbola y a la recta $y = \frac{\beta}{\kappa}(1 - \frac{x}{K})$ y esto para el caso $x_e < K$ . <i>B</i> ) Espacios fases . . . . .	32
2.4. Dinámica de (2.12): <i>A</i> ) Se muestra a (2.16) que es la hipérbola y a la recta $y = \frac{\beta}{\kappa}(1 - \frac{x}{K})$ y esto para el caso $x_e = K$ . <i>B</i> ) Espacios fases . . . . .	34

3.1.	Definición de los parámetros y datos para la simulación, donde los subíndices $i$ se refiere al $i$ -ésimo árbol. Los valores se encuentran en (Aukema, 2002 [1]) y (Aukema, 2003 [2]) . . . . .	48
3.2.	Número de muérdagos en los tres árboles. Donde se asumió que las aves se distribuyen uniformemente en el medio. . . . .	52
3.3.	Número de muérdagos en los tres árboles. Donde se asumió que las aves se distribuyen uniformemente en el medio. . . . .	60
3.4.	En esta figura del panel (A) da la carga parasitaria de los cinco árboles pertenecientes a cinco especies diferentes de resolver numéricamente el modelo (3.22), en el supuesto de que las aves distribuyen las semillas de los muérdagos con la fruta de preferencia. El el panel (B) muestra la carga parasitaria promedio de especies diferentes de los resultados del modelo con una línea azul, y el resultado de pruebas de campo con una línea rosa, en el supuesto de que en esta zona los muérdagos había establecido para unos 100 años, cuando la prueba se llevó a cabo. . . . .	63

---

# Índice de figuras

---

1.1.	Ramas con líneas gruesas indican los taxones muérdago, y los asteriscos indican hipotéticos orígenes evolutivos independientes del hábito hemiparásita aérea. . . . .	3
1.2.	Haustorio de <i>Struthanthus venetus</i> introduciéndose en una rama de <i>Fraxinus uhdei</i> (Fresno) <i>a</i> ) muérdago. <i>b</i> ) haustorio. <i>c</i> ) Fresno. <i>d</i> ) xilema. . . . .	4
1.3.	Los Muérdagos juegan un papel doble en los sistemas ecológicos. Son mutualistas de sus dispersores (flechas positivas funcionar en ambas direcciones) y parásitos de sus hospederos (flecha de muérdago negativo para el hospedero, flecha positiva para el muérdago). Las aves que consumen sus frutos y dispersan sus semillas son ambos dispersores de semillas y vectores de la enfermedad. En el desierto del suroeste de Norte America ilustrado en la imagen, el parásito es el muérdago del desierto ( <i>Californicum phoradendron</i> ), los vectores son Phainopeplas ( <i>Phainopepla nitens</i> ) y los hospederos son terciopelo mezquite ( <i>Prosopis velutina</i> ) y otros árboles leguminosos (Aukema J., 2003 [2]) . . . . .	7
1.4.	Escala de muérdago verdadero en arbolado . . . . .	9
2.1.	Esquema del comportamiento de las derivadas en los subcuadrantes . . . . .	20
2.2.	Movimientos de las trayectorias entre cuadrantes . . . . .	22
2.3.	$G(x)$ y $F(x)$ para el caso $x_e < K$ . . . . .	31
2.4.	$G(x)$ y $F(x)$ para el caso $x_e = K$ . . . . .	32
3.1.	El siguiente esquema es el ciclo del muérdago. . . . .	44
3.2.	En la gráfica se ilustra el resultado del teorema (3.2.1). Si $R_u < 1$ , la curva $f(M_1^*)$ y la recta $y = M_1^*$ tienen una intersección positiva en $\mathbb{R}_+^n$ ; si $R_u > 1$ , la curva $f(M_1^*)$ y la línea recta $y = M_1^*$ tienen una única intersección positiva en $\mathbb{R}_1^n$ . . . . .	51

---

3.3.	En la gráfica se ilustra el resultado del Teorema (3.2.3). Si $d_m > G(x_c)$ el modelo (3.22) tiene un único equilibrio no negativo, si $d_m < G(x_c)$ el modelo (3.22) tiene dos equilibrios empezando por el origen. . . . .	60
3.4.	La carga parasitaria de cinco árboles pertenecientes a cinco especies diferentes resuelta numéricamente por el modelo (3.14), bajo el supuesto de que las aves distribuyen uniformemente las semillas muérdagos a los árboles. Los valores de los parámetros y el valor inicial son los mismos que la figura (3.4). . . . .	64
A.1.	Punto silla . . . . .	70
A.2.	Nodo estable . . . . .	70
A.3.	Nodo inestable . . . . .	71
A.4.	Puntos estrella . . . . .	71
A.5.	Nodo impropio estable . . . . .	72
A.6.	Espiral estable . . . . .	72
A.7.	Espiral inestable . . . . .	72
A.8.	Centro . . . . .	73
A.9.	Tipos de diagramas de fases . . . . .	73
B.1.	Comportamiento periódico en las especies presa y depredadora al aumentar el tiempo. . . . .	76
C.1.	Respuesta funcional del tipo I, II y III, según Holling (1959) . . . . .	83
D.1.	Curvas de nivel de una función de Lyapunov . . . . .	89

---

# Introducción

---

EL muérdago es una planta hemiparásita <sup>1</sup> que muy pocos notamos. Se encuentra en los árboles de todo el mundo, proporcionando recursos valiosos para muchos organismos, tienen una ecología única con las plantas hospederas que parasitan; las aves que dispersan las semillas actúan como vector y las semillas como macroparásitos. El muérdago puede dañar a las plantas hospederas hasta matarlas. Pero la coevolución ha llevado a la resistencia de los mecanismos de los hospederos y por ende la especialización del muérdago. Las aves actúan como “vectores de la enfermedad” estableciendo una relación mutualista beneficiosa con las aves que dispersan las semillas del muérdago. El muérdago dispersa sus semillas, atrae y manipula a las aves (vectores de la “epidemia”). Los muérdagos son elementos importantes del paisaje que influyen en la distribución espacial de los recursos del ecosistema. Su distribución en los parches y sus interacciones complejas hacen intrigante su biología y manejo. Por lo que, una mejor comprensión de las interacciones de muérdagos con otros organismos y procesos de los ecosistemas, ayudarían a desarrollar estrategias de gestión y conservación de los árboles. De ahí la importancia de modelar las poblaciones de muérdago, árboles y vectores (aves).

La finalidad principal que persigue este trabajo es modelar la dinámica poblacional del muérdago, ya que es un problema natural que afecta a miles de árboles, dañando más a los de zonas urbanas, debido a que su mecanismo de defensa contra organismos invasores se encuentra débil por el mal estado en el que encuentran.

---

<sup>1</sup>Especie vegetal parcialmente parasita, provista de clorofila que le permita realizar la fotosíntesis, pero que necesita obtener el agua y las sales minerales (savia bruta) de la planta parasitada.

Para bosquejar una posible solución al problema, se crearon diversos modelos que permiten dar un panorama más amplio de la dinámica de crecimiento del muérdago. Para llevar a cabo esta tarea, se investigó con expertos sobre el tema, lo cual fue complicado encontrar, porque curiosamente hay muy pocos investigadores en el país que se dediquen al estudio del muérdago, además de que no existen datos. De los pocos expertos que se logró entrevistar, la arborista, Diana Marchal quien explicó a detalle la biología del muérdago, enfatizando en el importante deterioro del arbolado de ciudad universitaria de la UNAM. Tal problemática no sólo afecta a la Ciudad de México, sino también Puebla y el resto del país. Es tan lamentable saber que la sociedad en general tiene muy poco conocimiento sobre el comportamiento, del muérdago y como repercute su existencia a largo plazo, decreciendo el número de estos gigantes. Además de que la única forma de poder controlarlo es por medio de podas las cuales, desafortunadamente, se hacen de forma incorrecta llegando, en ocasiones, a matar al árbol.

De esta indagación se tiene que, no existen datos, en donde no se han reportado mediciones a través del tiempo del crecimiento de la población. Por lo que ésta tesis se centra en crear modelos apegados lo mas posible a la realidad, teniendo como referencia la explicación de los expertos y los artículos revisados.

Para el desarrollo del trabajo, se elaboraron tres capítulos, de los cuales se da a continuación una breve descripción.

En el capítulo uno se describe con detalle la biología del muérdago, donde se consideran las conductas de las aves, los polinizadores, etc. Se muestran figuras de la realidad que se esta viviendo, donde se percibe claramente el crecimiento del muérdago.

Teniendo en cuenta que para modelar hay que comenzar con lo más simple hasta lo más complejo, en el capítulo dos se hace una descripción del modelo depredador presa de Lotka-Volterra, posteriormente se hacen modificaciones al modelo de Volterra y una reinterpretación para modelar al muérdago considerando ahora la saturación en el hospedero, esto para que sea lo más cercano al problema original, así mismo, se hace una segunda modificación considerando la saturación para el hospedero y la poda de la población del muérdago para su control. Sin embargo, no se había introducido a la pobla-

---

ción el vector, lo cual es importante por lo que se realizó otro modelo pero esta vez con la interacción del vector (aves).

De los artículos revisados, uno de ellos explica a detalle la modelación espacio-temporal del muérdago del cual se basa el capítulo tres, en éste artículo se usaron sistemas de ecuaciones diferenciales con retardo que para éste capítulo se omitió, para la modelación se supone una zona cerrada tomando dos casos, uno es cuando las aves toman fruta uniformemente y la otra cuando las aves toman las frutas con preferencia. En el artículo de Liu hace uso de datos los cuales también ocupamos para las simulaciones, el problema de éstos datos es que son de las zona aridas de Estados Unidos. Sin embargo, el modelo es apto para cualquier tipo de muérdago y árboles.

Para finalizar, tenemos las conclusiones, dejando libre algunas ideas para posteriormente darle seguimiento al trabajo , referencias y anexos utilizados que complementan el contenido de los capítulos.



---

## Capítulo 1

# Biología del muérdago

---

*“ Los hechos que mantenían mi tiempo científicamente ortodoxo son los de adaptación -las masas de polen en Asclepias- el muérdago, con su polen transportado por insectos y sus semillas por las aves- el pájaro carpintero, con sus patas y cola, pico y lengua, le sirve para subir al árbol y atrapar insectos.*

*Para hablar del clima o el hábito lamarckiano producir dicha adaptación con otros seres orgánicos es inútil. Esta dificultad, creo que he superado ”.*

*Carta a Asa Gray por Charles Darwin, 1857.*

---

### 1.1. Antecedentes

Las enfermedades de las plantas se han conocido desde la antigüedad, pero generalmente fueron atribuidas a fuerzas sobrenaturales. La primera enfermedad vegetal para la que describió un origen patológico fue la caries o carbón del trigo producida por *Tilletia caries*.

Muérdagos han sido durante mucho tiempo una fuente de fascinación para los humanos, y las referencias a estas plantas parásitas se pueden encontrar entre las leyendas y supersticiones de personas en todo el mundo. En algunas culturas se cree que los muérdagos fueron dotados con poderes místicos, ya que crecen en las ramas de otras plantas y porque muchas especies de muérdago dan frutos en invierno, cuando otras plantas de zonas templadas están latentes. La palabra “muérdago” proviene de las palabras anglosajonas “tan” (rama) y la segunda palabra es: “Señol” (estiércol) que significa “excremento en la rama”.

Las interacciones entre muérdagos y los animales fueron utilizadas por Darwin como ejemplos iniciales de la adaptación evolutiva (Burkhardt y Smith, 1990 [6]). Linne es reconocido como el primero en describir la historia de la vida del muérdago (Watson M., 2001 [28]), señalando que se forman zorzales con bayas y las semillas pegajosas son expulsadas a los demás árboles. De hecho, la mayoría de las especies de muérdago son dispersadas por los animales, principalmente las aves y ésta estrecha relación se ha tratado como un sistema modelo para el estudio de la dispersión de la fruta.

Como Darwin observó los muérdagos también son polinizados por animales. De hecho, la mayoría de los registros de las interacciones de los animales con el muérdago han sido incidentales, una gran cantidad de información anecdótica está contenida para cada especie en cuentos, estudios y obras de historia natural. En fin las interacciones de muérdago y animales no se han documentado ni apreciado en todo el mundo (Watson, 2001 [28]).

## 1.2. Biología del muérdago

Los muérdagos son un grupo polifilético <sup>1</sup> de plantas con flores que comprende más de 1300 especies de una amplia gama de hábitats en todos los continentes excepto la Antártida. En concreto, Loranthaceae y Viscaceae se han estudiado bien y se distribuyen en todo el mundo, que comprende la mayoría, es decir, más del 98 % de especies de muérdago, aproximadamente 940 y 350 especies, respectivamente. Estas familias no son taxonómicamente hermanas de forma que se cree que han evolucionado de forma independiente (Watson, 2001 [28]), véase la figura 1.1, aunque en las diversas clasificaciones también hay una que señala que todos los muérdagos pertenecen a la familia Loranthaceae, que reúne unos 40 géneros agrupados en subfamilias Lanthoide (muérdagos gigantes o tropicales) y Viscoidae (muérdagos templados o enanos).

Con base a los fósiles del período Cretácico, Loranthaceae se considera un género de Gondwana que se dispersó hacia África, Europa y América del Norte. Por el contrario, Viscaceae se cree que se originó en el este de Asia,

---

<sup>1</sup>que no comparten un antepasado común incluido en el grupo.

---

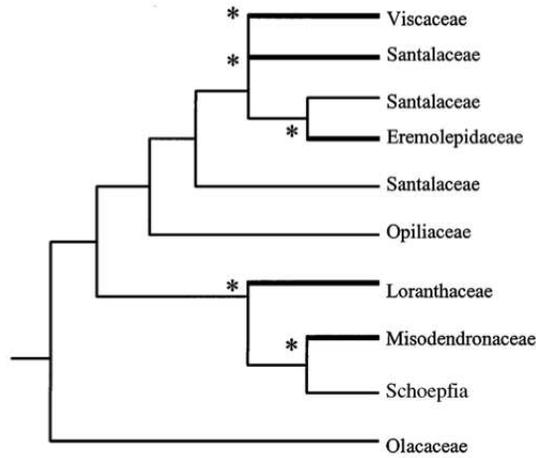


Figura 1.1: Ramas con líneas gruesas indican los taxones muérdago, y los asteriscos indican hipotéticos orígenes evolutivos independientes del hábito hemiparásita aérea.

que se irradia a través de Laurasia en el período Terciario temprano, en segundo lugar, dispersando a los continentes del sur (Barlow, 1983 [3]).

El Loranthaceae y Viscaceae, actualmente se han distribuido ampliamente en toda Europa, las Américas, África, Asia y Australasia (con excepción de Tasmania), que van desde los climas boreales a las zonas templadas, tropicales y áridas, y ausente solamente de regiones extremadamente secas o frías (Barlow, 1983 [3]).

Son numerosas las especies de vegetales parásitos que viven a expensas de otras plantas bien sobre el pie de planta como el muérdago o en el suelo parasitando las raíces como *Cuscuta epithymum*. Suelen diferenciarse dos tipos de organismo vegetal parásito atendiendo a la presencia o no de clorofila, las plantas holoparásitas son aquella cuya alimentación depende totalmente de su hospedador, al ser incapaz de realizar actividad fotosintética, las hemiparásitas poseen una cierta independencia del hospedador aunque por lo general no pueden sobrevivir sin él, el término de hemiparásita se usa porque la mayoría de los muérdagos realizan la fotosíntesis.

Las semillas del muérdago se adhieren firmemente a la rama usando una conexión vascular denominada haustorio, éste disco adhesivo sirve para co-

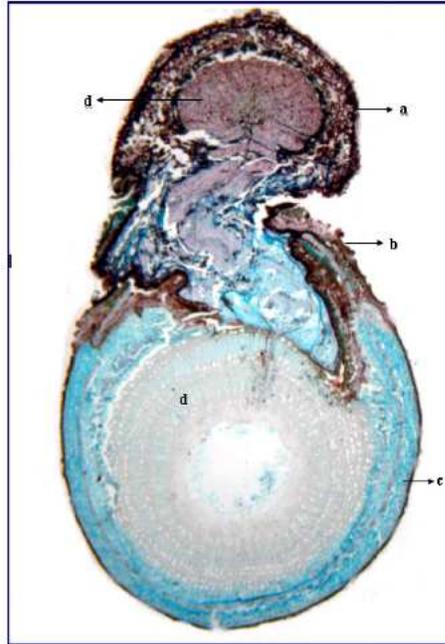


Figura 1.2: Haustorio de *Struthanthus venetus* introduciéndose en una rama de *Fraxinus uhdei* (Fresno) a) muérdago. b) haustorio. c) Fresno. d) xilema.

nectar la planta del muérdago al huésped, el cual va creciendo a través de los tejidos primarios y secundarios del hospedero, separando la corteza externa, el córtex, el floema, hasta llegar al xilema de donde toma las sales y el agua esenciales para la vida del árbol (Pérez et al., 2006 [22]) (Figura 1.2).

Además de absorber agua y sales minerales del xilema, los haustorios liberan hacia los árboles reguladores de crecimiento que mantienen abiertas las vías de recursos y minimizan las reacciones defencivas del árbol. Si la invasión resultara muy agresiva, la rama podría compartimentar el tejido y la infección fracasaría. (Marchal, 2009 [19]). Los muérdagos ocasionan daños irreversibles y un lento decaimiento en el hospedero, primero deforman las ramas hasta adueñarse de la copa, después reducen el desarrollo del individuo y por último de acuerdo a su avance, la muerte, que también será la suya propia.

---



Cuadro 1.1: Polinización y fruto

### 1.2.1. Polinización y frutas

Aunque varias especies de muérdago (en particular en el Viscaceae) utilizan explosión hidrostática para dispersar las semillas, las aves juegan un papel importante en la dispersión a larga distancia y el muérdago generalmente es considerado como ornitócoras. Se han hecho evaluaciones que sugiere que los dispersores son vertebrados que pudieron haber desempeñado un papel clave en la diversificación de las especies de muérdagos. La mayoría de los estudios de dispersión de muérdago se han concentrado en un pequeño número de aves altamente especializadas (Watson M., 2001 [28]).

El muérdago proporciona abundante néctar, se ha registrado que una amplia gama de especies insectívoras se alimenta de las flores del muérdago, también se conoce que varios mamíferos se alimentan del néctar de muérdago.

Los frutos de las especies de muérdago muestran una gama de atributos, es grande, dulce y de color muy visible, cuando están maduros. Las composiciones de la pulpa del fruto pueden variar, pero en la mayoría tienen altos contenidos de carbohidratos. Los frutos de algunas especies loranthaceous son ricos en lípidos. Los frutos de las especies viscaceous tienden a tener mucho más altas fracciones de proteínas que otras frutas. Al igual que con otros tejidos del muérdago, sus frutos también contienen altas concentraciones de minerales. A pesar de la reputación de ser venenoso el muérdago, sólo un pequeño número de especies dentro de la Viscaceae presentan toxicidad.

Los períodos de fructificación son muy variados en las distintas especies

---

de muérdago que van desde los que frutifican todo el año como en los bosques nubosos de Colombia, pero también se ha demostrado que la variación depende a los diferentes patrones asociados a los climas regionales.

Considerando que la mayoría de las especies de muérdago son polinizadas por aves, los miembros del Viscaceae son polinizadas principalmente por el viento y los insectos. La familia Loranthaceae es polinizada principalmente por aves ( Rödl T. y Ward D., 2002 [24]), y muestran el conjunto típico de características asociadas con la ornitofilia <sup>2</sup>, con gran polinización de flores inodoras que suelen ser de colores vivos (amarillo, naranja, rojo) con corolas<sup>3</sup> robustas, pedicelos<sup>4</sup> cortos, y a menudo en inflorescencias masivas.

### 1.2.2. El muérdago como fuente de alimento

Las especies de 66 familias de aves y 30 familias de mamíferos han sido registrados que consumen muérdago que se extiende a 12 y 10 órdenes, respectivamente. Aunque en general se acepta que todos los especialistas de frutas muérdago son las aves, la información recientemente publicada (Watson, 2001 [28]).

Según un estudio menciona que las aves utilizan más a menudo áreas con altos niveles de infestación de muérdago (Ward y Paton, 2007 [27]). Véase figura **1.3**

Dada la disponibilidad durante todo el año de frutos de muérdago en muchas regiones, existe una gran diversidad de especies que dependen de muérdago. Muchos de estos consumidores pueden actuar como dispersores ocasionales, pero la mayoría depredan las frutas.

---

<sup>2</sup>es la polinización de las flores por parte de las aves

<sup>3</sup>Conjunto de pétalos, generalmente coloreados, que están en el interior del cáliz de la flor y protegen los órganos de reproducción

<sup>4</sup>Columna carnosa que sostiene el sombrerillo de las setas.

