



Facultad de Matemáticas

Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico

TRABAJO FIN DE GRADO

Estudio y comparación de diversos modelos de depredador-presa

Autor: Miriam Gálvez García

Tutor: Antonio Suárez Fernández

20 de junio de 2018

Summary

In this work we study different population models of ordinary differential equations of one and two species, respectively. In particular, we study in detail the prey-predator Lotka-Volterra model. We compare the behavior of the species in the Lotka-Volterra model and in different variants of that system.

An outline of this work is as follows: in Chapter 2 we describe the different population models and show its corresponding behavior. In Chapter 3, we study theoretically the original model of Lotka-Volterra, where its stationary points, trajectories and the local stability of such model are analyzed. In Chapter 4, we study the Lotka-Volterra logistic model. We analyze the existence and uniqueness of solutions for system, stationary points and their local and global stability. Finally, in Chapter 5 we make numerical simulations related to the previous chapters and show the difference between the classic Lotka-Volterra model and some of its variants.

Índice general

1. Introducción	7
2. Descripción de distintos modelos de depredador-presa	11
2.1. Modelos poblacionales para una sola especie	11
2.1.1. El modelo de crecimiento de población de Malthus	11
2.1.2. El modelo de Verhulst o ecuación logística	12
2.1.3. El <i>efecto Allee</i>	13
2.2. Modelos poblacionales para dos especies	14
2.2.1. Modelo original de Lotka-Volterra	14
2.2.2. Modelo logístico de Lotka-Volterra	15
2.2.3. Respuesta funcional de los depredadores	16
3. Estudio teórico del modelo original de Lotka-Volterra	21
3.1. Ecuación característica y estabilidad local	21
3.2. Trayectorias	27
3.3. Estabilidad local del modelo original de Lotka-Volterra	29
4. Estudio teórico del modelo logístico de Lotka-Volterra	31
4.1. Ecuación logística	31
4.2. Existencia y unicidad de (2.5)	34
4.3. Puntos estacionarios y estabilidad local	35
4.4. Estabilidad global	41
5. Simulaciones numéricas y comparación del modelo de presa-depredador	51

Capítulo 1

Introducción

El principal objetivo de este trabajo es estudiar en detalle el modelo basado en ecuaciones diferenciales de presa-depredador de Lotka-Volterra. A partir de él, se introducen distintas variantes de dicho modelo.

El Capítulo 2 está dedicado a describir los distintos modelos poblacionales, tanto para una sola especie como para dos especies. A continuación se muestran las ecuaciones de los modelos descritos en este capítulo.

Empezamos con el *modelo de crecimiento de la población de Malthus* expresado mediante la ecuación:

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (1.1)$$

Más tarde, P.Verhulst modifica el modelo de Malthus donde la dinámica poblacional responde a la siguiente ecuación diferencial:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (1.2)$$

Dicha ecuación es denominada como *modelo de Verhulst o ecuación logística*.

A continuación introducimos el modelo matemático que representa el *efecto Allee* dado por la ecuación diferencial no lineal:

$$\frac{dx}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)(x - m) \quad (1.3)$$

Por último introducimos el *modelo original de Lotka-Volterra* para sistemas de poblaciones depredador-presa, que es el que cobra mayor importancia en este trabajo:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - axy = x(\alpha - ay) \\ \frac{dy}{dt} &= -\beta y + bxy = y(-\beta + bx)\end{aligned}\tag{1.4}$$

Introduciendo un término logístico en el sistema anterior obtenemos el siguiente sistema denominado *modelo logístico de Lotka-Volterra*

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(\alpha - By - Ax) \\ \frac{dy}{dt} &= y(\beta + Cx - Dy)\end{aligned}\tag{1.5}$$

Al final de este capítulo mostramos la respuesta funcional de los depredadores que representa la cantidad de presas que puede consumir un depredador en una unidad de tiempo. Esta respuesta funcional se puede escribir de forma general como:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(\alpha - Ax) - Bh(x)y \\ \frac{dy}{dt} &= y(\beta - Dy) + Ch(x)y,\end{aligned}\tag{1.6}$$

y consideramos 4 tipos.