---

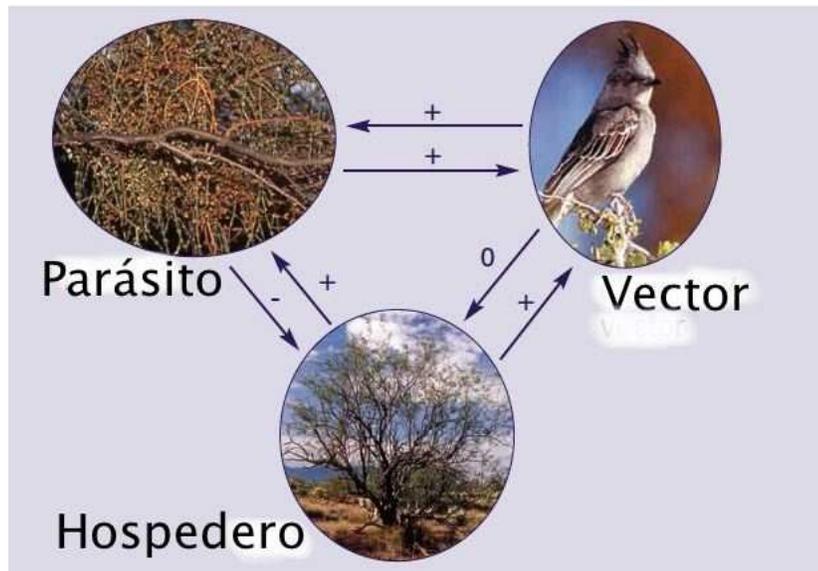


Figura 1.3: Los Muérdagos juegan un papel doble en los sistemas ecológicos. Son mutualistas de sus dispersores (flechas positivas funcionar en ambas direcciones) y parásitos de sus hospederos (flecha de muérdago negativo para el hospedero, flecha positiva para el muérdago). Las aves que consumen sus frutos y dispersan sus semillas son ambos dispersores de semillas y vectores de la enfermedad. En el desierto del suroeste de Norte America ilustrado en la imagen, el parásito es el muérdago del desierto (*Californicum phoradendron*), los vectores son Phainopeplas (*Phainopepla nitens*) y los hospederos son terciopelo mezquite (*Prosopis velutina*) y otros árboles leguminosos (Aukema J., 2003 [2])

### 1.3. El muérdago en México

En nuestro país existen 9 géneros: *Antidaphne* Poepp. y Endl., *Oryctanthus* Eichler, *Phthirusa* Mart., *Arceuthobium* Bienb., *Phoradendron* Nuttall, *Dendrophthora* Eichler, *Cladocolea* van Tieghem, *Struthanthus* Mart. y *Psittacanthus* Mart. (Cházaro B. y Oliva R., 1991 [7])

Los muérdagos conocidos como injertos o seca palo son plantas parásitas siendo abundantes e importantes en nuestro país, llegan a afectar importantes extensiones de arbolado, afectando la producción de frutos y semillas. Además de inhibir la altura y volumen del huésped.

Los muérdagos son el segundo agente biológico de perturbación de los bosques de clima templado; estimándose pérdidas anuales por más de 2 millones de  $m^3$  de arbolado de madera; sin considerar la muerte de arbolado y la creciente susceptibilidad de estos al ataque de plagas y enfermedades forestales.

Estudios realizados sobre plantas parásitas indican presencia de 10 géneros y 150 especies de muérdago distribuidos en todo el país (Cházaro et al., 1992 [8]). Estas plantas constituyen el tercer agente de destrucción de los bosques de clima templado frío, después de los incendios e insectos descortezadores, ya que se encuentran en más del 10% de la superficie arbolada, lo que equivale a cerca de 1.8 millones de hectáreas de bosque de coníferas y latifoliadas. Por efecto del parasitismo de estos muérdagos se pierde un volumen medio maderable, lo que representa una pérdida anual a nivel nacional de cerca de 2 millones de  $m^3$  de madera en rollo, esto sin considerar el volumen perdido por muerte del arbolado (Vázquez, 2006 [26]).

Para realizar la evaluación de los árboles infectados se usa el sistema de evaluación de cuatro clases propuestas por Gutiérrez, las cuales se describen en la figura 1.4.

---

NIVEL	ESCALA	PORCENTAJE DE INFESTACIÓN	CATEGORÍA
I		0 % respecto al volumen total de la copa y follaje, únicamente del hospedero.	Árbol sano
II		Leve, de 1 a 29 %, respecto al volumen total de la copa, con follaje mixto y hospedero sin ramas apicales secas.	Árbol con daño leve
III		Media, de 30 a 59% respecto al volumen total de la copa, presencia de follaje mixto, hospedero con hojas escasas y cloróticas. Algunas ramas apicales secas.	Árbol con daño medio
IV		Severa, de 60 a 100 % respecto al volumen total de la copa. Follaje únicamente de la parásita. Hospedero con abundantes ramas apicales secas, debilitado en su totalidad.	Árbol con daño severo
V		Árbol muerto por muérdago.	Árbol seco

Figura 1.4: Escala de muérdago verdadero en arbolado

### 1.3.1. EL muérdago en zonas urbanizadas

El arbolado urbano cobra importancia por el beneficio que aporta a la comunidad. Cada ciudad contiene un ecosistema propio que se mantiene equilibrado, si no se excede un determinado nivel de contaminación. El límite aceptable supera muchas veces lo establecido como normal; por lo cual la población tolera demasiado, llegando a una vida que convive con la enfermedad.

Las grandes ciudades deterioran día a día su ambiente urbano, y al mismo tiempo disminuye la calidad de vida de sus habitantes. Uno de esos elementos es el arbolado de las calles, que debe cumplir la función de reconstruir el medio ambiente.

En la ciudad se utiliza el arbolado urbano para marcar límites y zonas, proporcionar aislamiento o crear barreras visuales. El arbolado urbano tiene como elemento de composición al árbol, que puede ser utilizado de manera aislada o formando pequeños grupos, grandes masas o alineaciones en calles.

El árbol es parte de un sistema frágil que aporta considerables mejoras al medio urbano como dar sombra, atenuar la acción de los vientos, suavizar los ruidos, ablandar la rigidez de las edificaciones, refrescar la ciudad, retener la humedad, embellecer la ciudad con sus colores, formas y texturas; en

suma, mejorando nuestra calidad de vida. Si queremos que perdure debemos cambiar nuestra actitud hacia este patrimonio.

En nuestras ciudades, se plantan árboles sin una debida planificación, sin una correcta elección de las especies e implantación que respete las medidas mínimas entre árboles y viviendas. Todo esto conlleva a tener árboles débiles, con formas que entran en conflicto con las viviendas, los tendidos eléctricos, las luminarias, los automóviles y otros elementos urbanos. Debido a esta mala planificación, la población opina y actúa contra el árbol argumentando que las hojas caen sobre los techos y tapan las canaletas, las ramas rozan los cables eléctricos, las raíces levantan las banquetas, molesta barrer las hojas, provocan alergia, que por sus ramas entran a la casa cucarachas, ratas y otros bichos, que tapan el cartel de los negocios, etc. Para solucionar estos problemas se realizan “podas drásticas ” que consisten en una abrupta reducción del tamaño de la copa. Este tipo de poda es terriblemente perjudicial, ya que los árboles así podados pierden su porte natural y por lo tanto su belleza, y se los priva de importantes reservas que almacenan en sus ramas, debilitándolos y haciéndolos más vulnerables al ataque de plagas y enfermedades.

Al recorrerse varias zonas de la ciudad puede concluirse que no existen mapeos completos del estado de los árboles de la ciudad; en consecuencia muchos ejemplares enfermos sin salvación y otros ya decréditos permanecen en pie y los que se pueden salvar necesitan de un tratamiento adecuado y a tiempo. Hoy en día el arbolado público se encuentra desprotegido, sin políticas adecuadas que lo amparen, sin mantenimiento apropiado, sufriendo podas drásticas e indiscriminadas, con un mal manejo de especies, sin el respeto de una gran parte de la población. Este es un patrimonio colectivo y cultural que todos estamos invitados a conocer para quererlo, disfrutarlo y protegerlo; es nuestro, y nos brinda beneficios a nuestra ciudad y a nuestro medio ambiente.

En este contexto general, el muérdago juega un papel relevante, debido al deterioro que causa sobre estos gigantes. Las imágenes siguientes fueron proporcionadas por Víctor Díaz Coppe y Diana Marchal Valencia quienes han tenido un gran seguimiento del muérdago en la Ciudad de México, las cuales se muestran en los cuadros **1.2**, **1.3**, **1.4**, **1.5** y **1.6**.

---



8 de octubre del 2008



11 de junio del 2009



7 de noviembre del 2010



23 de marzo del 2012

Cuadro 1.2: Alamillos (*Populus tremuloides*) que están en la zona cultural de C.U. El muérdago es *Struthanthus interruptus*.



19 de marzo del 2008



12 de diciembre del 2011



25 de marzo del 2012

Cuadro 1.3: Alamillo de C.U., sobre el circuito Mario de la Cueva. También es *Struthanthus interruptus*.





10 de enero del 2008



22 de noviembre del 2008



25 de marzo del 2012

Cuadro 1.4: Alamillo en el estacionamiento de Investigaciones Jurídicas, al que se le desgajó una rama por el peso del muérdago (*Struthanthus*).



12 de octubre del 2008



4 de abril del 2011



3 de agosto de 2012

Cuadro 1.5: Alamillos en el Circuito Interior, cerca de Chapultepec. Actualmente las puntas de los árboles ya están muertas, y el muérdago (*Struthanthus*) ya está secándose, es visible que varias de las ramas están secas.

---



13 de octubre del 2008



9 de mayo del 2009



25 de enero del 2012

Cuadro 1.6: Nogal emblemático, en la glorieta de los Coyotes, en Coyoacan. La especie del muérdago es *Cladocolea loniceroides*. En la primera foto, se puede observar el árbol con hojas, y las masas de muérdago. En la segunda, que es cuando el nogal pierde la hoja (en invierno), se ven sólo las masas de muérdago. Después de eso lo desmocharon (la Delegación), y en la del 2012 se puede ver cómo tiene nuevamente muérdago, pero el árbol está muy disminuido.

## 1.4. Control del muérdago

La mayoría de las especies de muérdago mejor estudiados se clasifican, por los forestales, como plagas. El foco de investigación ha sido, y es, la búsqueda de maneras de luchar contra estas plagas. Los muérdagos no sólo son plagas, sino que también contribuyen directa e indirectamente a la biodiversidad (Glatzel y Geils, 2008 [13]).

Hay diversos agentes que pueden ayudar a controlar al muérdago como aves, roedores o insectos en México se han registrado especies de insectos que se alimentan de tallos de muérdago enano pero no son considerados efectivos. Existen hongos que destruyen los tallos de los muérdagos, pero la plaga persiste en el interior de las ramas o tallo. Otra posible forma de controlar el muérdago es limitando la fecundación de las flores femeninas, reduciendo la fructificación del muérdago, lo que indica controlar a los polinizadores.

En cuanto al control químico, los mejores resultados se han observado para arbolados jóvenes y de renuevo. Aunque existe un control biológico usando algas diatomeas, pero que ocasionan daños severos por muerte de ramas asperjadas. (Coria et al., 2008 [10])

---

La poda es otra importante herramienta para el control de los muérdagos mediante la eliminación física del parásito. La cual se debe hacer sobre las ramas infectadas. El manual de (CONAFOR, 2007[9]) indica que para aplicar un control es necesario podar todas las ramas con muérdago; sin exceder del 50 % de la copa, pues en este caso el árbol muere; procurando también podar las ramas que puedan presentar una infección. En caso de que el muérdago se encuentre en el tronco, el árbol se debe remover y a su vez realizar una reevaluación del rodal cada dos años para evitar nuevamente una infección por este parásito. Se recomienda que las podas se realicen en otoño-invierno, ya que esto favorece la cicatrización, y de esta manera se reduce el riesgo de la afectación por plagas.

Por otro lado, en estudios realizados en Nueva Zelanda se ha observado una reducción de las densidades de los polinizadores nativos de aves causadas por la introducción de mamíferos carnívoros, así que es probable que se reduzca la densidad de los muérdagos adultos en la siguiente generación (Kelly et al., 2007 [17]), además de una disminución en la poblaciones de muérdago en todo el país, causada por insectos herbívoros llevando al declive la población de los muérdagos. (Sessions, 2001[25])

---

# Muérdago: Poblacional

---

*“Las comunidades de vegetales no son estáticas o están en equilibrio, sino que más bien existe una lucha constante dentro y entre ellas. De esta forma, cualquier equilibrio es perturbado por cambio de factores físicos, cambios introducidos por los animales y/u hongos y luchas entre las plantas”.*

*Naturista botánico considerado fundador de la ecología Eugen Warming (1895)*

---

EN primera instancia para el estudio de la modelación matemática se hará una revisión del modelo Depredador- Presa de forma general sin hacer analogías con el problema a tratar, de ésta manera comprenderá fácilmente el como se debe modelar, partiendo de variaciones del modelo Depredador-Presa, de forma sencilla pero haciendo uso de la información que se tiene con el muérdago

## 2.1. Hechos históricos

Un aporte importante de los modelos matemáticos deterministas al análisis de los sistemas consistentes de varias especies que comparten un mismo medio y el buen entendimiento de sus alcances, lo vio Luwontin, quien consideró que en su época se estaban produciendo grandes transformaciones para la ecología, la que paso de ser una ciencia descriptiva a una ciencia cualitativa, cambio producido por los trabajos de Volterra (Fariña et al., 1997 [11]).

En 1925 el matemático Vito Volterra, quien estaba interesado en ecuaciones diferenciales, tubo una platica con su futuro yerno, el biólogo marino Umberto DÁNcona. DÁNcona realizó registros pesqueros en el mar Adriático durante y después de la Primera Guerra Mundial notando que la proporción -en promedio- de peces depredadores había incrementado y de las presas decrementado. Hecho, en principio, contrario al sentido común. Por ello, consultó a Volterra en búsqueda de una explicación matemática de este hecho. Alfred Lotka habia propuesto las mismas ecuaciones en su libro publicado en 1925. Sin embargo, Lotka y Volterra diseñaron sus modelos no como herramienta de pronóstico cuantitativo, sino que para facilitar la comprensión cualitativa de ecosistemas.

## 2.2. Descripción del modelo clásico de Lotka-Volterra

Los supuestos de modelación son:

1. La especie depredadora se alimenta exclusivamente de la especie presa.
  2. La especie presa se alimenta del medio con recursos ilimitados.
  3. La especie depredadora se alimenta únicamente de la presa.
  4. Ambas poblaciones son homogéneas, es decir, no hay diferenciación de edades y sexos.
  5. La distribución poblacional en el medio, para ambas especies, es homogéneo.
  6. Los encuentros de la especie presa y depredadora son igualmente probables.
-

De los primeros dos supuestos de modelación se sigue que la población de las presas, en ausencia de depredadores, tiene un crecimiento per capita constante  $a > 0$ . Luego, si se denota por  $x(t)$  al tamaño de la población de las presas, se tiene que:

$$\frac{\dot{x}(t)}{x(t)} = a, \quad a > 0$$

o bien que

$$\dot{x}(t) = ax(t)$$

El número de presas en ausencia del depredador crece exponencialmente.

Ahora, tomando en consideración que el depredador se alimenta sólo de la presa en el medio que ambas comparten, resulta natural suponer que la muerte natural de la presa es irrelevante y que es la tasa per capita de muerte es proporcional al tamaño de la población depredadora, con constante de proporcionalidad  $b$ . En consecuencia, la evolución del crecimiento de la población de la presa viene dada por la ecuación:

$$\frac{\dot{x}(t)}{x(t)} = a - by(t)$$

o bien por

$$\dot{x}(t) = x(t)(a - by(t)) \tag{2.1}$$

Con respecto a la población de depredadores en ausencia de las presas, tendrán un decrecimiento per capita constante  $c > 0$ . Si se denota  $y(t)$  al tamaño de la población de los depredadores se tiene que:

$$\frac{\dot{y}(t)}{y(t)} = -c, \quad c > 0$$

o bien que:

$$\dot{y}(t) = -cy(t)$$

---

Lo que significa que el número de depredadores en ausencia de las presas decrece exponencialmente.

Considerando que el depredador se alimenta sólo de la presa en el medio que ambas comparten, resulta natural suponer que la muerte natural de la presa es irrelevante y que es la tasa per capita de crecimiento es proporcional al tamaño de la población depredadora, con constante de proporcionalidad  $d$ . En consecuencia, la evolución del crecimiento de la población del depredador viene dada por la ecuación

$$\frac{\dot{y}(t)}{y(t)} = -c + dy(t)$$

o bien dada por

$$\dot{x}(t) = y(t)(-c + dy(t)) \quad (2.2)$$

Bajo la discusión anterior tenemos un modelo que toma la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= x(t)(a - by(t)) \equiv f(x, y) \\ \dot{y}(t) &= y(t)(-c + dx(t)) \equiv g(x, y) \end{aligned} \quad (2.3)$$

con  $x > 0$ ,  $y > 0$  y los parámetros  $a$ ,  $b$ ,  $c$  y  $d$ , son números reales positivos.

### 2.2.1. Análisis cualitativo del modelo

En ésta sección se analizará el comportamiento geométrico del sistema, empezando por obtener los puntos de equilibrio o constantes del sistema las cuales se obtienen igualando a  $f$  y  $g$  a cero, de donde se obtiene el punto de equilibrio trivial  $P_0 = (0, 0)$  y el no trivial  $P_1 = (x^*, y^*) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)$ .

A continuación se presenta la estabilidad local la cual se lleva a cabo con la linealización alrededor de los puntos de equilibrio.

Para el estudio de la estabilidad de éstos dos estados de equilibrio, se linealiza (2.3), a través de la matriz jacobiana

$$J[f(x, y), g(x, y)]_{(x,y)} = \begin{pmatrix} b\left(\frac{a}{b} - y\right) & -bx \\ dy & \left(x - \frac{c}{d}\right) d \end{pmatrix} \quad (2.4)$$

Al evaluarla en  $P_0 = (0, 0)$ , se tiene:

$$J[f, g]_{(0,0)} = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix} \quad (2.5)$$

De 2.5 se tiene que:

$$\text{tr}J[f, g]_{(0,0)} = a - c$$

y

$$\det J[f, g]_{(0,0)} = -ac < 0$$

Por lo que  $P_0$  es localmete un punto silla.

Haciendo lo mismo para el estado de equilibrio no trivial  $P_1$ , se tiene que:

$$J[f, g]_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{bc}{d} \\ \frac{ad}{b} & 0 \end{pmatrix} \quad (2.6)$$

de donde se sigue que:

$$\text{tr}J[f, g]_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = 0$$

y

$$\det J[f, g]_{\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right)} = ac > 0$$

Consecuentemente los valores propios de (2.6) son:

---

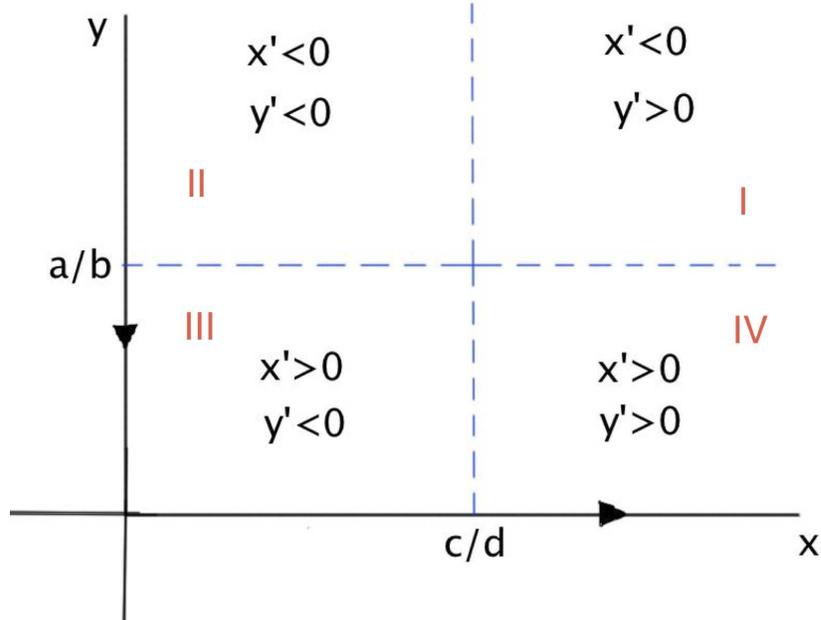


Figura 2.1: Esquema del comportamiento de las derivadas en los subcuadrantes

$$\lambda = \pm i\sqrt{ca}$$

De este análisis local se sugiere que es un centro. En éste caso la parte real de los valores propios es cero. Así que la aproximación lineal no da información sobre la dinámica local en el punto  $P_1$ . Posteriormente se verá, no obstante, que  $P_1$  no sólo es un centro local si no que es un centro global. Véase apéndice (A).

Para describir el espacio fase se trazan las líneas  $y = \frac{a}{b}$ ,  $x = \frac{c}{d}$ , las cuales dividen el primer cuadrante en 4 subcuadrantes, en los que se tienen 4 diferentes comportamientos de  $\dot{x}(t)$  y  $\dot{y}(t)$  como lo demuestra la figura (2.1):

Las trayectorias en los ejes coordenados son como se describen en la figura (2.1); esto es lógico ya que si no hay especies para cazar los depredadores mueren o si no hay depredadores que cazan la población de las presas aumentará.

Se nota que si una trayectoria nace en el subcuadrante I entonces alcanza sucesivamente al los subcuadrantes II, III, IV y I cada uno en tiempos finitos.

Sea  $J = [0, \tau)$  y si considera el ejemplo de una trayectoria  $(x(t), y(t))$  que comience sobre un punto  $0 < \frac{c}{d} < x(0)$  y  $0 < \frac{a}{b} < y(0)$  en el cuadrante I para  $0 \leq t \leq \tau$  entonces se tiene que  $x(t)$  es siempre decreciente y  $y(t)$  siempre creciente. Por otra lado, se tiene que:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt} \ln x(t) &= \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} = a - by(t) \leq -r \\ \frac{d}{dt} \ln y(t) &= \frac{\dot{y}(t)}{y(t)} = cx(t) - d \geq s\end{aligned}$$

De aqui se sigue que:

$$\begin{aligned}\frac{d}{c} &\leq x(t) \leq x(0)e^{-rt} \\ \frac{a}{b} &\geq y(t) \geq y(0)e^{st}\end{aligned}\tag{2.7}$$

De (2.7) notamos que para  $t \in J$ ,  $(x(t), y(t))$  estan confinadas en la siguiente región:

$$\frac{d}{c} \leq x(t) \leq x(0)e^{-rt} \quad \frac{a}{b} \leq y(t) \leq y(0)e^{st}$$

De donde se concluye que para un valor de  $t = \tau$  finito  $x(\tau)$  alcanza la recta  $x = \frac{c}{d}$  con  $y(\tau)$  finito. Y por ser  $\dot{x}(\tau)$  negativa la trayectoria entra al subcuadrante dos. Con el mismo argumento se verifica que la trayectoria entra al subcuadrante II, III, IV y I en tiempos finitos.

Partiendo del hecho de que  $t \in J$ , se sigue que la trayectoria entra en el subcuadrante superior izquierdo, y así sucesivamente, se va de un subcua-

---

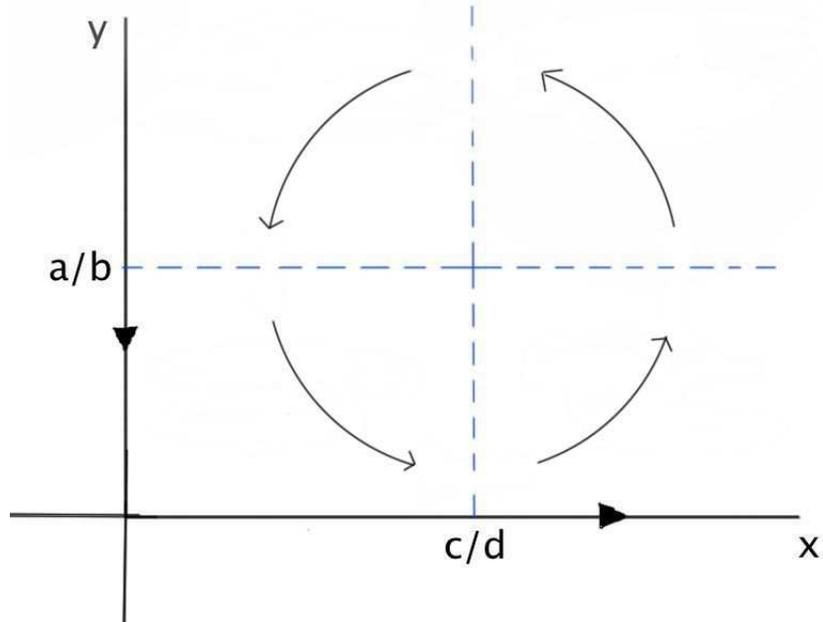


Figura 2.2: Movimientos de las trayectorias entre cuadrantes

drante a otro como lo muestra la figura (2.2):

Después de todo lo anterior, aún no se sabe como son las curvas solución en su espacio de fase.

Con la finalidad de construir una función de Liapunov, (véase apéndice **D**) para el sistema (2.3), se propone como primera integral del sistema una función  $U$  como una suma de dos funciones

$$U(x, y) = F(x) + G(y)$$

Si se calcula la derivada de  $U$  a lo largo de la solución del sistema (2.3), se obtiene

---

$$\dot{U}(x, y) = DU(x, y)(f(x, y)) = \frac{d}{dt}U(x(t), y(t)) = \frac{dF}{dt}x' + \frac{dG}{dt}y'$$

luego entonces:

$$\dot{U}(x, y) = x \frac{dF}{dt}(a - by) + y \frac{dG}{dt}(dx - c)$$

Para que las soluciones de (2.3) vivan en las curvas de nivel de  $U$  se debe cumplir:

$$\frac{d}{dt}U(x(t), y(t)) = 0$$

Al separar las variables  $x$  y  $y$  se tiene que

$$\frac{x \frac{dF}{dx}}{dx - c} = \frac{y \frac{dG}{dy}}{by - a}$$

Como  $x$  y  $y$  son variables independientes la igualdad de arriba es posible si y solo si los dos términos son una constante, poniendo dicha constante igual a 1 se tiene que:

$$\begin{aligned} \frac{dF}{dx} &= d - \frac{c}{x} \\ \frac{dG}{dy} &= b - \frac{a}{y} \end{aligned}$$

---

Integrando encontramos:

$$F(x) = dx - c \ln(x)$$

$$G(x) = by - a \ln(y)$$

Así,  $U$  es de la forma  $U(x, y) = dx - c \log(x) + by - a \log(y)$ , definida para  $x > 0$  y  $y > 0$ .

A partir ésta primera integral  $U$  se buscará una función de Liapunov, por lo que es necesario determinar los puntos críticos de  $U$ . Como

$$\left( \frac{\partial U}{\partial x}, \frac{\partial U}{\partial y} \right) = \left( d - \frac{c}{x}, b - \frac{a}{y} \right)$$

se tiene que el punto crítico de  $U$  es  $P_1 = (x^*, y^*) = \left( \frac{c}{d}, \frac{a}{b} \right)$ .

Para ver que  $P_1$  es un punto de mínimo de  $U$ , es suficiente verificar que la matriz hessiana de  $U$  en  $P_1$  es definida positiva. Como

$$H_U(P_1) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 U}{\partial x^2} & \frac{\partial^2 U}{\partial x \partial y} \\ \frac{\partial^2 U}{\partial x \partial y} & \frac{\partial^2 U}{\partial y^2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{c}{x^2} & 0 \\ 0 & \frac{a}{y^2} \end{pmatrix}$$

se tiene que  $H_U(P_1)$  es definida positiva

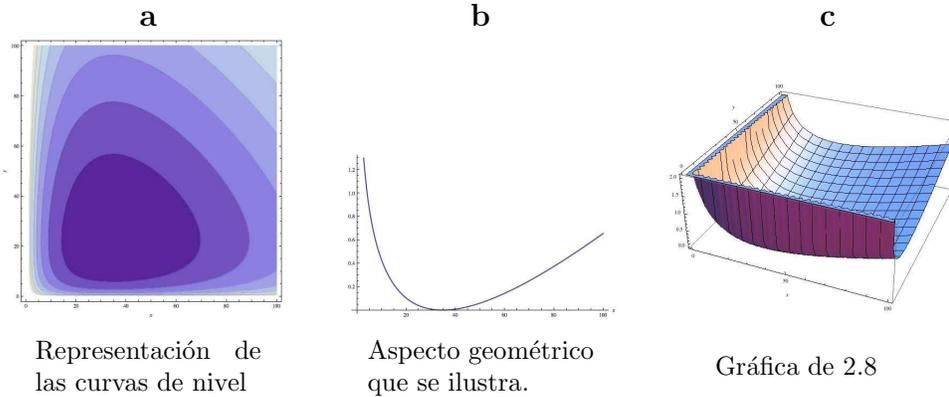
Sea

$$m = U(P_1) = dx^* - c \ln(x^*) + by^* - a \ln(y^*)$$

De esta manera,

$$V(x, y) = U(x, y) - m = \left[ d(x - x^*) - c \ln \frac{x}{x^*} \right] + \left[ b(y - y^*) - a \ln \left( \frac{y}{y^*} \right) \right] \quad (2.8)$$


---



es una primera integral y función de Liapunov en el primer cuadrante para el sistema (2.3). En efecto, observando que la función  $f(x) = d(x - x^*) - c \ln \frac{x}{x^*}$  tiene la forma que se muestra en el cuadro **2.2.1** inciso **b**), por tanto, al considerar las dos funciones sumando de  $V$ , teniendo ambas el mismo aspecto, uno concluye que la gráfica  $V$  es como la ilustrada en el cuadro **2.2.1** inciso **c**).

Es inmediato ver que  $V(x, y) > 0$  para todo  $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$  con  $(x, y) \neq (x^*, y^*)$ , en consecuencia las soluciones del sistema 2.3 son funciones periódicas. Pues la función de Liapunov es constante a lo largo de éstas y las curvas de nivel de la función de Liapunov son curvas cerradas. En conclusión en punto de equilibrio  $P_1$  es un centro global como ya se había mencionado. En el cuadro (**2.2.1**) inciso **a**) se muestra una representación de las trayectorias solución del sistema 2.3

Para un estudio más detallado del modelo de depredador-presa se muestra veáse apéndice **B**.

A continuación se proponen y analizan, algunos modelos en donde se intentará modelar la dinámica del crecimiento poblacional del hospedero y parásito, en donde el parásito es el muérdago y el hospedero son los árboles, el cual se revisa a continuación.

### 2.3. Modelo de Volterra con saturación

Ahora se considera al modelo de Volterra pensando en que la población de hospederos ya no tiene recursos ilimitados, por lo que la hipótesis 2 del modelo clásico se modifica. Esta nueva interpretación es más precisa si se piensa en una zona acotada, donde no es posible tener una población de tamaño ilimitado. En cuanto a la población parásito no hay necesidad de poner una población con recursos limitados porque ésta depende del hospedero. Dada esta discusión obtenemos el modelo siguiente:

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= \beta x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) - \kappa x(t)y(t) \equiv f(x, y) \\ \dot{y}(t) &= y(t)(\gamma x(t) - \mu) \equiv g(x, y)\end{aligned}\tag{2.9}$$

donde  $\beta > 0$  es el crecimiento per cápita de los árboles,  $K > 0$  es la población de saturación de árboles y  $\kappa$  es la interacción de las aves con el muérdago infectando a los árboles,  $\gamma$  es la interacción del ave con el muérdago favoreciendo a la población de muérdago y  $\mu$  es la muerte per capita del muérdago.

#### 2.3.1. Análisis cualitativo

De manera similar que para el modelo clásico, encontramos los puntos de equilibrio los cuales son: el equilibrio trivial  $E_0 = (0, 0)$  y  $E_e = (x_e, y_e) = \left(\frac{\mu}{\gamma}, \frac{\beta}{\kappa} \left(1 - \frac{x_e}{K}\right)\right)$

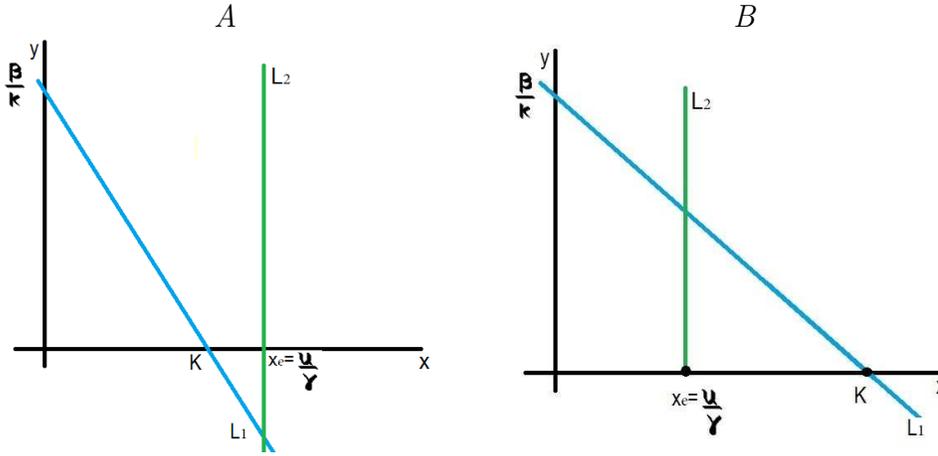
Si se definen las rectas  $L_1$  y  $L_2$  como sigue:

$$L_1 = \{(x, y) | \beta - \frac{\beta}{K}x - \kappa y = 0\} \text{ y } L_2 = \{(x, y) | \gamma x - \mu = 0\}$$

se tiene la siguiente:

**Afirmación 2.3.1** *Si  $\mu > \gamma K$ , es decir, que la muerte del muérdago es suficientemente intensa entonces el muérdago se extingue y  $E_0$  es el único punto de equilibrio.*

---



Cuadro 2.1: Posición de  $L_1$  y  $L_2$  para diferentes valores de los parámetros. A)  $\mu > \gamma K$ . B)  $\mu \leq \gamma K$ .

esto es claro por el cuadro (2.1, A) donde el único punto de equilibrio admisible es  $E_0$ , pues  $E_e$  es inadmisibles.

Si se considera a  $x_e \leq K$  ( $\mu \leq \gamma K$ ) entonces  $E_e$  es admisible y las rectas  $L_1$  y  $L_2$  se presentarán como la cuadro (2.1, B). De ésta manera se tiene a la siguiente:

**Afirmación 2.3.2** Si  $x_e < K$ , es decir,  $\mu < \gamma K$  entonces:

1. El estado de equilibrio trivial es un punto silla.
2. El estado de equilibrio endémico  $E_e$  es global y asintóticamente estable.

**Demostración 2.3.1** Para i) se recurre a linealizar el sistema 2.12 para obtener la aproximación lineal del sistema, alrededor del equilibrio  $E_0$ , la matriz Jacobiana es:

$$J[f(x, y), g(x, y)]_{(x, y)} = \begin{pmatrix} \beta - 2\frac{\beta}{K}x - \kappa y & -\kappa x \\ \gamma y & \gamma x - \mu \end{pmatrix} \quad (2.10)$$

La cual evaluada en  $E_0$ , toma la forma:

$$J[f, g]_{(0,0)} = \begin{pmatrix} \beta & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}$$

De donde es directo ver que el estado de equilibrio trivial  $E_0$  es un punto silla:

Por lo tanto, en una cierta vecindad de  $E_0$ , las trayectorias de (2.9) tienen un comportamiento del tipo hipérbolico ( i.e.,  $E_0$  es un punto silla ).

Si se evaluá en la matriz jacobiana (2.10) en  $E_e$  se tiene:

$$J[f, g]_{(x_e, y_e)} = \begin{pmatrix} -\frac{\beta}{K}x_e & -\kappa x_e \\ \gamma y_e & 0 \end{pmatrix}$$

y como

$$\text{tr} J[f, g]_{(x_e, y_e)} = -\frac{\beta}{K}x_e < 0 \text{ y } \det J[f, g]_{(x_e, y_e)} = \gamma \kappa x_e y_e > 0$$

Se concluye que  $E_e$  es local y asintóticamente estable.

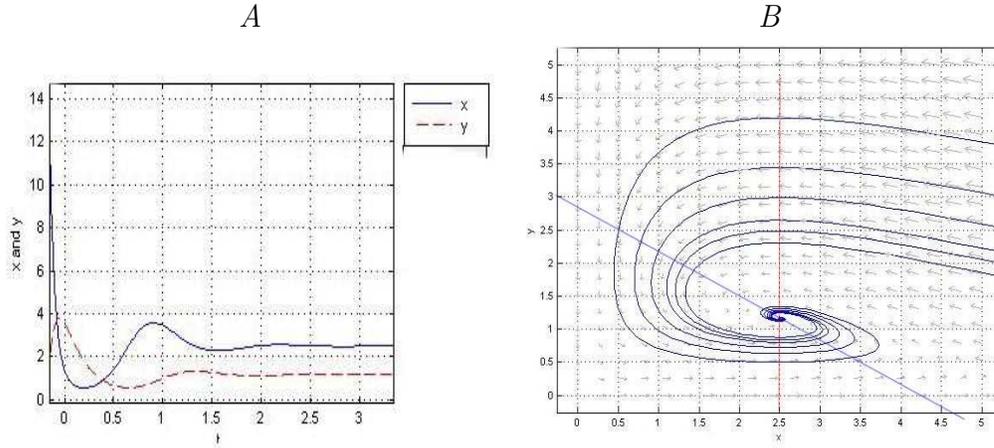
Para probar la estabilidad global del estado de equilibrio no trivial  $E_e$ , considérese la función de Liapunov

$$V(x(t), y(t)) = \gamma \left( 1 - \frac{x_e}{x(t)} \right) \dot{x}(t) + \kappa \left( 1 - \frac{y_e}{y(t)} \right) \dot{y}(t) \quad (2.11)$$

Se nota que la función es la misma que se propuso para el modelo clásico de Volterra y por la misma construcción es claro que  $V(x, y) > 0$  para todo  $(x, y) \in \mathbb{R}_+^2$  con  $(x, y) \neq (x_e, y_e)$ . Falta por probar que  $\dot{V}(x(t), y(t)) \leq 0$

$$\dot{V}(x(t), y(t)) = \gamma \left( 1 - \frac{x_e}{x(t)} \right) \dot{x}(t) + \kappa \left( 1 - \frac{y_e}{y(t)} \right) \dot{y}(t)$$

Sustituyendo el valor de  $x_e$ ,  $y_e$ ,  $\dot{x}(t)$  y  $\dot{y}(t)$ , haciendo el álgebra necesaria se tiene que:



Cuadro 2.2: Dinámica de (2.9): A) Oscilaciones del modelo. B) Espiral estable.

$$\dot{V}(x, y) = - \left( \frac{\gamma\beta(x(t))^2}{K} + \frac{2\mu\beta x(t)}{K} + \frac{\mu^2\beta}{\gamma K} \right) \leq 0$$

Por lo tanto,  $E_e$  es asintóticamente estable.

Se concluye que si las poblaciones de hospederos y parásitos tienen un equilibrio, no trivial entonces las dos poblaciones coexisten en una vecindad de  $E_e$ . Lo cual es muy apegado a la situación real del muérdago, pues por millones de años han coexistido con los árboles.

Pero que sucederá si ahora se considera que los jardineros hacen una poda al árbol, es decir, cortando el haustorio que como ya se mencionó en el capítulo anterior es el nombre de la raíz con la que se adhiere el muérdago al árbol. En la siguiente sección se discute lo dicho.

## 2.4. Modelo de Volterra con saturación y poda

En ésta sección se propone el mismo modelo de la sección anterior pero con la acción de poda, es decir, considerando que hay jardineros que cortan al

parásito para eliminar el muérdago a una tasa constante  $\epsilon$ . De los supuestos ya dados para el modelo (2.9), se sigue que el modelo viene dado por:

$$\dot{x}(t) = \beta x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) - \kappa x(t)y(t) \quad (2.12)$$

$$\dot{y}(t) = y(t)(\gamma x(t) - \mu) - \epsilon$$

### 2.4.1. Análisis cualitativo

Los puntos de equilibrio del sistema (2.12), se obtienen hallando los ceros del sistema algebraico :

$$\beta x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \kappa xy = 0 \quad (2.13)$$

$$(2.14)$$

$$y(\gamma x - \mu) - \epsilon = 0 \quad (2.15)$$

despejando de (2.15) a  $y$ , se obtiene:

$$y = \frac{\epsilon}{\gamma x - \mu} \quad (2.16)$$

y se sustituye en (2.13), se tiene:

$$\beta x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \kappa x \left(\frac{\epsilon}{\gamma x - \mu}\right) = 0$$

o bien

$$\beta x(\gamma x - \mu) \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \kappa \epsilon x = 0$$

Sean  $G(x) = \beta x(\gamma x - \mu) \left(1 - \frac{x}{K}\right) = \beta \gamma x(x - x_e) \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ , donde  $x_e = \frac{\mu}{\gamma}$   
y  $F(x) = \kappa \epsilon x$ .

Para hallar los puntos de equilibrio, considérense varios casos:

**Caso A** :  $x_e < K$ , lo cual es más claro si se ve la figura **2.3**

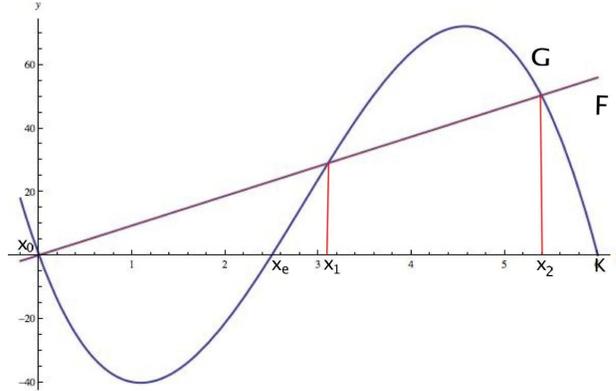


Figura 2.3:  $G(x)$  y  $F(x)$  para el caso  $x_e < K$

De donde se ve que los posibles puntos de equilibrio que son las intersecciones de  $F$  y  $G$ . Claramente, para  $x_0^* = 0$  se tiene que  $y_0^* = -\frac{\epsilon}{\mu} < 0$ . Por lo tanto  $E_0 = (0, -\epsilon/\mu)$  es inadmisibles.