La función utilizada en Holling tipo I es la siguiente:

$$h(x) = \begin{cases} \delta x & \text{si } 0 \leq x < c \\ \delta c & \text{si } c \geq x \end{cases}$$

La función utilizada en la respuesta funcional en Holling tipo II es:

$$h(x) = \frac{qx}{x+a}$$

La función utilizada en Holling tipo III, es:

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 + a^2}$$

Las funciones utilizadas en Holling tipo IV, vienen dadas por:

a) $h(x) = \frac{qx}{x^2 + a^2}$

b) $h(x) = \frac{qx^2}{x^2 - bx + a}$

c) $h(x) = \frac{qx^m}{x^n + a^n}$, con $1 \leq m < n$

Las gráficas que representan dichas funciones están introducidas en el capítulo.

En el Capítulo 3, se hace un estudio teórico del modelo original de Lotka-Volterra, donde se analiza sus puntos estacionarios, trayectorias y la estabilidad local de dicho modelo.

En el Capítulo 4, se estudia de manera teórica el modelo logístico de Lotka-Volterra. Se resuelve en detalle la ecuación logística introducida en el primer capítulo y posteriormente vemos la existencia y unicidad del sistema, los puntos estacionarios y la estabilidad local y global.

Finalmente, en el Capítulo 5 hacemos simulaciones numéricas con Matlab relacionadas con el capítulo anterior y mostramos la diferencia que hay entre el clásico modelo de Lotka-Volterra y alguna de sus variantes.

Capítulo 2

Descripción de distintos modelos de depredador-presa

En este capítulo haremos una breve descripción del comportamiento dinámico y su estudio teórico de los modelos matemáticos básicos de poblaciones simples y de sistemas de dos especies depredador-presa interactuando.

2.1. Modelos poblacionales para una sola especie

2.1.1. El modelo de crecimiento de población de Malthus

En el año 1798, el economista británico Thomas Robert Malthus, publicó la obra *Ensayo sobre el principio de la población*. Según su hipótesis, la velocidad de crecimiento de la población es proporcional al tamaño de la población. Esta hipótesis se expresa mediante la ecuación diferencial

$$\frac{dx}{dt} = rx, \quad (2.1)$$

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de la población, en cada tiempo $t \geq 0$ y r es la constante de proporcionalidad, conocida como la tasa de crecimiento intrínseca de la población, se interpreta como la diferencia entre las tasas de natalidad, mortalidad y migración.

La ecuación (2.1) se conoce como el modelo Malthusiano para el crecimiento de poblaciones. La solución de esta ecuación diferencial es:

$$x(t) = x_0 e^{rt},$$

donde $x(0) = x_0 > 0$ es el tamaño de la población en el tiempo inicial. Para la ecuación (2.1), la población tiene un crecimiento exponencial si $r > 0$. Sin embargo, el modelo fue muy cuestionado, porque hay poblaciones que no tienen un crecimiento exponencial ilimitado a largo plazo.

2.1.2. El modelo de Verhulst o ecuación logística

El biólogo y matemático P.Verhulst en (1838) modifica el modelo de Malthus.

Consideró que algunos recursos sólo están disponibles en cantidades limitadas, cada población crece a un nivel de saturación K en el que no puede crecer más y debe competir por dichos recursos, este nivel se conoce como *capacidad de carga del medio ambiente*. Por lo tanto, la dinámica poblacional responde a la ecuación diferencial:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) \quad (2.2)$$

La ecuación (2.2) se conoce como la ecuación logística, donde $x = x(t)$ indica el tamaño de la población, en cada tiempo $t \geq 0$, r es la tasa de crecimiento intrínseca de la población y K es la capacidad de carga del medio ambiente. La solución (deducida con detalle en la Sección 4.1) de la ecuación (2.2) es:

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}},$$

donde $x(0) = x_0 > 0$, es el tamaño de la población en el tiempo inicial. Si la población inicial x_0 es menor que K , el crecimiento de la población aumenta asintóticamente hasta K . Sin embargo, si la población inicial x_0 es mayor a K , entonces el crecimiento de la población empieza a disminuir asintóticamente hasta K .