Si  $0 = x_0^* < x_e < x_1^* < x_2^* < K$  entonces  $E_1^* = (x_1^*, y_1^*)$  y  $E_2^* = (x_2^*, y_2^*)$  son admisibles.

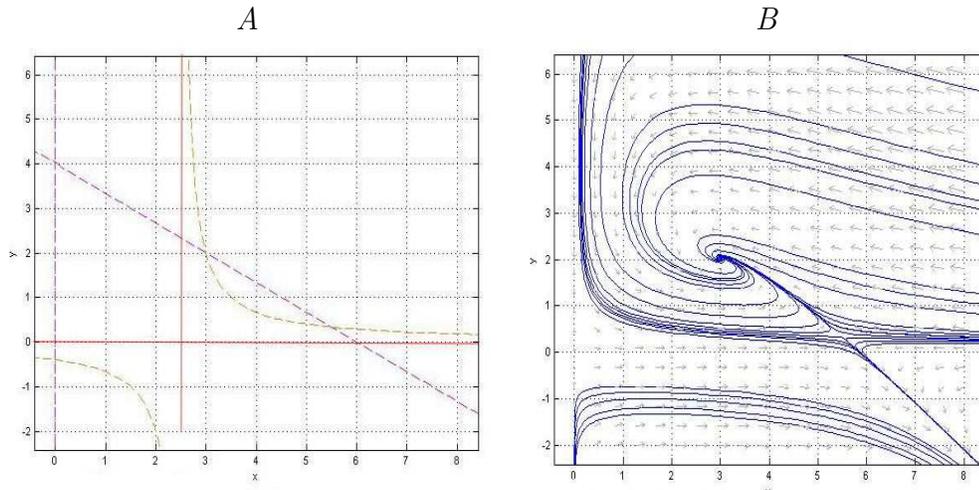
El espacio fases de este caso se muestra en el cuadro **2.4, A**.

**Caso B** :  $x_e = K$ , entonces  $G(x) = \beta\gamma Kx(x - x_e)(K - x) = -\beta\gamma Kx(x - x_e)^2$ , vease figura **2.4**.

De la figura se puede observar que la única intersección de  $F$  y  $G$  es en  $x_0^* = 0$ , luego se tiene  $y_0^* = -\frac{\epsilon}{\mu} < 0$ . Por lo tanto  $E_0$  es inadmisibles.

**Caso C** : Si  $x_e > K$  entonces los posibles puntos de equilibrio son las intersecciones de  $F$  y  $G$ . Por considerar varios subcasos:

- Si  $x_0^* = 0$  entonces  $E_0$  es inadmisibles.
- Si  $0 = x_0^* < K < x_1^* < x_2^* < x_e$  entonces  $E_1^* = (x_1^*, y_1^*)$  y  $E_2^* =$



Cuadro 2.3: Dinámica de (2.12): *A*) Se muestra a (2.16) que es la hipérbola y a la recta  $y = \frac{\beta}{\kappa}(1 - \frac{x}{K})$  y esto para el caso  $x_e < K$ . *B*) Espacios fases .

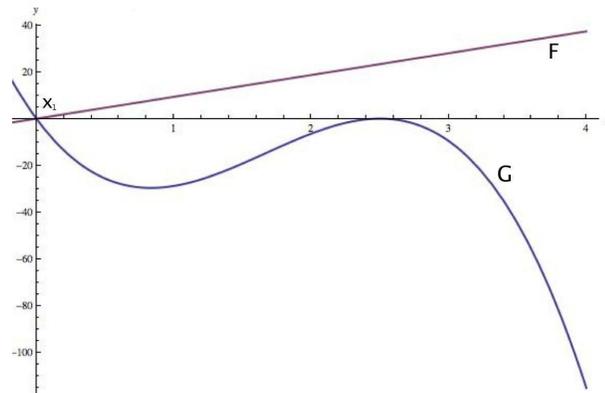


Figura 2.4:  $G(x)$  y  $F(x)$  para el caso  $x_e = K$

$(x_2^*, y_2^*)$  son inadmisibles. Como puede verse (2.16) rescrita como:

$$y = \frac{\epsilon/\gamma}{x - x_e}$$

De lo anterior se tiene:

**Afirmación 2.4.1** *Sea*

$$\epsilon_c = \frac{1}{6} \frac{\beta\gamma}{\kappa K} [K^2 + x_e^2 + (K - x_e)^2]$$

*Si  $0 < \epsilon < \epsilon_c$  entonces  $E_1^*$  es estable y  $E_2^*$  es un punto silla.*

**Afirmación 2.4.2** *Si  $\epsilon > E_\epsilon$  entonces la intersección de las curvas  $G(x)$  y  $F(x)$  se reduce a  $x^* = 0$ . Por lo tanto el sistema (2.12) tiene a  $E^* = \left(0, -\frac{\epsilon}{\gamma x_e}\right)$  como único punto de equilibrio. Lo que además significa que dado un  $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}_+^2$  existe  $t^* > 0$  tal que  $y(t^*) = 0$ , es decir, que el muérdago se extingue.*

Para entender mejor esta afirmación véase el cuadro **2.4, A**.

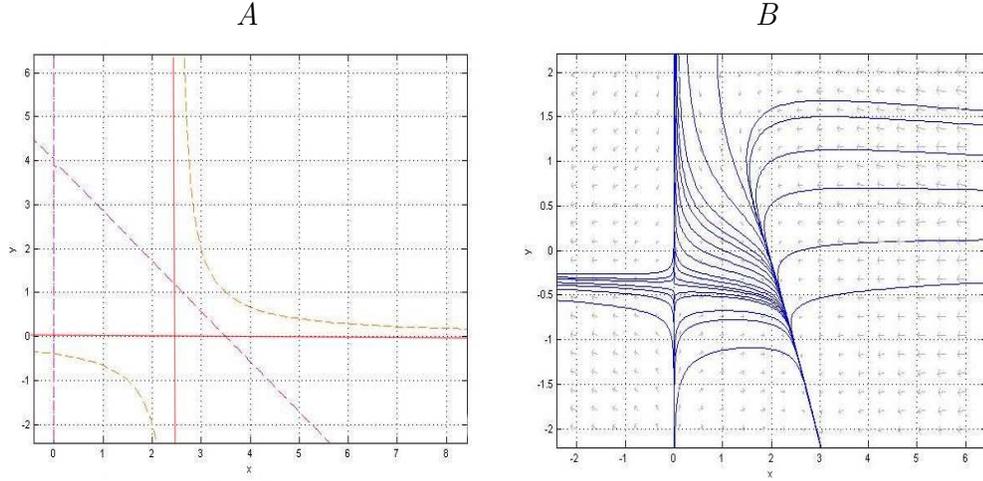
Lo cual es importante para el problema que se tiene, porque es de nuestro interés lograr eliminar al muérdago.

Es natural notar que el modelo (2.12) está más apegado al problema real, aunque la poda sea muy pequeña en la realidad, es claro que si la poda fuera lo suficientemente intensa se lograría la extinción del parásito, lo cual es bastante coherente.

Pero hasta éste momento no hemos considerado a la población de aves o mejor dicho del vector, que como se planteo en el capítulo 1, es parte importante de la expansión del parásito. Es por ello que necesitamos de modelos más complejos que describan la manera más correcta este tipo de interacción.

## 2.5. Modelo epidemiológico con vector

En esta sección se desarrolla un modelo epidemiológico que toma en cuenta al vector. Para el caso que nos ocupa, las aves.



Cuadro 2.4: Dinámica de (2.12): A) Se muestra a (2.16) que es la hipérbola y a la recta  $y = \frac{\beta}{\kappa}(1 - \frac{x}{K})$  y esto para el caso  $x_e = K$ . B) Espacios fases .

Las poblaciones de árboles y aves se dividen en clases de individuos susceptibles e infecciosos. Tenemos así cuatro clases que representan las densidades de árboles susceptibles, es decir, sin muérdago ( $S$ ); árboles infestados con muérdago ( $I$ ); las aves sin haber tenido contacto con el muérdago ( $U$ ); y, las aves que han manipulado muérdago ( $V$ ). Los árboles susceptibles pueden llegar a ser contagiados cuando tienen interacción con una ave que ingirió muérdago. Las aves susceptibles pueden ingerir muérdago en un árbol infestado. El modelo que se propone es el siguiente:

$$\frac{1}{S}\dot{S} = \frac{\beta_S}{S} - \mu_S - \kappa_s V \quad (2.17)$$

$$\frac{1}{I}\dot{I} = \kappa_S \frac{SV}{I} - \mu_I \quad (2.18)$$

$$\frac{1}{U}\dot{U} = \frac{\beta_B}{U} - \mu_B - \kappa_B I \quad (2.19)$$

$$\frac{1}{V}\dot{V} = \kappa_B \frac{IU}{V} - \mu_B \quad (2.20)$$

Donde los supuestos de modelación son muy similares a los supuestos

de la sección 2.2 y el lector curioso puede sin dificultad dilucidar, pensando en poblaciones de árboles y aves que han rebasado ya su tasa de máximo crecimiento (poblaciones con crecimiento desacelerado). Modelo que se puede reescribir como sigue:

$$\dot{S} = \beta_S - \mu_S S - \kappa_S S V \quad (2.21)$$

$$\dot{I} = \kappa_S S V - \mu_I I - \epsilon \quad (2.22)$$

$$\dot{U} = \beta_B - \mu_B U - \kappa_B I U \quad (2.23)$$

$$\dot{V} = \kappa_B I U - \mu_B V \quad (2.24)$$

En la tercera ecuación se ha modificado, agregando el termino  $-\epsilon$ , que representa la poda sobre los árboles con muérdago. Como la vida media esperada  $1/\mu_S$  del árbol sano es mayor que la del árbol infestado  $1/\mu_I$ , es natural suponer que  $\mu_S \leq \mu_I$ . Y como la vida media esperada del árbol es comparativamente más grande que la vida media esperada del ave, se supondrá que  $\mu_I \ll \mu_B$

### 2.5.1. Análisis del modelo

Los puntos de equilibrio del sistema (2.21), se obtienen resolviendo el sistema de ecuaciones algebraicas siguiente:

$$\beta_S - \mu_S S - \kappa_S S V = 0 \quad (2.25)$$

$$\kappa_S S V - \mu_I I - \epsilon = 0 \quad (2.26)$$

$$\beta_B - \mu_B U - \kappa_B I U = 0 \quad (2.27)$$

$$\kappa_B I U - \mu_B V = 0 \quad (2.28)$$

Sumando (2.27) y (2.28), se obtiene

$$\mu_B(U + V) = \beta_B \quad (2.29)$$

y de (2.27) se tiene:

$$U = \frac{\beta_B}{\mu_B + \kappa_B I} \quad (2.30)$$

Sustituyendo (2.30) en (2.28) se tiene que:

$$V = \frac{\beta_B}{\mu_B} \left( \frac{\kappa_B I}{\mu_B + \kappa_B I} \right) \quad (2.31)$$

De (2.25) despejando a  $S$ :

$$S = \frac{\beta_S}{\mu_S + \kappa_S V} \quad (2.32)$$

De (2.32) y (2.31) se tiene:

$$S = \frac{\beta_S \mu_B (\mu_B + \kappa_B I)}{\mu_B \mu_S (\mu_B + \kappa_B I) + \beta_B \kappa_B \kappa_S I} \quad (2.33)$$

Sustituyendo (2.31) y (2.33) en (2.26) se tiene:

$$\begin{aligned} 0 &= \frac{\beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B I}{\mu_S \mu_B (\mu_B + \kappa_B I) + \beta_B \kappa_B \kappa_S I} - \mu_I I - \epsilon \\ &= -\mu_I \kappa_B (\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S) I^2 - (\mu_I \mu_S \mu_B^2 - \beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B \\ &\quad + \epsilon \kappa_B (\mu_S \mu_B + \beta_S \kappa_S)) I - \epsilon \mu_S \mu_B^2 \end{aligned} \quad (2.34)$$

De este modo, hallar los puntos de equilibrio no triviales<sup>1</sup> se reduce a hallar las raíces de la ecuación cuadrática (2.34). La cual se puede reescribir como:

$$aI^2 + b_\epsilon I + c_\epsilon = 0 \quad (2.35)$$

donde

$$\begin{aligned} a &= \mu_I \kappa_B (\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S) \\ b_\epsilon &= \mu_I \mu_S \mu_B^2 + \epsilon \kappa_B (\mu_S \mu_B + \beta_S \kappa_S) - \beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B \\ c_\epsilon &= \epsilon \mu_S \mu_B^2 \end{aligned}$$

Ahora, para que esta ecuación tenga raíces reales es necesario que  $\Delta_\epsilon \geq 0$  ( $\Delta_\epsilon = b_\epsilon^2 - 4ac_\epsilon$ ).

---

<sup>1</sup>El lector puede verificar directamente de (2.30), (2.31) y (2.33), que en ausencia de muérdago (i.e.,  $V \equiv 0$  y  $I \equiv 0$ ), la solución de equilibrio trivial esta dada por  $E_0 = (\beta_S/\mu_S, 0, \beta_B/\mu_B, 0)$ .

---

Para indagar cuándo  $\Delta_\epsilon \geq 0$  es conveniente introducir el número reproductivo básico  $R_0$ , el cual está dado por:

$$R_0 = \frac{\beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_I \mu_B^2} \quad (2.36)$$

el cual representa el número promedio de contagios secundarios.

Escribiendo  $\Delta_\epsilon$  en términos de  $R_0$ :

$$\begin{aligned} \Delta_\epsilon &= b_\epsilon^2 - 4ac_\epsilon \\ &= (\mu_S \mu_I \mu_B^2)^2 \left[ R_0 - \left( 1 + \frac{\epsilon}{\mu_I \mu_B} \left( \kappa_B + \frac{\beta_S \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B} \right) \right) \right]^2 \\ &\quad - 4(\mu_I \mu_B (\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S)) \mu_S \mu_B^2 \epsilon \end{aligned} \quad (2.37)$$

Y observando que  $\Delta_\epsilon > 0$ , para  $\epsilon = 0$ , si se tiene que  $R_0 > 1$ . Se sigue, por continuidad, que  $\Delta_\epsilon > 0$  para  $0 < \epsilon < \epsilon_c$ , para alguna  $\epsilon_c > 0$ , si  $R_0 > 1$ .

Ahora como  $\Delta_\epsilon = 0$  si y sólo si

$$0 \quad (\mu_S \mu_I \mu_B^2)^2 \left[ R_0 - \left( 1 + \frac{\epsilon}{\mu_I \mu_B} \left( \kappa_B + \frac{\beta_S \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B} \right) \right) \right]^2 - 4(\mu_I \mu_B (\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S)) \mu_S \mu_B^2 \epsilon =$$

y haciendo el álgebra necesaria <sup>2</sup> se llega a que

---

<sup>2</sup> $\Delta_\epsilon = 0$  equivale a resolver la ecuación cuadrática

$$(A - \epsilon B)^2 - C\epsilon = 0$$

donde  $A = R_0 - 1$ ,  $B = \frac{1}{\mu_I \mu_B} \left[ \kappa_B + \frac{\beta_S \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B} \right]$  y  $C = 4 \frac{\mu_I \mu_B}{\mu_S} (\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S)$  cuya raíz positiva más pequeña está dada por:

$$\epsilon_c = \frac{2AB + C - \sqrt{C(4AB + C)}}{2B^2}$$


---

$$0 < \epsilon_c = \frac{\mu_I \mu_B (R_0 - 1)}{\kappa_B \left( 1 + \frac{\beta_S \kappa_S}{\mu_S \mu_B} \right)} \quad (2.38)$$

Resumiendo se ha demostrado la siguiente:

**Afirmación 2.5.1** *Si  $R_0 > 1$  entonces  $\Delta_\epsilon > 0$ , para  $0 < \epsilon < \epsilon_c$ , donde  $\epsilon_c$  dado por (2.38).*

El polinomio cuadrático (2.35) tendrá ambas raíces positivas ( $0 < I_1 < I_2$ ), si  $b_\epsilon < 0$ ,  $-b_\epsilon > \sqrt{\Delta_\epsilon}$  y  $\Delta_\epsilon \geq 0$ .

Como

$$0 \leq \Delta_\epsilon = b_\epsilon^2 - 4ac_\epsilon < b_\epsilon^2$$

se sigue que

$$\sqrt{\Delta_\epsilon} < |b_\epsilon|$$

de donde por esta desigualdad y la afirmación anterior, se tiene que se cumple la segunda de las condiciones anteriores para  $0 < \epsilon < \epsilon_c$ .

Ahora, escribiendo a  $b_\epsilon$  en términos de  $R_0$ :

$$b_\epsilon = \mu_I \mu_S \mu_B^2 \left[ R_0 - \left[ 1 + \frac{\epsilon}{\mu_I \mu_B} \left( \kappa_B + \frac{\beta_S \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B} \right) \right] \right] \quad (2.39)$$

se tiene que  $b_\epsilon \leq 0$ , si:

---

y como  $2AB + C - \sqrt{C(4AB + C)} = 2AB$ , se sigue que  $\epsilon_c = A/B$ , que es precisamente la expresión (2.38)

---

$$R_0 \leq 1 + \frac{\epsilon}{\mu_I \mu_B} \left[ \kappa_B + \frac{\beta_S \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B} \right]$$

Es decir, si  $R_0 - 1 \leq \epsilon_c$  donde:

$$\epsilon_c \equiv \frac{\mu_I \mu_B (R_0 - 1)}{\kappa_B \left( 1 + \frac{\beta_S \kappa_S}{\mu_S \mu_B} \right)} \quad (2.40)$$

Nótese que si  $b_\epsilon = 0$  entonces el polinomio tiene raíces imaginarias. Por lo tanto no son admisibles. Lo cual no tiene interés biológico.

Resumiendo, se ha demostrado el siguiente:

**Teorema 2.5.1** *Si  $R_0 > 1$  y se toma a  $\epsilon_c > 0$  como en (2.40) entonces para el modelo de cuatro poblaciones para el muérdago con poda (2.21) tiene dos estados de equilibrio admisibles no triviales  $E_{e1} = (S_1^*, I_1^*, U_1^*, V_1^*)$  y  $E_{e2} = (S_2^*, I_2^*, U_2^*, V_2^*)$  ( $I_1 < I_2$ ) para  $0 < \epsilon < \epsilon_c$*

El corolario directo de este teorema es tan importante como el teorema mismo, el cual -biológicamente- dice cual es la intensidad de la poda ( $\epsilon > \epsilon_c$ ) con el objeto de extinguir al muérdago. Esto en consecuencia inmediatamente del teorema, pues si  $\epsilon \geq \epsilon_c$  entonces los estados de equilibrio  $E_{e1}$  y  $E_{e2}$  no triviales dejan de ser admisibles. Lo que constituye un indicio relevante para conjeturar que existe un  $t_f < \infty$  para el cual el muérdago se extingue.

### 2.5.2. Caso sin poda

Si ahora se considera que no hay poda (i.e.,  $\epsilon = 0$ ) el polinomio (2.35) se reduce a:

$$[\mu_I \mu_B (\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S) I - (\beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B - \mu_I \mu_S \mu_B^2)] I = 0 \quad (2.41)$$

Así se obtienen dos valores reales para  $I$ :

$$I_1^* = 0 \quad (2.42)$$

$$I_2^* = \frac{\mu_S \mu_B (R_0 - 1)}{\mu_S \mu_B + \beta_B \kappa_S} \quad (2.43)$$

Nótese que  $I_2^*$  es admisible si y sólo si  $R_0 > 1$ . Y que  $I_2^* = I_1^*$ , si  $R_0 = 1$

Para  $I_1^* = 0$  se tiene al punto de equilibrio trivial  $E_1^*$ :

$$E_1^* = \left( \frac{\beta_S}{\mu_S}, 0, \frac{\beta_B}{\mu_B}, 0 \right) \quad (2.44)$$

### Estabilidad del estado de equilibrio trivial

Para estudiar la estabilidad local del sistema (2.21), considérese a la matriz Jacobiana asociada a la aproximación lineal de este sistema, evaluada en el estado equilibrio  $E_1^*$ . Esto es, a la matriz:

$$J[E_1^*] = \begin{pmatrix} -\mu_S & 0 & 0 & -\kappa_S \frac{\beta_S}{\mu_S} \\ 0 & -\mu_I & 0 & \kappa_S \frac{\beta_S}{\mu_S} \\ 0 & -\kappa_B \frac{\beta_B}{\mu_B} & -\mu_B & 0 \\ 0 & \kappa_B \frac{\beta_B}{\mu_B} & 0 & -\mu_B \end{pmatrix} \quad (2.45)$$

cuyo polinomio característico:

$$\det[J(E_1^*) - \lambda \mathbb{I}] = \begin{vmatrix} -\mu_S - \lambda & 0 & 0 & -\kappa_S \frac{\beta_S}{\mu_S} \\ 0 & -\mu_I - \lambda & 0 & \kappa_S \frac{\beta_S}{\mu_S} \\ 0 & -\kappa_B \frac{\beta_B}{\mu_B} & -\mu_B - \lambda & 0 \\ 0 & \kappa_B \frac{\beta_B}{\mu_B} & 0 & -\mu_B - \lambda \end{vmatrix} \quad (2.46)$$

resulta ser:

$$p(\lambda) = (\lambda + \mu_S)(\lambda + \mu_B) \left[ (\lambda + \mu_I)(\lambda + \mu_B) - \frac{\beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B} \right] \quad (2.47)$$

Si se define a

$$q(\lambda) = \lambda^2 + (\mu_I + \mu_B)\lambda + \mu_I \mu_B - \frac{\beta_S \beta_B \kappa_S \kappa_B}{\mu_S \mu_B}$$

el cual se puede reescribir como

$$q(\lambda) = \lambda^2 + (\mu_I + \mu_B)\lambda + \mu_I \mu_B (1 - R_0) \quad (2.48)$$

se sigue que  $p(\lambda)$  es *estable*<sup>3</sup> si y sólo si el polinomio  $q(\lambda)$  es *estable*. Y como  $q(\lambda)$  es *estable*<sup>4</sup> si y sólo si  $R_0 < 1$ , se ha demostrado el siguiente:

**Teorema 2.5.2** *Si  $R_0 < 1$  entonces*

- a) *El sistema (2.21) admite como único estado de equilibrio admisible, el estado de equilibrio trivial.*
- b) *El estado de equilibrio trivial del sistema (2.21) es localmente asintóticamente estable.*

Este teorema constituye también un indicio para conjeturar que la estabilidad asintótica del estado de equilibrio trivial es global.

---

<sup>3</sup>Se dice que un polinomio  $p(\lambda)$  es *estable* si y sólo si todas sus raíces tienen parte real negativa.

<sup>4</sup>Es bien sabido que el polinomio cuadrático  $q(\lambda) = \lambda^2 + b\lambda + c$  es *estable* si y sólo si  $b$  y  $c$  son positivas.

---

**Estabilidad del estado de equilibrio no trivial**

Como ya se mencionó antes, si  $R_0 > 1$  entonces el punto de equilibrio  $E_2^*$ , es admisible (i.e.,  $E_2^* \in \text{int}(\mathbb{R}_+^4)$ ).

Y por otro lado, es directo ver que si  $R_0 > 1$  entonces el estado de equilibrio trivial  $E_1^*$  es un punto hiperbólico, como se sigue de (2.48). Así, es natural conjeturar que el estado de equilibrio no trivial es asintóticamente estable. Conjetura muy plausible que está fuera de los alcances de éste trabajo y que se deja para su investigación futura.

---

# Modelado de la dispersión del fruto del muérdago

---

*“No existe victoria ni derrota en el ciclo de la naturaleza:  
existe movimiento”.*

*P. C.*

---

Este capítulo se basa en el artículo de Rongsong Liu, carlos matínez del Rio y Jianhong Wu, el cual lleva por título *Spatiotemporal Variation of Mistletoes: a Dynamic Modeling Approach*, cabe mencionar que el artículo utiliza ecuaciones diferenciales con retardo por lo que fue omitido en ésta tesis.

El objetivo de este capítulo es formular un modelo que describa la dinámica del muérdago en una región que consideraremos aislada, que contiene  $n$  árboles diferentes, es decir, son diferentes en términos de velocidad de establecimiento del muérdago, siendo  $n$  un entero arbitrario, como bien vimos en el capítulo 1 las semillas dispersadas por aves frugívoras juegan un papel muy importante en la vida del muérdago.

## 3.1. Planteamiento del modelo

Consideraremos un entorno compuesto de  $n$  árboles, los cuales serán denotados por  $T_1, \dots, T_n$ , respectivamente. Sobre el cuál se estudiará la proliferación de muérdago.

Al desarrollar el modelo matemático es necesario el estudio de la propagación del muérdago es conveniente considerar varias de sus etapas: inmadurez, madurez, reproductividad y hasta el proceso de la recolecta de sus frutos por parte de las aves lo cual se ilustra en la Figura 3.1. Pero por razones de simplicidad será consideradas sólo dos etapas: la de inmadurez y madurez, además de suponer que sólo los individuos maduros producen frutos.

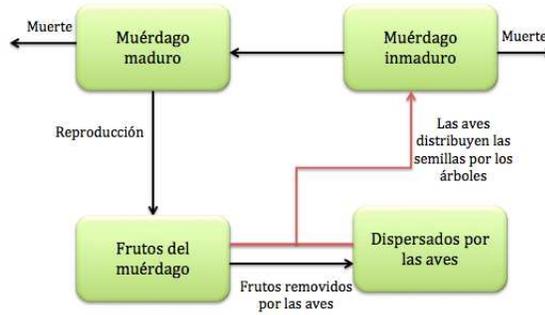


Figura 3.1: El siguiente esquema es el ciclo del muérdago.

Se supondrá que la tasa de mortalidad per cápita es constante y diferente para los muérdagos en diferentes etapas. Dependiendo del tipo de árbol, la tasa per cápita de mortalidad se denotarán por  $d_{mi}$  especimen maduro en el  $i$ -ésimo árbol.

También se denotará por  $M_i(t)$  al número total de muérdagos adultos en un tiempo  $t$  en el  $i$ -ésimo árbol. Y por  $r_i(M_i(t))$  al total de frutos producidos por los muérdagos en el árbol  $i$  - ésimo en el tiempo  $t$ . Así, se tiene que  $r_i : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  es una función continua que satisface:

$$r_i(0) = 0, \quad r_i(M_i) \geq 0 \quad \text{para} \quad M_i \geq 0.$$

La función más sencilla que cumple con estos requerimientos es

$$r_i(M_i) = s_i M_i \tag{3.1}$$

con  $s_i > 0$ . y es la que será considerada en este estudio.

### 3.1.1. Reclutamiento de frutos

Para la descripción de la recolecta de los frutos, usaremos una función tipo Holling II. Como señalamos anteriormente el número total disponible de frutas en el tiempo  $t$  en el  $i$ -ésimo árbol es  $r_i(M_i)$ . Sea  $S_T$  el tiempo que pasa el ave en la búsqueda del fruto cuando está en el árbol y  $a$  la tasa de encuentro por fruto. Sea  $\sigma$  el coeficiente de elección que indica si el ave ingiere o no la fruta después del encuentro. Entonces el número total de frutos que come un pájaro en un árbol es:

$$S_T \cdot a \cdot \sigma \cdot r_i(M_i)$$

Ahora si  $h$  denota la proporción de tiempo de manipulación que el ave pasa sobre el fruto, entonces el tiempo de manipulación total está dado por:

$$h \cdot S_T \cdot a \cdot \sigma \cdot r_i(M_i)$$

Usando la respuesta funcional tipo Holling II (véase apéndice C) se obtiene que la tasa de frutos extraídos, la cuál se define como el número total de frutos removidos por las aves dividido por la cantidad total de tiempo (es decir, tiempo de búsqueda y el tiempo de manipulación combinados), se tiene que la tasa de frutos extraídos está dada por:

$$f_i(M_i) = \frac{S_T a \sigma r_i(M_i)}{S_T + h S_T a \sigma r_i(M_i)} = \frac{a \sigma r_i(M_i)}{1 + h a \sigma r_i(M_i)} \quad (3.2)$$

En consecuencia en el tiempo  $t$  el número de frutos removidos del  $i$ -ésimo árbol es  $f_i(M_i) x B_i$  donde  $B_i$  es el número total de aves en el  $i$ -ésimo árbol que se describirá con más detalle en la siguiente sección. Así el número total de frutos retirados del muérdago con el fin de germinar es:

$$\sum_{i=1}^n f_i(M_i) B_i$$

### 3.1.2. Preferencia de las aves o dispersión uniforme

Ahora procedemos a modelar la dispersión de las semillas que excretan las aves después de comer los frutos, que a la vez se adhieren a las ramas de los árboles. En este estudio, nos concentraremos en el muérdago extendido a una escala local, en un entorno aislado y se supondrá que las aves no tienen

---

preferencia especial por determinado árbol después de haber comido fruta de uno de ellos, como ya se mencionó anteriormente. Esto es, se supondrá la preferencia de las aves por los árboles infectados. Aún cuando esto realmente no sabe.

Por lo tanto, se comienza en un caso general donde el número total de aves en el medio ambiente es una constante  $\mathbf{B}$  fija, pero con una distribución  $(B_1, \dots, B_n)$ , donde  $B_i$  denota la cantidad de aves que visita al  $i$ -ésimo árbol, en un momento dado. Esta distribución no tiene por que ser uniforme, pero bien puede variar con el tiempo, con esto se refiere a que en un cierto árbol un ave puede permanecer un cierto tiempo y en otro quizás menos, igual o más tiempo, por lo que en el tiempo no necesariamente es uniforme.

Nótese que  $B = \sum_{i=1}^n B_i$  para toda  $t \geq 0$ .

La dependencia del tiempo  $B_i$  se debe a la dependencia temporal de las poblaciones de aves en los diferentes árboles. En este estudio, nos centraremos en dos casos especiales:

- **[BP1]**: Las aves que se distribuyen uniformemente entre estos  $n$  árboles, en este caso tenemos:

$$B_i := B_i(M_1, \dots, M_i) = \frac{B}{n + w} \quad i \in 1, \dots, n \quad (3.3)$$

La constante  $w$  cuantifica la observación de aves posadas en otras características del entorno que son irrelevantes a la dinámica de infección del muérdago.

- **[BP2]**: Las aves tienden a visitar a los árboles que están parasitados, en este caso tenemos que:

$$B_i := B_i(M_1, \dots, M_n) = B \frac{r_i(M_i)}{\sum_{j=1}^n r_j(M_j) + w} \quad (3.4)$$

de nuevo, la constante  $w$  se utiliza para reflejar el hecho de que las aves se detienen en otros árboles y estructuras irrelevantes para el procedimiento dinámico del muérdago.

---

### 3.1.3. Emergencia de plántulas y maduración

De la discusión anterior, se obtiene que la cantidad total de semillas manipuladas (incluyendo las comidas) en todo el entorno está dada por:

$$S = \sum_{i=1}^n f_i(M_i(t))B_i(t) \quad (3.5)$$

y que la cantidad total de semillas que con éxito germinan en el  $i$ -ésimo árbol está dada por:

$$\alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n f_j(M_j(t))B_j(t) \quad (3.6)$$

donde  $\alpha_i$  es la tasa de posibilidades de que una semilla se fije con éxito en el  $i$ -ésimo árbol.

Por lo tanto, el modelo para la dinámica del muérdago es la siguiente:

$$\frac{dM_i(t)}{dt} = b_i(M_1(t), \dots, M_n(t)) - d_{mi}M_i \quad \text{para } t > 0 \quad (3.7)$$

$$M_i(t) = M_{i0}(t), \quad i = 1, 2, \dots, n$$

donde  $M_{i0}(t)$  representa la condición inicial y

$$b_i(M_1, \dots, M_n) = \alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n f_j(M_j(t))B_j(M_1, \dots, M_n)$$

Los términos del modelo pueden ser interpretados biológicamente. Ya que se tienen el total de muérdagos que sobreviven en el  $i$ -ésimo árbol menos los que mueren. Además, los muérdagos que mueren se cuantifican por el  $d_{mi}$  en el  $i$ -ésimo árbol.

Las definiciones de los parámetros se cuantifican en la siguiente tabla:

Cuadro 3.1: Definición de los parámetros y datos para la simulación, donde los subíndices  $i$  se refiere al  $i$ -ésimo árbol. Los valores se encuentran en (Aukema, 2002 [1]) y (Aukema, 2003 [2])

Tabla de valores de los parámetros		
Parámetro	Definición	Valor
$n$	Número de árboles aislados en el parche	variable
$d_{mi}$	tasa de mortalidad de los muérdagos adultos	$1/(365 * 10)$
$a$	tasa de encuentros de frutos con aves	0.01
$h$	tiempo de manejo del frutos	0.01
$\sigma$	indican si se ingieren o no los frutos	$i?$
$s_i$	tasa de reproducción de los muérdagos adultos	variable
$\alpha_i$	tasa de establecimiento en el $i$ -ésimo árbol	variable
$B$	Número total de aves en el medio ambiente	variable
$w$	Aves posadas en lugares irrelevantes	variable

### 3.2. Dinámica local

Para describir la dinámica local, en términos del número reproductivo básico. Primero pasemos a hallar los puntos de equilibrio del modelo (3.7); esto es, a resolver el sistema de ecuaciones algebraicas:

$$\alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n f_j(M_j^*) B_j(M_1^*, \dots, M_n^*) - d_{mi} M_i^* = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (3.8)$$

Es inmediato ver que el sistema tiene como solución al estado de equilibrio trivial  $E_0 = (0, 0, \dots, 0) \in \mathbb{R}^n$ .

Para determinar los estados de equilibrio no triviales, conviene reescribir al sistema (3.8) como sigue

$$M_i^* = \frac{\alpha_i}{n d_{mi}} \sum_{j=1}^n f_j(M_j^*) B_j(M_1^*, \dots, M_n^*), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3.9)$$

de donde se tiene que determinar los estados de equilibrio no triviales corresponde a mostrar que el conjunto de puntos fijos de este sistema con  $M_j$  no todos nulos y diferente del vacío.

Pero observando que el valor de la suma que aparece en el lado derecho de la ecuación (3.9) anterior es igual para toda  $i$ , se tiene que

$$\frac{d_{mi}M_i^*}{\alpha_i} = \frac{d_{m1}M_1^*}{\alpha_1}, \quad i = 2, 3, \dots, n$$

Ahora, si se denota

$$p_i = d_{mi}^{-1}\alpha_i \quad (3.10)$$

se tiene que

$$M_i^* = p_i p_1^{-1} M_1^*, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3.11)$$

Multiplicando la ecuación (3.8) por  $d_{mi}^{-1}$  se tiene que

$$\alpha_i d_{mi}^{-1} \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n f_j(M_j^*) B_j(M_1^*, \dots, M_n^*) - M_i^* = 0$$

Luego, sustituyendo la ecuación (3.11) en la ecuación anterior, se obtiene que

$$p_1 \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n f_j(p_j p_1^{-1} M_1^*) B_j(p_1 p_1^{-1} M_1^*, \dots, p_n p_1^{-1} M_1^*) - M_1^* = 0 \quad (3.12)$$

que es una ecuación algebraica escalar para determinar a  $M_1^*$ , la primera componente de un estado de equilibrio  $E^*$ , en términos de la cuál, usando (3.11), se determinan todas las demás componentes de  $E^*$ . La relación (3.11) describe la distribución espacial en el estado de equilibrio  $E^*$  determinado.

Nótese que la distribución espacial esta completamente determinada por parámetros específicos  $p_i$  con  $1 \leq i \leq n$ .

---

### 3.2.1. Caso I: aves con distribución uniforme

Si se supone que las aves se distribuyen uniformemente por todos los árboles, entonces se obtiene

$$B_i(M_1, \dots, M_n) = \frac{B}{n+w} \quad \text{para cada } i \in \{1, \dots, n\}. \quad (3.13)$$

Así el modelo toma la siguiente forma:

$$\frac{dM_i(t)}{dt} = \alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j M_j(t)}{1 + ha\sigma s_j M_j(t)} \frac{B}{n+w} - d_{mi} M_i(t) \quad (3.14)$$

Para el estudio geométrico de las soluciones del modelo se describe en términos del número reproductivo básico dado por :

$$R_u = \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1} \quad (3.15)$$

**Teorema 3.2.1** *Si  $R_u < 1$  entonces el estado de equilibrio trivial  $E_0 = (0, 0, \dots, 0)$  es el único equilibrio en  $\mathbb{R}_+^n$  y es localmente asintóticamente estable.*

*Si  $R_u > 1$  entonces  $E_0$  es inestable y existe un único estado de equilibrio no trivial en el interior de  $\mathbb{R}_+^n$   $E_+ = (M_1^+, M_2^+, \dots, M_n^+)$ , donde  $M_i^+ = p_i p_1^{-1} M_1^+$  para  $i = 1, \dots, n$ , siendo  $M_1^+$  la intersección de la curva positiva*

$$f(M_1^*) := p_1 \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^*}{1 + ha\sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^*} \quad (3.16)$$

*con la línea recta  $y = M_1^*$ . Más aún es localmente asintóticamente estable.*

Veasé el comportamiento geométrico del teorema (3.2.1) en la figura (3.2)

De ésto se tienen las siguientes observaciones:

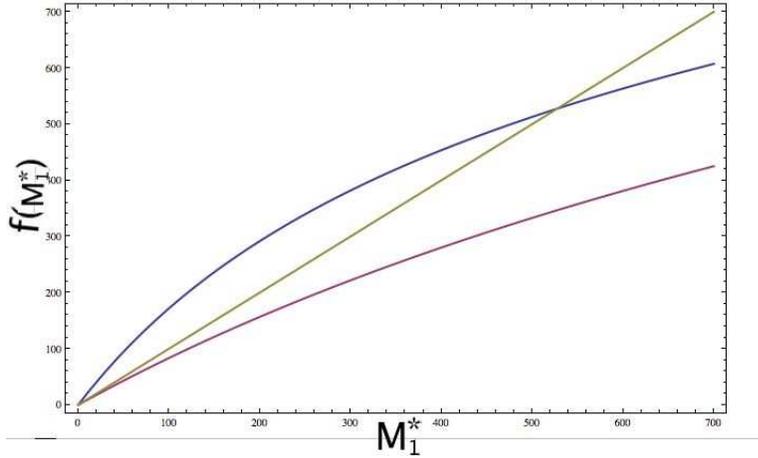
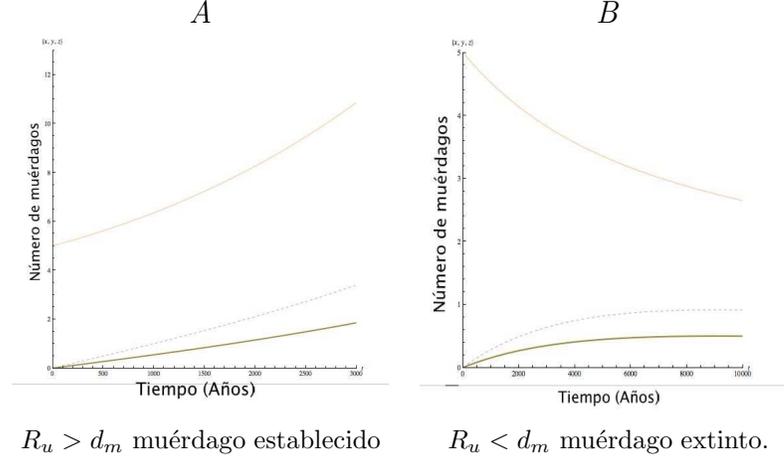


Figura 3.2: En la gráfica se ilustra el resultado del teorema (3.2.1). Si  $R_u < 1$ , la curva  $f(M_1^*)$  y la recta  $y = M_1^*$  tienen una intersección positiva en  $\mathbb{R}_+^n$ ; si  $R_u > 1$ , la curva  $f(M_1^*)$  y la línea recta  $y = M_1^*$  tienen una única intersección positiva en  $\mathbb{R}_+^n$ .

**Observación 3.2.1**  $R_u$  es el número reproductivo básico que indica si los muérdagos pueden persistir en este entorno que se compone por árboles  $n$ .  $\alpha_i$  es la tasa de supervivencia desde el establecimiento hasta la edad adulta. La  $R_u$  representa la producción neta de una sola semilla en todo el entorno que consta de los  $n$  árboles. Si  $R_u < 1$ , los muérdagos no puede persistir mientras que si  $R_u > 1$ , los muérdagos persisten y llegar a un equilibrio dada por (3.16).

**Observación 3.2.2** Se han realizado algunas simulaciones numéricas para reforzar e ilustrar el resultado teórico anterior. En las simulaciones, suponemos que hay 3 árboles en un entorno aislado. Se fijan los parámetros excepto la tasa de  $\alpha_i$  establecimiento y la tasa de producción  $s_i$ ,  $i = 1, 2, 3$ . Los valores de los parámetros se dan en la tabla (3.1). En la figura (3.2, A), se asume que las tasas de establecimiento son 0,0028, 0,0011, y 0,0006, respectivamente, las tasas de reproducción son 30, 10, y 3, respectivamente. En este caso, se puede calcular que  $R_u > 1$  y los muérdagos van a establecerse en este ámbito. Debido a los diferentes valores de establecimiento y tasas de reproducción, el número de muérdagos en los tres árboles son diferentes. En el primer árbol tiene el mayor número de muérdagos con 5 matas. En la figura (3.2, B), disminuye la tasa de reproducción en el primer árbol con  $s_1 = 10$ ,



Cuadro 3.2: Número de muérdagos en los tres árboles. Donde se asumió que las aves se distribuyen uniformemente en el medio.