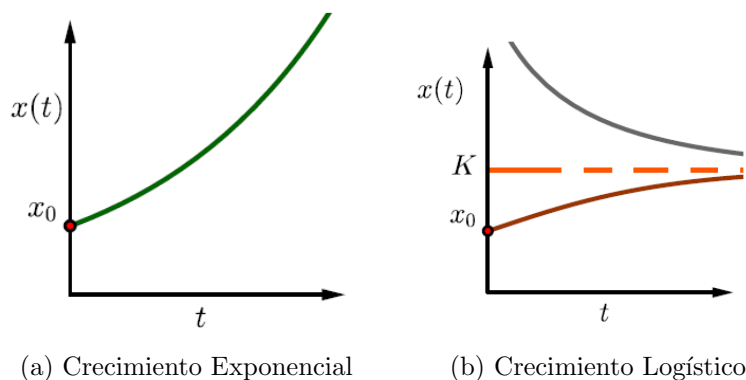


Figura 2.1: Gráficas exponencial y logística

Figura 2.1: (a) Crecimiento exponencial de $x(t) = x_0 e^{rt}$, para $r > 0$.

(b) Crecimiento logístico de $x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}}$.

2.1.3. El efecto Allee

Warder Clyde Allee era un zoólogo y ecologista de la Universidad de Chicago, que se interesó por investigar el comportamiento grupal de los animales. Observó que el crecimiento poblacional se limita cuando las especies se encuentran aglomeradas y sin competencia.

En el contexto de la dinámica poblacional, el *Efecto Allee* representa una situación en la cual el factor de crecimiento de la población disminuye por debajo de cierta densidad de población mínima. En algunas circunstancias este factor de crecimiento puede llegar a ser negativo, ocasionando un umbral de extinción. Para algunas especies existe un nivel mínimo m de población viable, por debajo del cual la especie tiende a extinguirse.

Un modelo matemático que representa al *Efecto Allee* está dado por la ecuación diferencial no lineal:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) \quad (2.3)$$

donde $x(t)$ es el tamaño de la población de presas en cualquier tiempo $t \geq 0$, $m > 0$ es el tamaño mínimo viable de la población (o umbral de extinción), $r > 0$ es la tasa de crecimiento intrínseca de la población y $K > 0$ es la capacidad de carga del medio ambiente.

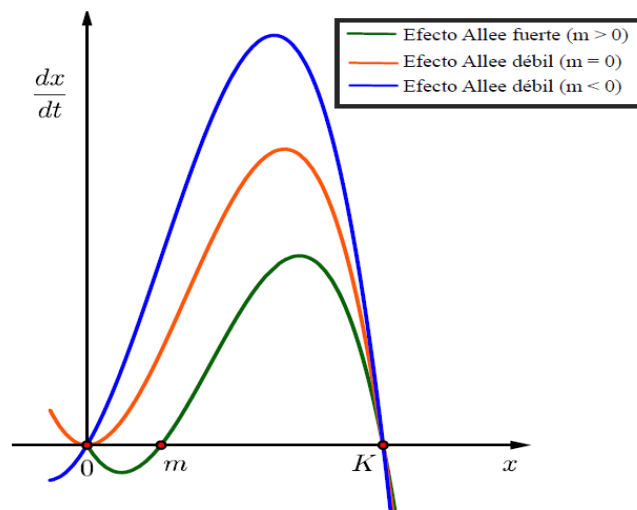


Figura 2.2: Función descompensada o comportamiento Allee

Si $m > 0$, la ecuación diferencial representa el *efecto Allee fuerte* o una descompensación crítica, donde la tasa de crecimiento en el límite de baja densidad es negativa. Si $0 < x < m$, la tasa de crecimiento es negativa (ver Figura 2.2), es decir, $\frac{dx}{dt} < 0$ lo que implica que la población

se extingue. Es decir, la población debe superar este umbral para poder crecer. Si $m \leq 0$, la ecuación diferencial representa el *efecto Allee débil* o una descompesación pura, donde la tasa de crecimiento es positiva en la densidad cero y no tiene un umbral de crecimiento.