*manteniendo todos los demás parámetros sin cambios desde los valores utilizados para la figura. (3.2, A3). En virtud de este conjunto de parámetros,  $R_u < dm$  y los muérdagos tienden a morir en esta área.*

**Demostración 3.2.1** *Primero sustituimos (3.2) y  $B_j$  definida en (3.13) en (3.12), se tiene que:*

$$p_1 \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^*}{1 + ha\sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^*} \frac{B}{n + w} - M_1^* = 0 \quad (3.17)$$

*Se observa que los puntos de equilibrio se encuentran sobre la intersección de la curva  $y = f(M_1^*)$  definida en (3.16) con la recta  $y = M_1^*$ . Claramente el origen siempre es un elemento de esta intersección.*

*Y como se tiene que*

$$f'(M_1^*) = p_1 \frac{1}{n} \frac{B}{n + w} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j p_j p_1^{-1}}{[1 + ha\sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^*]^2}$$

se sigue que la función  $f(M_1^*)$  es monótonamente creciente. Más aún, que es concava hacia abajo, pues

$$f''(M_1^*) = -p_1 \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n \frac{(a\sigma s_j p_j p_1^{-1})^2 h}{1 + ha\sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^*} < 0$$

Nótese que  $f'(0)$  es precisamente  $R_u$ . Pues:

$$f'(0) = \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1} = R_u$$

Sea  $M^* = (M_1^*, \dots, M_n^*)$  un estado de equilibrio de (3.14) dado, la linealización de este modelo en  $M^*$  está dada por:

$$\frac{dM_i(t)}{dt} = \alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j}{[1 + ha\sigma s_j M_j^*]^2} \frac{B}{n+w} M_j(t) - d_{mi} M_i(t) \quad (3.18)$$

Luego, si se toma  $M_i(t) = X_i(t) \alpha_i d_{mi}^{-1}$ , entonces se tiene que:

$$\frac{dM_i(t)}{dt} = d_{mi}^{-1} \alpha_i \frac{dX_i(t)}{dt} = \alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_j M_j^*]^2} \frac{B}{n+w} X_j(t) - \alpha_i X_i(t)$$

O sea que:

$$\frac{dX_i(t)}{dt} = d_{mi} \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_j M_j^*]^2} \frac{B}{n+w} X_j(t) - d_{mi} X_i(t) \quad (3.19)$$

Como la estabilidad de (3.19) está determinada por los valores propios de su matriz coeficiente  $\mathbb{A} = [a_{ij}] \in \mathbb{R}^{n \times n}$ , cuyas entradas vienen dadas por

---

$$a_{ii} = d_{mi} \frac{1}{n} \frac{a\sigma s_i \alpha_i d_{mi}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_i M_i^*]^2} \frac{B}{n+w} - d_{mi} \quad \text{para } j = i$$

y por

$$a_{ij} = d_{mi} \frac{1}{n} \frac{a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_j M_j^*]^2} \frac{B}{n+w} \quad \text{para } j \neq i$$

Aplicando el teorema de Gershgorin que dice:

**Teorema 3.2.2** El conjunto de los valores propios de matriz  $\mathbb{A}$  de  $n \times n$  está contenido en la unión de los siguientes  $n$  discos,  $D_i$  en el plano complejo:

$$D_i = \{ \lambda \in \mathbb{C} : |\lambda - a_{ii}| \leq \sum_{j=1, j \neq i}^n |a_{ij}| \} \quad 1 \leq i \leq n \quad (3.20)$$

Se tiene que:

$$|Re(\lambda) + d_{mi} - d_{mi} \frac{1}{n} \frac{a\sigma s_i \alpha_i d_{mi}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_i M_i^*]^2} \frac{B}{n+w}| \leq \sum_{j=1, j \neq i}^n |d_{mi} \frac{1}{n} \frac{a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_j M_j^*]^2} \frac{B}{n+w}|$$

O bien que

$$Re(\lambda) \leq -d_{mi} + d_{mi} \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1}}{[1 + ha\sigma s_j M_j^*]^2} \frac{B}{n+w} \quad (3.21)$$

Para el caso del estado de equilibrio trivial  $E_0$ , donde  $M_j^* = 0$  para  $1 \leq j \leq n$ , se obtiene que:

$$\begin{aligned} Re(\lambda) &\leq -d_{mi} \left[ 1 - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n a\sigma s_j \alpha_j d_{mj}^{-1} \frac{B}{n+w} \right] \\ &= -d_{mi} [1 - R_u] \quad 1 \leq i \leq n \end{aligned}$$

De donde se sigue que, si  $R_u < 1$ , entonces  $Re(\lambda) < 0$  para todo  $\lambda$  autovalor de  $\mathbb{A}$ . Y por lo tanto, el estado de equilibrio trivial  $E_0$  es localmente asintóticamente estable.

Para el caso  $R_u > 1$ , considérese el equilibrio no trivial  $E_+$ , el cuál se obtiene de las relaciones  $M_j^+ = p_j p_1^{-1} M_1^+$  para  $1 \leq j \leq n$ , y a  $M_1^+$  de la intersección de la curva cóncava hacia abajo  $f(M_1^*)$  dada en (3.16) con la línea recta  $y = M_1^*$ . Consecuentemente, en la intersección positiva  $M_1^+$ , como la pendiente de la recta  $y = M_1^*$  es igual a 1, necesariamente se tiene que  $f'(M_1^*) < 1$ . Esto es, que

$$f'(M_1^*) = p_1 \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n \frac{a \sigma s_j p_j p_1^{-1}}{[1 + h a \sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^+]^2} < 1$$

O bien que

$$f'(M_1^*) = \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n \frac{a \sigma s_j p_j}{[1 + h a \sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^+]^2} < 1$$

De la desigualdad (3.21), evaluada en  $E_+$ , y la desigualdad anterior, se obtiene que

$$Re(\lambda) \leq -d_{mi} \left[ 1 - \frac{1}{n} \frac{B}{n+w} \sum_{j=1}^n \frac{a \sigma s_j p_j}{[1 + h a \sigma s_j p_j p_1^{-1} M_1^+]^2} \right] < 0$$

Por tanto, si  $R_u > 1$  entonces existe un único estado de equilibrio no trivial  $E_+$ , el cuál es localmente asintóticamente estable.

En el artículo se llega a demostrar no sólo estabilidad local si no hasta estabilidad global, el resultado se logra haciendo uso de la teoría de semiflujos monótonos, dicho resultado ya no se llegó a revisar.

### 3.2.2. Caso 2. Aves con preferencia de frutos

Este caso es el [BP2], las aves tienden a visitar a los árboles que están fuertemente parasitados. Se tiene el modelo

$$\frac{dM_i(t)}{dt} = \alpha_i \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j M_j(t)}{1 + ha\sigma s_j M_j(t)} B \frac{s_j M_j(t)}{\sum_{k=1}^n s_k M_k(t) + w} M_j(t) - d_{mi} M_i(t) \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3.22)$$

se considera el caso donde  $d_{mi} = d_m$  para  $1 \leq i \leq n$ . Bajo éste supuesto se tiene:

$$\frac{dM_i(t)}{dt} + d_m M_i(t) = (\alpha_i)(\alpha_j)^{-1} \left[ \frac{dM_j}{dt} + d_m M_j(t) \right] \quad 1 \leq i, j \leq n \quad (3.23)$$

o equivalentemente

$$\frac{d}{dt} [e^{d_m t} M_i(t)] = (\alpha_i)(\alpha_j)^{-1} \frac{d}{dt} [e^{d_m t} M_j(t)] \quad 1 \leq i, j \leq n$$

Ahora se tiene

$$e^{d_m t} M_i(t) - M_i(0) = (\alpha_i)(\alpha_j)^{-1} [e^{d_m t} M_j(t) - M_j(0)]$$

que implica

$$M_i(t) = (\alpha_i)(\alpha_j)^{-1} M_j(t) + e^{-d_m t} [M_i(0) - (\alpha_i)(\alpha_j)^{-1} M_j(0)]$$

En particular

$$M_i(t) - \alpha_i(\alpha_1)^{-1} M_1(t) \longrightarrow 0 \quad t \longrightarrow \infty, \quad 1 \leq i, j \leq n$$

es decir,

$$M_i \approx \alpha_i^{-1} \alpha_i M_1$$

Por el resultado de (Mischaikow et al, 1995 [20]) el sistema (3.22) esta determinada por la siguiente ecuación escalar para  $M_1(t)$ :

$$\frac{d}{dt}(x(t)) = -d_m x(t) + \alpha_1 \frac{B}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma s_j q_j x(t)}{1 + ha\sigma s_j q_j x(t)} \frac{s_j q_j x(t)}{\sum_{k=1}^n s_k q_k x(t) + w} \quad (3.24)$$

con

$$q_j = \alpha_j (\alpha_1)^{-1} \quad 1 \leq j \leq n$$

Es claro que  $x^* = 0$  es un equilibrio de (3.24). Si las soluciones positivas existen están dadas por:

$$G(x) := \alpha_1 \frac{B}{n} \sum_{j=1}^n \frac{a\sigma (s_j q_j)^2}{1 + ha\sigma s_j q_j x [\sum_{k=1}^n s_k q_k x + w]} = d_m \quad (3.25)$$

Notamos que  $G(0) = G(\infty) = 0$  y

$$G'(x) = \alpha_1 \frac{B}{n} \frac{1}{[\sum_{k=1}^n s_k q_k x + w]^2} \sum_{j=1}^n (s_j q_j)^2 \left[ \frac{w - ha\sigma (\sum_{k=1}^n s_k q_k x^2)}{(1 + ha\sigma s_j q_j x)^2} \right]$$

con

$$H(x) = \sum_{j=1}^n (s_j q_j)^2 \left[ \frac{w - ha\sigma (\sum_{k=1}^n s_k q_k x^2)}{(1 + ha\sigma s_j q_j x)^2} \right] \quad (3.26)$$

calculamos su derivada se tiene que:

$$H' = -2 \sum_{j=1}^n \frac{(s_j q_j)^3 ha\sigma ((\sum_{k=1}^n s_k q_k) s_j q_j x + w)}{(1 + ha\sigma s_j q_j x)^3} < 0$$


---

Por lo tanto  $H$  es una función decreciente con  $H(0) > 0 > H(\infty)$ . En consecuencia existe un  $x_c$  tal que  $H(x_c) = 0$  entonces tenemos:

$H(x) > 0$  para  $0 < x < x_c$  y  $H(x) < 0$  para  $x > x_c$ . Esto implica que  $G(x)$  es creciente para  $(0, x_c)$  y decreciente para  $(x_c, \infty)$ .

También  $G(x)$  alcanza su máximo en  $x = x_c$ . Esto implica que si  $d_m > G(x_c)$ , (3.25) no tiene soluciones positivas, pero si  $d_m < G(x_c)$ , (3.25) tiene dos soluciones positivas, denotadas por  $M_{11}^+$  y  $M_{12}^+$  con

$$M_{11}^+ < x_c < M_{12}^+$$

Si  $d_m = G(x_c)$  es un punto crítico donde (3.25) tiene un doble cero sobre  $x_c$ . En concreto se ha demostrado que (3.24) tiene un único equilibrio  $x = 0$  cuando  $d_m > G(x_c)$  y tiene tres equilibrios cuando  $0 < M_{11}^+ < M_{12}^+$  si  $d_m < G(x_c)$ .

Para describir la estabilidad de estos equilibrios, notamos que si  $d_m < G(x_c)$  entonces

$$G'(M_{11}^+) > 0 > G'(M_{12}^+). \quad (3.27)$$

La ecuación (3.24) la escribimos como:

$$\frac{d}{dt}x(t) = -d_m x(t) + x(t)G(x(t))$$

Linelizando (3.24) sobre un equilibrio  $x^*$  dado tenemos que:

$$\frac{d}{dt}x(t) = -d_m x(t) + G(x^*) + x^* G'(x^*)x(t) \quad (3.28)$$

Si  $x^* = 0$ , tenemos que  $G(x^*) = 0$  y por tanto (3.28) se convierte en:

$$\frac{d}{dt}x(t) = -d_m x(t)$$

Por lo tanto  $x^* = 0$  es siempre asintóticamente estable.

Si  $x^* > 0$  tenemos que  $G(x^*) = d_m$  y por lo tanto (3.28) viene dado por:

$$\frac{d}{dt}x(t) = -d_m x(t) + d_m x(t) + x^* G'(x^*) x(t) = x^* G'(x^*) x(t)$$

Haciendo uso de la desigualdad (3.27) tenemos que si  $d_m < G(x_c)$ :

Si  $M_{11}^+$  tenemos  $\frac{d}{dt}x(t) = x^* G'(M_{11}^+) x(t)$  por lo tanto  $M_{11}^+$  es inestable.

Si  $M_{12}^+$  tenemos  $\frac{d}{dt}x(t) = -x^* G'(M_{12}^+) x(t)$  por lo tanto  $M_{12}^+$  es localmente asintóticamente estable.

En el artículo (Rongsong L., 2011 [23]), usa nuevamente teoría de semi-flujos monótonos para poder probar que tiene un atractor global.

Resumiendo la discusión anterior tenemos el siguiente teorema:

**Teorema 3.2.3** *Sea  $G(x)$  definida como en (3.25) y sea  $x_c$  el único cero de  $H(x)$  dado por (3.26). Entonces se tiene:*

1. *Si  $d_m > G(x_c)$ , el modelo (3.22) tiene un único equilibrio no negativo  $M^* = 0$  que es localmente asintóticamente estable.*
2. *Si  $d_m < G(x_c)$  el modelo (3.22) tiene tres equilibrios no negativos  $M^0 < M_1^+ < M_2^+$  con  $M_0 = (0, 0, \dots, 0)$ ,  $M_1^+ = (M_{11}^+, M_{21}^+, \dots, M_{n1}^+)$  y  $M_2^+ = (M_{12}^+, M_{22}^+, \dots, M_{n2}^+)$  tal que  $M_{jh}^+ = (\alpha_j)(\alpha_1)^{-1} M_{1h}^+$  para  $1 \leq j \leq n$ ,  $h = 1, 2$ . Los equilibrios  $M^0$  y  $M_2^+$  son localmente asintóticamente estables y  $M_1^+$  es inestable. Las soluciones de (3.22) con condiciones iniciales en  $\mathbb{R}_+^n$  son generalmente convergentes a  $M^0$  o  $M_2^+$ .*

La figura (3.3) se ilustra la gráfica del resultado del Teorema (3.2.3).

**Observación 3.2.3** *En la figura (3.3) Muestra algunos resultados de simulación numérica para un entorno de tres árboles donde las aves tienen su preferencia por los árboles infectados. Se observa una situación en donde si los muérdagos se establecen (véase la figura 3.3, A) o morir (véase la figura 3.3, B) que depende de las condiciones iniciales.*

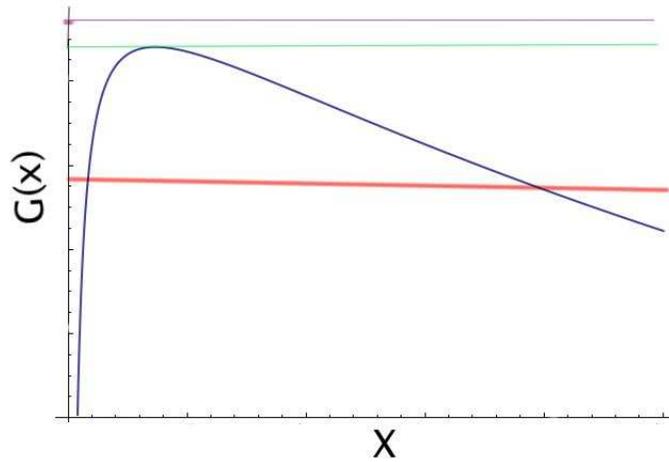
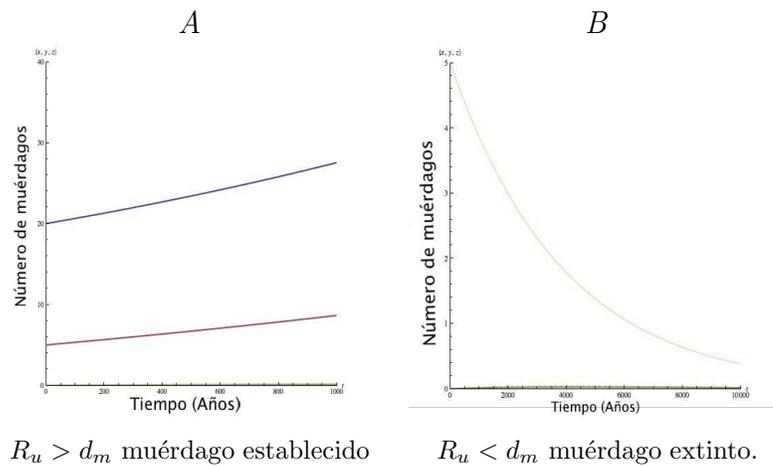


Figura 3.3: En la gráfica se ilustra el resultado del Teorema (3.2.3). Si  $d_m > G(x_c)$  el modelo (3.22) tiene un único equilibrio no negativo, si  $d_m < G(x_c)$  el modelo (3.22) tiene dos equilibrios empezando por el origen.



Cuadro 3.3: Número de muérdagos en los tres árboles. Donde se asumió que las aves se distribuyen uniformemente en el medio.

Especie	No. de ind.	Para.	Semillas	$i$	$\alpha_i$	$s_i$
<i>Cercidium microphyllum</i>	93	21 (22.7)	21 (30.4)	1	0.0004	15
<i>constricta</i> <i>Acacia</i>	37	5 (9.0)	6 (12.1)	2	0.0002	10
<i>tesota Olneya</i>	21	15 (5.1)	16 (6.8)	3	0.001	30.5
<i>Prosopis Aelutina</i>	14	0 (3.4)	12 (4.6)	4	0.000205	3
<i>Acacia greggii</i>	3	0 (0.7)	0 (1)	5	0.00001	3
Total	168	41	55			

### 3.3. Simulaciones numéricas

En Aukema y Del Río (2002) [1] se reporta un estudio de campo para investigar las diferencias en la infección del huésped por el muérdago del desierto, *californicum Phoradendron*. Ellos examinaron uno de los procesos que contribuyen a estas diferencias: variación en la deposición de semillas entre los individuos y las especies de acogida.

Su base de datos contiene cinco árboles hospederos diferentes, *constricta Acacia*, *Acacia greggii*, *Cercidium microphyllum*, *tesota Olneya* y *Prosopis Aelutina*. En el cuadro (3.3) se muestra el número de árboles sanos, infestados y el número de las semillas recibidas entre los huéspedes de *P. californicum*, encontrando diferencias significativas en la prevalencia e intensidad de muérdago entre individuos entre las especies.

Para este estudio se usó el modelo (3.22) y los datos reportados en Aukema y Martínez del Río [1] para simular la propagación del muérdago. Se asume una zona con 168 árboles divididos en 5 especies tal como se describe en la Cuadro (3.3), quienes encontraron que las semillas depositadas fueron superiores en árboles infestados que en los no infestados. Utilizando el modelo en el que las aves tienen preferencias e ignorando la heterogeneidad de altura de los árboles de la misma especie. Aunque en el mencionado estudio se indica que hay dependencia de la deposición de las semillas depende de la altura y follaje en algunas especies de árboles.

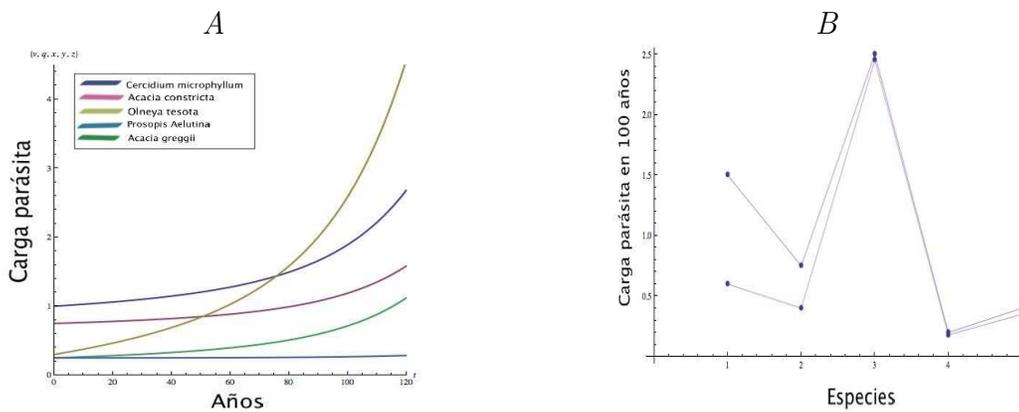
Cabe decir que todos los demás parámetros para la simulación se encuentran en el cuadro (3.1), excepto  $s_i$  y  $\alpha_i$ , que en este caso son especies hospedadoras específicas y que se dan en la cuadro (3.3). El parámetro  $i$  representa el número de especie hospedera. Se supone que hay 924 aves dispersantes de semillas y que se distribuyeron por igual en cada árbol en promedio de 5.5 aves por árbol. Se asumieron cinco hospederos infestados con el mayor grado de infestación *cercidium microphyllum* y con la menor *Acacia greggii*. En el cuadro (3.4 A) se ilustra como en los parches evolucionan las cargas parasitarias en cinco especies árboles a travez del tiempo respectivamente. Estas evoluciones fueron obtenidas resolviendo numéricamente el modelo (3.22), suponiendo que las aves distribuyen las semillas de la fruta de muérdago de su preferencia. Claramente se ve que la carga de parásitos del árbol que pertenece a *Olneya tesota* tiene la más rápida tasa de crecimiento (de tipo exponencial). Esto se debe a la suposición de que los muérdagos en este tipo de árboles tienen una tasa de producción de fruta superior. Tomando en cuenta que se asume una producción lineal de fruto. Aun que, en realidad, la tasa de producción de fruta está limitada por los recursos disponibles.

En la figura (3.4) se muestra la evolución de la carga parasitaria de los cinco árboles pertenecientes a cinco especies diferentes bajo el supuesto que las aves se distribuyen uniformemente las semillas de los muérdagos en los árboles, obtenidas resolviendo numéricamente el modelo (3.14). Dado que los valores de los parámetros y los valores iniciales son exactamente los mismos en las Figuras (3.4) y (3.4) se puede ver que el patrón de distribución de las semillas por las aves juega un papel importante para el establecimiento del muérdago.

Notese que la evolución de las cargas parasitarias en el segundo de estos casos tiene practicamente crecimiento lineal con tasas muy bajas.

En Aukema [1] se reporta que el número de muérdagos por individuo hospedero y la carga parasitaria difieren significativamente entre las especies. Encontrando que *Olneya tesota* tuvo el promedio más alto de carga parasitaria (2,8), *Cercidium microphyllum* y *Acacia constricta* tuvieron mucho menores cargas parasitarias (0.6 y 0.3, respectivamente). En el cuadro (3.4, B) da las cargas parasitarias promedio de las cinco especies de 100 años que son las de color azul y las cargas de parásitos de las cinco especies en 1998 de color rosa. En el cuadro (3.4, A) se muestra un posible trayectoria que se inició 100 años atrás con la condición inicial especificada en la zona.

---



Resultados de la simulación de carga parásita Simulación de los resultados y cargas medias parásitas.

Cuadro 3.4: En esta figura del panel (A) da la carga parasitaria de los cinco árboles pertenecientes a cinco especies diferentes de resolver numéricamente el modelo (3.22), en el supuesto de que las aves distribuyen las semillas de los muérdagos con la fruta de preferencia. El el panel (B) muestra la carga parasitaria promedio de especies diferentes de los resultados del modelo con una línea azul, y el resultado de pruebas de campo con una línea rosa, en el supuesto de que en esta zona los muérdagos había establecido para unos 100 años, cuando la prueba se llevó a cabo.

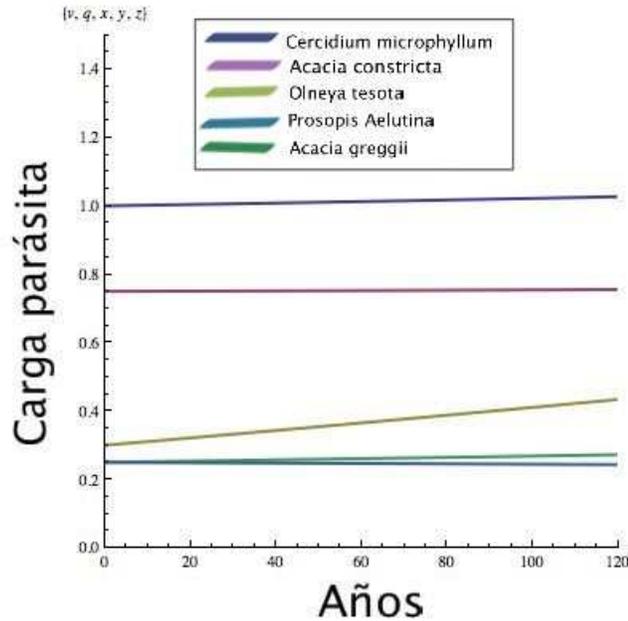


Figura 3.4: La carga parasitaria de cinco árboles pertenecientes a cinco especies diferentes resuelta numéricamente por el modelo (3.14), bajo el supuesto de que las aves distribuyen uniformemente las semillas muérdagos a los árboles. Los valores de los parámetros y el valor inicial son los mismos que la figura (3.4).

Dado que sólo en un año se recogieron los datos de campo, la predicción del modelo sólo pudo ser verificada usando datos de campo en el futuro. En el cuadro (3.4, A) se ilustra, con los parámetros presentados en el cuadro (3.3), que los árboles hospedantes parasitados tienden a acumularse a una velocidad determinada, en gran medida debida a la interacción entre  $\alpha_i$  (tasa de establecimiento) y  $s_i$  (la tasa de reproducción de los muérdagos). Debido a que los parámetros del modelo (??) se pueden medir fácilmente, se espera que este modelo pueda ser utilizado como un marco un referente para el diseño y la interpretación de los estudios de campo para la dispersión y distribución del muérdago.

# Conclusiones

---

*“Mi conciencia me importa más que el discurso de todos ”*

*P. C.*

---

Desde la antigüedad las enfermedades en los árboles han existido y cada día se han ido incrementado a consecuencia del deterioro ambiental, las cuales aumentan más en las zonas urbanas. Estas enfermedades tienen un gran impacto negativo en la naturaleza causando la muerte a miles de árboles en el mundo, por lo tanto, esto nos afecta en gran medida ya que los árboles son los principales pulmones del planeta. Sin ellos, los seres vivos no podríamos habitar en la Tierra. Por esta y otras razones más, fue importante destacar la existencia de plantas parásitas que afectan a los árboles.

El muérdago es una planta parásita que causa enfermedades y que además aprovecha del grado de susceptibilidad en la que se encuentran los árboles de la Ciudad, por eso desarrollar un modelo matemático que nos ayude a comprender mejor el crecimiento poblacional del muérdago, se ha convertido en una de las principales estrategias para el estudio de la propagación de ésta plaga.

En éste trabajo se proponen modelos que intentan responder diversas preguntas en relación al crecimiento poblacional del parásito respecto al tiempo.

Para esto se comenzó revisando al modelo clásico de Volterra, tomando en cuenta que este modelo no contempla muchos aspectos que son importantes en la naturaleza. Una de las limitaciones fue considerar que, la especie presa

tiene ilimitado su alimento además de que no considera un cierto control del muérdago.

De tal forma, se consideran algunas variantes del modelo de Volterra, introduciendo la saturación del medio ya que cuando se refiere a una zona cerrada es claro que no pueden crecer árboles ilimitados porque no habría espacio, pero el modelo no contempla la existencia de los jardineros y recolectores de muérdago quienes hacen una limpieza fitosanitaria o bien, para uso medicinal, de esta manera se pretende reducir a la población de muérdago y mejorar la calidad de vida del árbol, permitiendo alcanzar un promedio de vida mayor que cuando juega el papel de hospedero. Lo cual es bueno, porque con éste modelo nos permite mostrar bajo qué condiciones puede disminuir su población.

Por otro lado, la población de aves forman parte fundamental de la dinámica, por tal motivo se modeló desde el punto de vista epidemiológico es decir, como vector, donde la enfermedad es el muérdago y la población susceptible son los árboles, éste modelo es todavía mas apegado a la realidad.

En investigaciones anteriores sobre la dinámica poblacional del muérdago como parásito, se abordan técnicas matemáticas que resultan ser bastante interesantes debido a que cada una aporta importantes aplicaciones biológicas que permiten dar una mejor aproximación en cuanto a su comportamiento.

Sin embargo, la falta de datos surge como un importante inconveniente, esto se debe a que hasta el momento no existe alguna base de datos en la que se lleve un seguimiento continuo o actualización periódica a través de los años, por lo tanto no es posible verificar con datos reales.

En éste modelo, se le considera a la población de muérdago como dependiente de los árboles y a su vez también se modelan las interacciones de las aves en el que se dividen en dos casos, cuando hay una distribución uniforme o cuando hay preferencia del fruto. Para ésta simulación se tomaron datos reales de Arizona, justificado con lo anteriormente expuesto.

Para el desarrollo de trabajos posteriores, se propone abordar la importancia de estudiar más sobre sistemas dinámicos en especial semiflujos monótonos, ya que estos resultados son de suma importancia porque con

---

ellos se puede mostrar que existe estabilidad global, lo cual es muy valioso. Además, aplicar los modelos aquí propuestos con datos obtenidos en la ciudad de Puebla de Zaragoza, iniciando por ejemplo, en ciudad universitaria de la BUAP, ya que es un espacio que cumple con la mayoría de las hipótesis para el modelo propuesto por Rongsong Liu.

Por último, para concluir debo mencionar que la modelación es una de tantas áreas de las matemáticas aplicadas a la biología, en la que juegan un papel sumamente relevante.

---



# Diagramas de fases de los sistemas planos

---

El bosquejo del diagrama de fases del sistema lineal homogéneo y autónomo en el plano:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= a_{11}x_1 + a_{12}x_2 \\ \dot{x}_2 &= a_{21}x_1 + a_{22}x_2\end{aligned}\tag{A.1}$$

está determinado por los autovalores  $\lambda_1, \lambda_2$  de la matriz:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix}\tag{A.2}$$

o sea, por las raíces de la ecuación característica

$$p_A(\lambda) = \det(A - \lambda I) = \begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{vmatrix} = 0\tag{A.3}$$

El origen es siempre un **punto de equilibrio** aislado, si  $\det(A) \neq 0$ .

- Si los autovalores son reales y de distintos signo ( $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ ), entonces el origen es un **punto de silla**. Las dos semirrectas que, junto con el origen, componen el autoespacio  $E(\lambda_2)$  son trayectorias que se acercan al origen cuando  $t \rightarrow \infty$  mientras que las que componen  $E(\lambda_1)$  se alejan de él. Las demás trayectorias son curvas de aspecto hiperbólico que se acercan asintóticamente a  $E(\lambda_1)$  cuando  $t \rightarrow \infty$  y a  $E(\lambda_2)$  cuando  $t \rightarrow -\infty$  (Figura A.1).

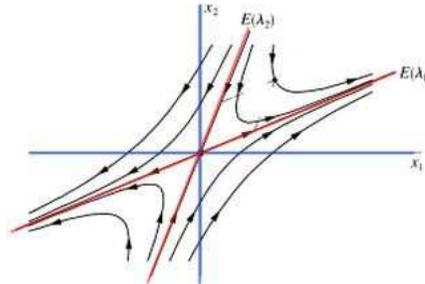


Figura A.1: Punto silla

- Si los autovalores son reales distintos y del mismo signo ( $\lambda_1 \lambda_2 > 0$ ), el origen es un **nodo**. Dos casos a considerar:
  - (i) Si son ambas negativas ( $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ ), se tiene un **nodo estable**. Luego, todas las trayectorias solución del sistema tienden al origen cuando  $t \rightarrow \infty$ . Hay cuatro trayectorias especiales que son las semirrectas que componen  $E(\lambda_1)$  y  $E(\lambda_2)$  y las demás curvas que tienden al origen son tangentes (en el límite) a la recta  $E(\lambda_1)$ . (Figura A.2).

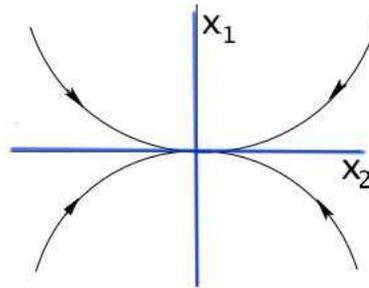


Figura A.2: Nodo estable

- (ii) Si los autovalores son ambos positivos ( $0 < \lambda_2 < \lambda_1$ ), se tiene que el origen es un **nodo inestable**. Luego, todas las trayectorias solución del sistema se alejan del origen cuando  $t \rightarrow \infty$ . tangentes a  $E(\lambda_2)$  cuando  $t \rightarrow -\infty$  (Figura A.3).
- Si el polinomio característico  $p_A(\lambda)$  tiene una raíz doble  $\lambda$  (i.e.,  $A$  tiene un autovalor doble) y  $A$  es diagonalizable, entonces el sistema (A.4)

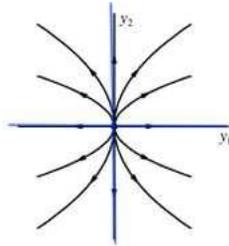


Figura A.3: Nodo inestable

se transforma, en un nuevo sistema de coordenadas determinado por autovectores, en:

$$\begin{aligned}\dot{y}_1 &= \lambda y_1 \\ \dot{y}_2 &= \lambda y_2\end{aligned}\tag{A.4}$$

de donde se sigue que el origen es un **punto estrella estable**, si  $\lambda < 0$  e **inestable** si  $\lambda > 0$  y el diagrama de fases se muestra en la (Figura A.4).

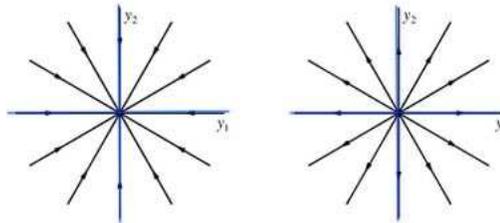


Figura A.4: Puntos estrella

- Si  $A$  tiene un autovalor doble  $\lambda$  y **no es diagonalizable** entonces el origen es un **nodo impropio, estable**, si  $\lambda < 0$ , e **inestable**, si  $\lambda > 0$ . En el primer caso, todas las trayectorias tienden al origen cuando  $t \rightarrow \infty$  y en el segundo, todas se alejan del origen cuando  $t \rightarrow \infty$ . Aparte del origen, hay dos trayectorias especiales, dos semirrectas que con el origen forman un subespacio invariante  $E(\lambda)$  asociado a  $\lambda$ . Las demás trayectorias solución, cuando  $\lambda < 0$  (respectivamente,  $\lambda > 0$ ) entran (respectivamente, salen) en el origen tangentes a la recta  $E(\lambda)$ . (Figura A.5).

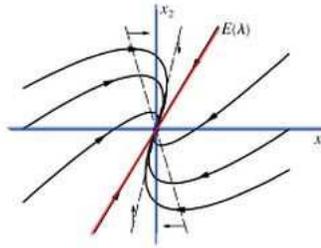


Figura A.5: Nodo impropio estable

- Si los autovalores de  $A$  son un par de números complejos conjugados  $a \pm ib$ ,  $b > 0$ , el origen es un **foco** o **punto espiral**. Las trayectorias aparte del origen son curvas espirales que tienden al origen cuando  $t \rightarrow \infty$  si  $a < 0$  (**punto espiral estable** Figura A.6) y se alejan de él (cuando  $t \rightarrow -\infty$ ); y si  $a > 0$  (**punto espiral inestable**). (Figura A.7).

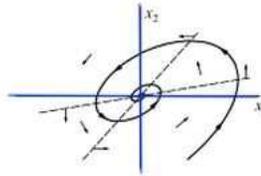


Figura A.6: Espiral estable

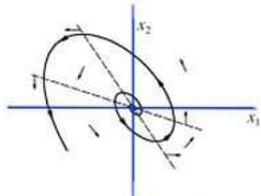


Figura A.7: Espiral inestable

- Si los autovalores son un par de números imaginarios conjugados  $\pm ib$ ,  $b > 0$ , el origen es un **centro**. Además de éste, las trayectorias del

sistema son elipses de centro en el origen. (Figura A.8).

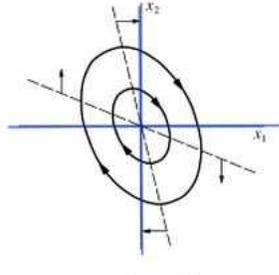


Figura A.8: Centro

En la figura que sigue (A.9) describe esquemáticamente la clasificación del estado de equilibrio del sistema (A.4), en términos de la traza de  $A$  ( $Tr A$ ), el determinante de  $A$  ( $det A$ ) y el discriminante de  $A$  ( $\Delta = (Tr A)^2 - 4det A$ ).

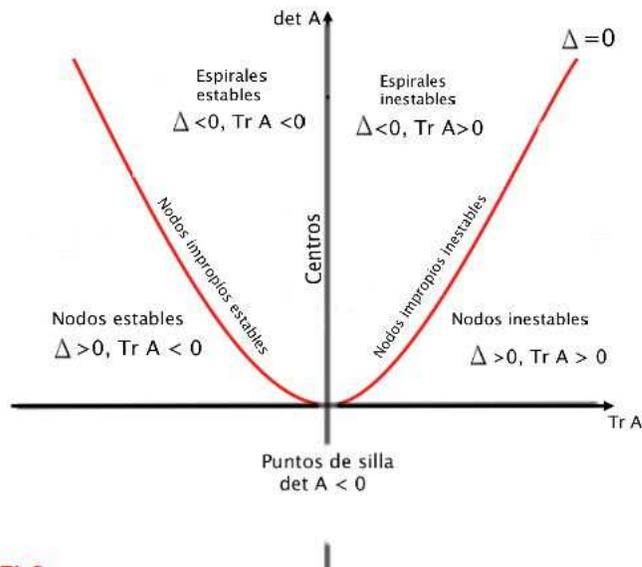


Figura A.9: Tipos de diagramas de fases



# Leyes de Lotka-Volterra

---

Ley del ciclo periódico.

**Proposición B.0.1** *El cambio de los tamaños poblacionales de ambas especies presa y depredadora son periódicos y el período depende solamente de  $a$ ,  $b$ ,  $c$  y  $d$  y del tamaño inicial de las dos especies.*

No es difícil convencerse que no existe una expresión analítica para el período de oscilación de las trayectorias solución del sistema de Lotka-Volterra. Sin embargo, es posible dar una expresión para el periodo de oscilación de oscilaciones pequeñas alrededor de  $P_1$ .

Si se toma  $x = x^* + \xi$ ,  $y = y^* + \eta$  se tiene que:

$$\begin{aligned}\frac{d\eta}{dt} &= \frac{dy}{dt} = (y^* + \eta)(d(x^* + \xi) - c) \\ &= (y^* + \eta)d\xi\end{aligned}$$

Por lo tanto

$$\frac{d\eta}{dt} = (y^* + \eta)d\xi$$

Analogamente para la otra ecuación, se tiene:

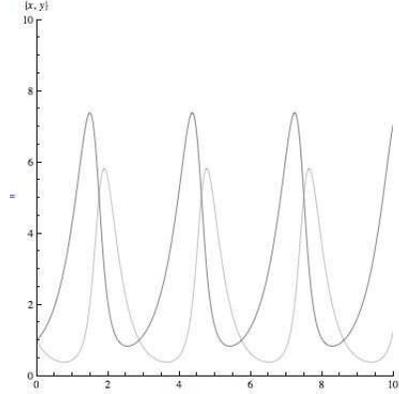


Figura B.1: Comportamiento periódico en las especies presa y depredadora al aumentar el tiempo.

$$\frac{d\xi}{dt} = -b\eta(x^* + \xi)$$

Luego, si se deprecian los términos cuadráticos se obtiene:

$$\begin{aligned} \dot{\eta}(t) &= c_1\xi \quad \text{con} \quad cy^* = c_1 \\ \dot{\xi}(t) &= -b_1\eta \quad \text{con} \quad bx^* = b_1 \end{aligned} \quad (\text{B.1})$$

Ahora recordando el movimiento armónico simple que:

$$\begin{aligned} \dot{v} &= -\frac{k}{m}x \\ \dot{x} &= -v \end{aligned} \quad (\text{B.2})$$

y el período es:

$$T = 2\pi\sqrt{\frac{m}{k}}$$

Ahora, se pone al sistema (B.2) semejante al del movimiento armónico simple, multiplicando por  $-\frac{1}{b_1}$  su primera ecuación y tomemos  $z = -b_1t$ ,

obteniendo que:

$$\frac{d\eta}{dz} = -\frac{c_1}{b_1}\xi$$
$$\frac{d\xi}{dz} = \eta$$

de donde se obtiene que:

$$T_z = 2\pi\sqrt{\frac{b_1}{c_1}}$$

y como el signo menos en  $z$  sólo invierte el sentido del recorrido, se concluye que:

$$T = \frac{1}{b_1}T_z = \frac{1}{b_1}(2\pi\sqrt{\frac{b_1}{c_1}})$$

o bien que:

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{ac}}$$

Este resultado se debe a Lotka.