2.2. Modelos poblacionales para dos especies

2.2.1. Modelo original de Lotka-Volterra

En general una población no vive aislada y las especies tienen «enemigos»: algunas se alimentan de otras; hay depredadores y presas. Uno de los modelos que incorporan interacciones entre depredadores y presas fue propuesto en 1925 por el biofísico americano Alfred Lotka y en forma independiente por el matemático italiano Vito Volterra. El modelo de Lotka-Volterra describe las interacciones entre dos especies en un ecosistema: una población que consiste de *presas* (e.g. conejos) y una población que consiste de *depredadores* (e.g. zorros) y supone las siguientes hipótesis:

1. Los conejos tienen una cantidad ilimitada de comida y por lo tanto, en ausencia de zorros, la densidad de conejos $x = x(t)$ al tiempo t crecerá exponencialmente (ley de Malthus), es decir,

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x, \quad \text{con } \alpha > 0.$$

2. En presencia de zorros, $x(t)$ es decreciente debido al consumo de los zorros a una tasa proporcional a xy , donde $y = y(t)$ denota la densidad de zorros al tiempo t . Por lo tanto

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - axy, \quad \text{donde } \alpha > 0 \text{ y } a > 0 \text{ son constantes.}$$

Aquí axy representa la densidad de especies presa consumidas por especies depredador en una unidad de tiempo.

3. En ausencia de conejos, la densidad de zorros $y(t)$ decrecerá exponencialmente a cero (extinción), i.e.

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + bxy, \quad \text{con } \beta > 0 \text{ y } b > 0 \text{ constantes.}$$

Aquí $\frac{b}{a}$ es llamado el *factor de conversión* y claramente $0 < \frac{b}{a} < 1$, de forma que $0 < b < a$.

Resumiendo, obtenemos el siguiente modelo de Lotka-Volterra para sistemas de poblaciones depredador-presa:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - axy = x(\alpha - ay) \\ \frac{dy}{dt} &= -\beta y + bxy = y(-\beta + bx)\end{aligned}\tag{2.4}$$

El sistema anterior está conformado por un par de ecuaciones diferenciales cuadráticas y no posee una solución analítica general. Sin embargo, dados los parámetros α, β, a y b así como las condiciones iniciales $x(0) = x_0$ y $y(0) = y_0$, podemos realizar una integración numérica para aproximar la solución.

El modelo de Lotka-Volterra también es un modelo de retroalimentación ya que la población de presas tiene un efecto positivo en el tamaño de la población de depredadores, mientras que esta última tiene un efecto negativo en el tamaño de la población de presas.

2.2.2. Modelo logístico de Lotka-Volterra

La ecuación (2.4) presenta una explosión en la población de presas en el caso particular de ausencia de depredadores. Para remediar este comportamiento basta con introducir un término logístico en la ecuación para x , que da cuenta de la competencia intraespecie cuando el número de presas se hace arbitrariamente grande.

Aunque la población de depredadores no presenta en ningún caso el crecimiento exponencial, se puede introducir también el término logístico para modelar la competencia intraespecie de los depredadores. De esta forma la ecuación diferencial toma la forma:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(\alpha - By - Ax) \\ \frac{dy}{dt} &= y(\beta + Cx - Dy)\end{aligned}\tag{2.5}$$

con $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$, $A, B, C > 0$ y $D \geq 0$; no excluimos el caso $D = 0$ puesto que no da lugar a un comportamiento explosivo.

Este modelo es conocido como el *modelo logístico de Lotka-Volterra de un sistema depredador-presa*.