### Ley de la conservación de los promedios

**Proposición B.0.2** *Los promedios de los tamaños poblacionales de la especie presa y de la depredadora son independientes de su tamaño inicial y son respectivamente:*

$$\bar{x} = \frac{c}{d} \quad y \quad \bar{y} = \frac{a}{b} \quad (\text{B.3})$$

---

**Demostración B.0.1** Sea  $(x(t), y(t))$  una solución del sistema (2.3) de periodo fundamental  $T > 0$ .

Si a la primera ecuación del modelo se divide entre  $x(t)$  y se integra respecto a  $t$  desde 0 hasta  $T$  de ambos lado de la igualdad, se obtiene:

$$\int_0^T \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} dt = \int_0^T (a - by(t)) dt$$

o bien

$$\ln x(T) - \ln x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt$$

y como se ha supuesto que  $x(t)$  es periódica, de periodo fundamental  $T$ , entonces se tiene que  $x(t + T) = x(t)$  es válida para todo  $t$ , en particular para  $t = 0$ , por lo que para  $t = 0$  la parte izquierda de la igualdad anterior se anula y entonces la expresión anterior se transforma en:

$$aT = a \int_0^T y(t) dt$$

de donde se obtiene

$$\frac{a}{b} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \bar{y} \quad (\text{B.4})$$

De manera análoga para la segunda ecuación del modelo (2.3) y para  $y(t) \neq 0$ , que

$$\frac{c}{d} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \bar{x} \quad (\text{B.5})$$

El siguiente resultado, es la tercera ley de Volterra:

**Ley de la perturbación de los promedios ó principio de Volterra**

---

**Proposición B.0.3** *Si las poblaciones de ambas especies (depredadoras y presas) son capturadas a una razón proporcional a su tamaño poblacional entonces el promedio de las presas aumenta; mientras que el de depredadores disminuye. Por otro lado, un incremento en la protección de la presa incrementa el promedio de ambas especies.*

**Demostración B.0.2** *Sean  $\delta$  y  $\gamma$  las constantes de proporcionalidad de las presas y depredadoras, respectivamente. Al introducir las constantes al sistema (2.3) con captura toman la forma:*

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= [(a - \delta) - by(t)]x(t) \\ \dot{y}(t) &= [(-c - \gamma) + dx(t)]y(t)\end{aligned}\tag{B.6}$$

*Por el teorema anterior se tiene que las poblaciones promedio bajo captura están dadas por:*

$$\begin{aligned}\bar{y} &= \frac{a - \delta}{b} \\ \bar{x} &= \frac{c + \gamma}{d}\end{aligned}\tag{B.7}$$

Esto nos dice que una forma de proteger a las presas es reduciendo el número de encuentros  $y$  o controlando el apetito de los depredadores. Es decir, si los parámetros  $b$  y  $d$  serían menores entonces los promedios de (B.7) aumentarían. Otra forma de ayudar a las presas consiste en el aumento de las tasas de captura y percapita de muerte de los depredadores, como de la disminución de su apetito. comentarios análogos corresponden a la de los depredadores en función de las presas.

---



# Respuesta funcional

---

En el estudio de la interacción predador-presa, una de las variables más importantes es la densidad de presa, y se pueden plantear diferentes preguntas, como por ejemplo: ¿Cómo responden los predadores a los cambios en la densidad de presas? Entre las distintas respuestas de los predadores a variaciones de la densidad de presas se destacan la respuesta numérica y la respuesta funcional.

La respuesta numérica se refiere a los cambios en la densidad de predadores debidos a variaciones en la reproducción y/o supervivencia, y la respuesta funcional se refiere a los cambios en el número de presas consumidas por predador por unidad de tiempo.

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

## Respuesta de tipo I

El número de presas consumidas ( $N_c$ ) por unidad de tiempo ( $T$ ) aumenta en forma lineal con el número de presas disponibles ( $N$ ), hasta que alcanza un máximo, a partir del cual la tasa de consumo permanece constante figura ( C.1, 1). En este caso, la pendiente de esta relación ( $a$ ) representa la eficien-

cia de búsqueda del predador (o tasa de ataque) y es la proporción de presas comidas por unidad de tiempo.

$$N_c = (N)Ta$$

En la naturaleza los ejemplos de respuesta de tipo I completas, alcanzando el máximo estable, son raros. En general, la tasa de consumo se incrementa en forma lineal para un amplio rango de disponibilidad de presas. Un ejemplo de este tipo de respuesta es la tasa con que *Daphnia magna* consume células de levadura. Esto se debe a que las células de levadura son extraídas de un volumen constante de agua que pasa a través de su aparato filtrador. La cantidad de células consumidas se incrementa en forma constante con la concentración, hasta que alcanza al máximo que pueden deglutir, y a partir de ahí el consumo permanece constante.

### Respuesta de tipo II

Es la respuesta más frecuente en la naturaleza. La tasa de consumo aumenta con la densidad de la presa, pero disminuyendo la velocidad de aumento hasta alcanzar una plataforma en la cual la tasa de consumo permanece constante, independientemente de la densidad de presa disponible figura (C.1, 2). Esta disminución se debe a que el predador utiliza una parte del tiempo ( $T$ ) para manipular cada presa que consume ( $T_m$ , tiempo de manipuleo), que consiste en perseguir, dominar y consumir a la presa y prepararse para la siguiente búsqueda. A medida que aumenta la densidad de las presas, el tiempo de búsqueda disminuye, pero el tiempo de manipulación permanece constante y, por lo tanto, ocupa una proporción cada vez mayor del tiempo del consumidor. Cuando la densidad de las presas es muy alta, el predador se pasa prácticamente todo el tiempo manipulándolas y su tasa de consumo se vuelve constante, determinada por la cantidad de presas que un depredador puede manipular por unidad de tiempo. Este tipo de respuesta funcional ha sido observado frecuentemente en insectos, por ejemplo en *Notonecta* alimentándose de larvas de mosquito. La ecuación que representa este tipo de respuesta es la “ecuación de los discos de Holling”.

---



Figura C.1: Respuesta funcional del tipo I, II y III, según Holling (1959) .

$$N_c = \frac{NTa}{1 + aT_mN}$$

### Respuesta de tipo III

Existe un incremento inicial en la tasa de consumo con el aumento de la densidad de presas hasta un punto de inflexión, en la cual comienza una desaceleración hasta alcanzar un plateau similar al que se da en la respuesta de tipo II figura (C.1, 3). En conjunto, este tipo de respuesta tiene una curva sigmoideal. Este tipo de respuesta se puede explicar porque el incremento en la densidad de alimento lleva a un aumento en la eficiencia de búsqueda del predador o a una disminución de su tiempo de manipulación. Este tipo de respuesta ha sido observado tanto en invertebrados como en vertebrados, y entre las explicaciones posibles se incluye la heterogeneidad del hábitat (presentando refugio limitado para pocas presas), falta de aprendizaje de búsqueda a densidades de presa bajas y el cambio a presas alternativas cuando la abundancia de presas es muy baja. Una de las ecuaciones más sencillas que representan este tipo de respuesta es la siguiente:

$$N_c = \frac{TbN^2}{1 + bN^2t_m}$$

Esta ecuación es similar a la de tipo II, pero a (tasa de ataque) no es constante, y se representa como  $bN$ .



# Estabilidad

---

En el estudio del comportamiento geométrico de las trayectorias solución del sistema autónomo de ecuaciones diferenciales  $\dot{x} = f(x)$ , sus *puntos de equilibrio*  $x_e$  juegan un papel central. Un punto de equilibrio se dice *estable* si las soluciones con condición inicial próximas a él, permanecen próximas para todo instante posterior. Y se dice *asintóticamente estable* si éste es *estable* y toda trayectoria solución con condiciones iniciales próximas a él, convergen a éste cuando  $t \rightarrow \infty$ . Y se dice que es *globalmente asintóticamente estable* si toda trayectoria solución del sistema converge a éste cuando  $t \rightarrow \infty$ . Las definiciones precisas son las siguientes:

**Definición D.0.1** *Se dice que  $x_e(t)$  es una solución de equilibrio del sistema  $\dot{x} = f(x)$ , si  $x_e(t) \equiv x_e$ , para toda  $t$  (i.e., una solución de equilibrio es una solución constante).*

Claramente,  $x_e$  es una solución de equilibrio del sistema  $\dot{x} = f(x)$  si y sólo si  $f(x_e) = 0$ .

**Definición D.0.2** *Sea  $x_e$  un punto de equilibrio del sistema  $\dot{x} = f(x)$ . Se dice que  $x_e$  es **estable** si dado  $\epsilon > 0$  existe  $\delta = \delta(\epsilon) > 0$ , tal que si  $\|x_0 - x_e\| \leq \delta$ , entonces la solución  $\varphi(t, x_0)$  del problema de Cauchy:*

$$\dot{x} = f(x) \tag{D.1}$$

$$x(0) = x_0 \tag{D.2}$$

*está definida y satisface  $\|\varphi(t, x_0) - \bar{x}\| \leq \epsilon$  para todo  $t \geq 0$ .*

*Y se dice que  $x_e$  es **localmente asintóticamente estable** si es estable y*

si toda solución  $\varphi(t, x_0)$  con  $\|x_0 - x_e\| \leq \delta$  tiende a  $x_e$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Un punto de equilibrio  $x_e$  se dice que es **inestable** si no es estable.

### D.0.1. Estabilidad para sistemas no lineales. I: Linealización

Sea  $D \subset \mathbb{R}^n$  un dominio. En lo que sigue se supondrá que el campo vectorial  $f : D \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , definido por el sistema de ecuaciones diferenciales  $\dot{x} = f(x)$  es continuamente diferenciable

Sea  $x_e \in D$  un punto de equilibrio del sistema  $\dot{x} = f(x)$ . Tomando  $y = x - x_e$ , se tiene que

$$\dot{y} = \dot{x} = f(y + x_e)$$

desarrollando a  $f(x)$  en serie de Taylor alrededor de  $x_e$ , se obtiene que

$$\dot{y} = f(x_e) + Df(x_e)y + O(\|y\|^2)$$

Pero como  $f(x_e) = 0$ , se sigue que

$$\dot{y} = Ay + O(\|y\|^2)$$

donde

$$A = Df(x_e) = \left( \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x_e) \right)$$

Así, despreciando los términos de orden superior se obtiene el sistema lineal homogéneo con coeficientes constantes:

$$\dot{y} = Ay$$


---

a éste sistema se le llama **linealización, aproximación lineal** o **primera aproximación** de  $\dot{x} = f(x)$ , alrededor del estado de equilibrio  $x_e$ . Sistema al cual se recurre para estudiar las propiedades locales de estabilidad del sistema  $\dot{x} = f(x)$  alrededor del estado de equilibrio  $x_e$ . La justificación de este procedimiento descansa en el siguiente teorema fundamental de la teoría geométrica local de las ecuaciones diferenciales ordinarias. Para ello, es conveniente antes recordar que un estado de equilibrio  $x_e$  del sistema  $\dot{x} = f(x)$  se dice que es *hiperbólico* si todos los eigenvalores de la matriz  $A$  en su linealización  $\dot{y} = Ay$  alrededor de  $x_e$  tienen parte real no nula.

**Teorema D.0.1 Hartman-Grobman** Sea  $D \subset \mathbb{R}^n$  un abierto,  $x_e \in D$  y  $B_d(x_e) \subset D$  para algún  $d > 0$ . Sea  $f \in C^1(D, \mathbb{R}^n)$  tal que  $f(x_e) = 0$ ,  $A = Df(x_e)$  y  $x_e$  un punto de equilibrio hiperbólico. Entonces existen vecindades abiertas  $x_e \in U$  y  $0 \in V$  y un homeomorfismo  $H : U \rightarrow V$  tal que las soluciones  $\varphi(t, x_0)$  de la ecuación

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x), \\ x(0) = x_0 \end{cases}$$

son topológicamente equivalente a las soluciones de su linealización

$$\begin{cases} \dot{y} = Ay, \\ y(0) = y_0 \end{cases}$$

(i.e.,  $H(\varphi(t, x_0)) = \exp^{tA} y_0$ ,  $y_0 = H(x_0)$ ), para todo  $x_0 \in U$  y  $|t| < 1$ .

Para su demostración véase (Hartman Ph. [15]).

En particular, de éste teorema se sigue que si  $y = 0$  es un estado de equilibrio asintóticamente estable del sistema  $\dot{y} = Ay$  entonces  $x_e$  es un estado de equilibrio localmente asintóticamente estable del sistema  $\dot{x} = f(x)$ . Y que si  $y = 0$  es un estado de equilibrio inestable entonces  $x_e$  también lo es.

## D.0.2. Estabilidad para sistemas no lineales. II: Lyapunov

Sea  $V : D \rightarrow \mathbb{R}$  una función continuamente diferenciable. Se usará el símbolo de  $\{V < c\}$  como abreviatura del conjunto  $\{x \in D : V(x) < c\}$ , lo que designaremos también como  $V_c$ .

---

La variación de  $V$  a lo largo de las soluciones  $x(t)$  del sistema  $\dot{x} = f(x)$  es:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}V(x(t)) &= \nabla V(x(t)) \cdot \dot{x}(t) \\ &= \nabla V(x(t)) \cdot f(x(t)) \end{aligned} \quad (\text{D.3})$$

$$= \partial_{x_1}V(x(t))f_1(x(t)) + \cdots + \partial_{x_n}V(x(t))f_n(x(t)) \quad (\text{D.4})$$

**Teorema D.0.2 (Lyapunov).** *Sea  $x = 0$  un punto de equilibrio de  $\dot{x} = f(x)$  y sea  $D \subset \mathbb{R}^n$  un dominio que contiene el origen. Sea  $V : D \rightarrow \mathbb{R}$  una función continuamente diferenciable tal que*

$$V(0) = 0 \quad y \quad V(x) > 0 \quad \text{en} \quad D - \{0\} \quad (\text{D.5})$$

Si

$$\dot{V}(x) \leq 0 \quad \text{en} \quad D \quad (\text{D.6})$$

entonces  $x = 0$  es estable. Y si

$$\dot{V}(x) < 0 \quad (\text{D.7})$$

en una vecindad del origen entonces  $x = 0$  es localmente asintóticamente estable.

Para su demostración veáse (Hartman Ph, [15]).

Una función continuamente diferenciable que satisface (D.5) y (D.6) se denomina *función de Lyapunov*. La hipervariiedad  $V(x) = c$  se denomina variedad de Lyapunov o variedad de nivel. Usando las variedades de Lyapunov (la figura D.0.2 da una interpretación intuitiva del teorema (D.0.2)). La condición  $\dot{V} \leq 0$  implica que cuando la trayectoria alcanza la variedad de Lyapunov  $V(x) = c$  se introduce en el conjunto  $U_c = \{x \in \mathbb{R}^n : V(x) \leq c\}$  y nunca puede ya salir de él. Cuando  $\dot{V} < 0$ , la trayectoria al alcanzar la variedad de Liapunov  $V(x) = c$ , la cruza hacia el interior de  $U_c$ . A medida que  $c$  decrece, las variedades de Lyapunov  $V(x) = c$  se hacen más pequeñas hasta reducirse al origen. Lo que dice que las trayectorias solución tienden al origen cuando  $t \rightarrow \infty$ . Si sólo se sabe que  $\dot{V} \leq 0$ , no se puede asegurar que las trayectorias tienden al origen, pero se puede concluir que el origen es estable.

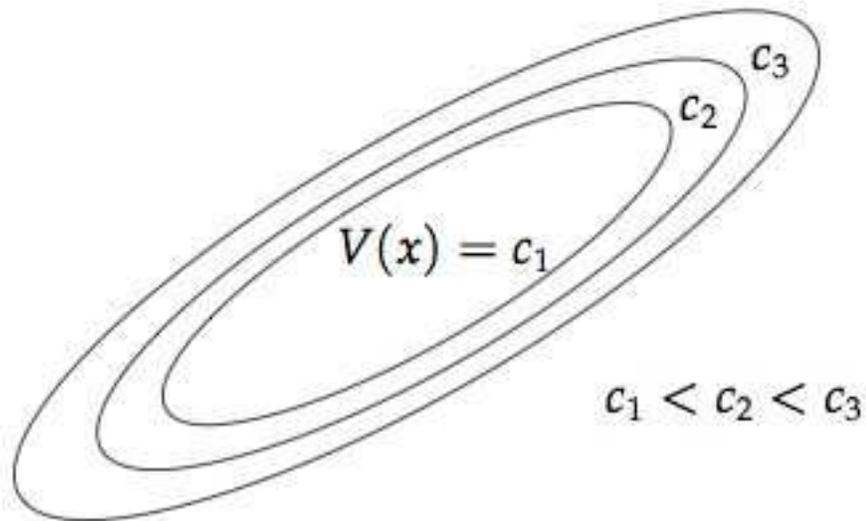


Figura D.1: Curvas de nivel de una función de Lyapunov

**Teorema D.0.3** Sea  $x = 0$  un punto de equilibrio de  $\dot{x} = f(x)$ . Y sea  $V : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  una función continuamente diferenciable tal que

- i)  $V(0) = 0$  y  $V(x) > 0 \forall x \neq 0$ .
- ii)  $\|x\| \rightarrow \infty$  entonces  $V(x) \rightarrow \infty$
- iii)  $\dot{V}(x) < 0, \forall x \neq 0$

entonces  $x = 0$  es globalmente asintóticamente estable.

---



# Bibliografía

---

- [1] Aukema J. E. y Martínez Del R. C. (2002) *Variation in mistletoe seed deposition: effects of intra- and interspecific host characteristics*. *Ecography.*, 25:139-144.
- [2] Aukema J. E. (2003). *Vectors, viscin and viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists and resorces*. *Front. Ecol. Environ.*, I(3), 212-219.
- [3] Barlow BA. (1983). *Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae.*, Calder y Bernhardt, 19:46.
- [4] Borrelli R. Courtney S y Coleman. (2004) *Differential equations: A modeling perspective*, Segunda edición, Wiley.
- [5] Brauer F. et al. (2008) *Mathematical epidemiology.*, Springer.
- [6] Burkhardt F, Smith S. et al. ,(1990) *The Correspondence of Charles Darwin*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 773 pp.
- [7] Chazaro, B., Huerta M. et al. 1991 *Dendroptthora costaricensis (Loranthaceae), un nuevo registro para la flora de México*. *Acta Botánica Mexicana*, 13:31-38.
- [8] Chazaro, B., Huerta M. et al. 1992 *Los muérdagos (Loranthaceae) de Jalisco, parásitas poco conocidas*. *Ciencia y Desarrollo*, 17(102): 70-86.
- [9] Comisión Nacional Forestal, 2007. Manual de Tratamientos Fitosanitarios. Coordinación General de Conservación y Restauración. Gerencia de Sanidad Forestal. 40:41.

- 
- [10] Coria A., Vázquez C., Muñoz F. y Villa C. ,(2008) *Utilización de algas (diatomeas) en la supresión del muérdago enano Arceuthobium globosum en Pinus pseudostrobus y muérdago verdadero Psittacanthus calyculatus en Quercus sp.*, Memoria del XV simposio Nacional de Parasitología Forestal, 180:183.
- [11] Fariñ M. J., Castilla C. J. y Camus P. A. (1997) *Los conceptos de equilibrio y no-equilibrio en ecología de comunidades*, Revista Chilena de Historia Natural, 70:321-339.
- [12] Fernández P. etl al. (2003) *Ecuaciones diferenciales y en diferencias. Sistemas dinámicos*, Thomson.
- [13] Glatzel y Geils B. ,(2008) *Mistletoe acophysiology: host-parasite interactions*, Botany, 87:10-15.
- [14] Gutiérrez S. F. y Sánchez G. F., (1998) *Matemáticas para las ciencias naturales.*, SMM.
- [15] Hartman Ph. (2002) *Ordinary Dirrrential Equations*, SIAM.
- [16] Murray J. D. (2008) *Mathematical biology I: An Introduction.*, Tercera edición. Springer.
- [17] Kelly D. Ladley J.J. y Robertson A. W.,(2007) *Is the pollen-limited mistletoe Peraxilla tetrapetala (Loranthaceae) also seed limited?*, Austral Ecology, 32, 850-857.
- [18] Landell NE. *Hur fick han idén*, Stockholm: Univ. Stockholm Press. 14 pp.
- [19] Marchal V. ,(2009) *El muérdago en la ciudad de México*, Albolama, 2, 10-30.
- [20] Mischaikow, K., Smith, H., y Thieme, H. (1995). *Asymptotically autonomous semiflows: chain recurrence and Lyapunov functions*, Trans. Am. Math. Soc., 347(5), 1669-1685.
- [21] Nickrent L. ,(2001) *Mistletoe phylogenetics: current relationships gained from analysis of DNA sequences*, In Proc. West. Int. For. Dis. Work Conf., ed. B Geils, R Mathiasen, USDA For. Serv., Kona, HI
-

- 
- [22] Pérez O, Ceja R. y Vela R. (2006) *Árboles y muérdagos: una relación que mata*, Departamento de biología, UAM-I, 28-34.
- [23] Rongsong Liu, Martínez R. y Wu. J. (2011) *Spatiotemporal variation of mistletoes: a dynamic modeling approach*, Math. Biol., 73:1794-1811.
- [24] Rödl T. y Ward D. ,(2002) *Host recognition in a desert mistletoe: early stages of development are influenced by substrate and host origin*, Func. Ecol. 16:128-134).
- [25] Sessions A. L. y Kelly D.,(2001) *Heterogeneity in vertebrate and invertebrate herbivory and its consequences for New Zealand mistletoes*, Austral Ecology, 26, 571-581).
- [26] Vázquez C. I., Villa R. A. y Madrigal H. S., (2006) *Los muérdagos (Loranthaceae)*, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y pecuarias, Libro técnico Núm. 2.
- [27] Ward J. M. y Paton C. D., *Predicting mistletoe seed shadow and patterns of seed rain from movements of the mistletoebird, Dicaeum hirundinaceum*, Austral Ecology, 32, 113-121).
- [28] Watson M. (2001) *Mistletoe- A keystone resource in forests and woodlands worldwide*, Ecol. Syst., 32:219-49.
-