2.2.3. Respuesta funcional de los depredadores

La respuesta funcional, o tasa de consumo, expresa la acción de los depredadores en la tasa de crecimiento de la población de presas, y representa la cantidad de presas que puede consumir un depredador en una unidad de tiempo. Esta respuesta funcional fue clasificada en tres tipos por C.S Holling en 1959. En el año 1984, Taylor describe un cuarto tipo llamado Holling tipo IV o respuesta funcional no monótona. A continuación se presentan estos cuatro tipos de respuesta funcional de forma que el modelo de Lotka-Volterra logístico queda de la siguiente forma:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(\alpha - Ax) - Bh(x)y \\ \frac{dy}{dt} &= y(\beta - Dy) + Ch(x)y\end{aligned}\tag{2.6}$$

siendo $h(x)$ la función definida en cada uno de los siguientes apartados.

Respuesta funcional Holling tipo I

La respuesta funcional se obtiene suponiendo que el cambio en la densidad de población de depredadores es proporcional a la densidad de la población de presas disponibles, es decir, existe un aumento lineal de la tasa de ataque de la población de depredadores respecto a la densidad de población de presas, hasta llegar a un punto a partir del cual la tasa máxima de ataque se hace constante. La función utilizada en la respuesta funcional Holling tipo I, viene dada por:

$$h(x) = \begin{cases} \delta x & \text{si } 0 \leq x < c \\ \delta c & \text{si } c \geq x \end{cases}$$

donde δ es una constante, c representa la saturación y $x(t)$ es la densidad de la población de presas en el tiempo $t \geq 0$.

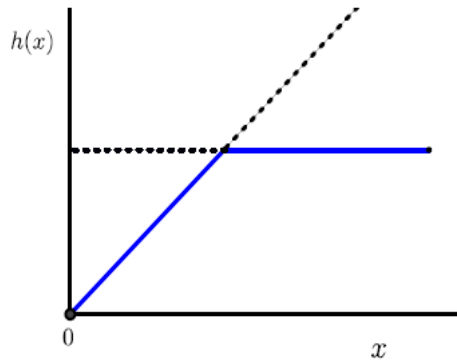


Figura 2.3: La respuesta funcional Holling tipo I

Respuesta funcional Holling tipo II

En esta respuesta funcional aparece un segundo parámetro denominado tiempo de manipulación. El tiempo de manipulación incluye el tiempo de perseguir, dominar y comer a cada presa, como también el tiempo que el depredador toma para prepararse e ir a buscar más presas. En este caso, el tiempo de búsqueda disminuye y el tipo de respuesta resulta en un incremento desacelerado del consumo a medida que aumenta la población de presas consumidas hasta que la función se estabiliza puesto que el depredador se satura.

La función utilizada en esta respuesta funcional, está dada por:

$$h(x) = \frac{qx}{x + a}$$

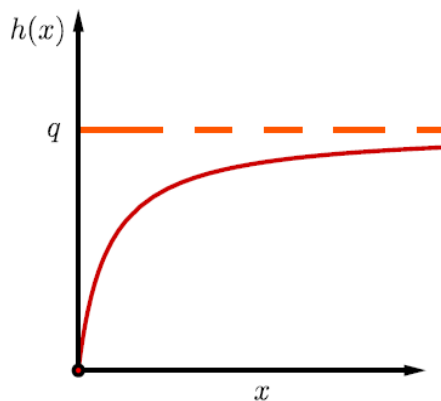


Figura 2.4: La respuesta funcional Holling tipo II

donde $x(t)$ representa la densidad de la población de presas en el tiempo $t \geq 0$, q es la tasa

máxima de consumo per cápita y a es la tasa de saturación media, es decir, la cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo.

Se puede observar que si $x \rightarrow \infty$ entonces $h(x) \rightarrow q$, es decir, q es el valor máximo de la tasa de depredación de $h(x)$.

Respuesta funcional Holling tipo III

Esta respuesta expresa una curva de crecimiento sigmoidea, donde la cantidad de presas atacadas por depredador aumenta lentamente a bajos niveles de población de presas, luego disminuye a altas densidades hasta que se estabiliza. Aquí, la cantidad de presas consumidas se acelera con el aumento de la densidad de presas hasta que el tiempo de manipulación comienza a limitar su consumo.

La función utilizada en Holling tipo III, es

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 + a^2}$$

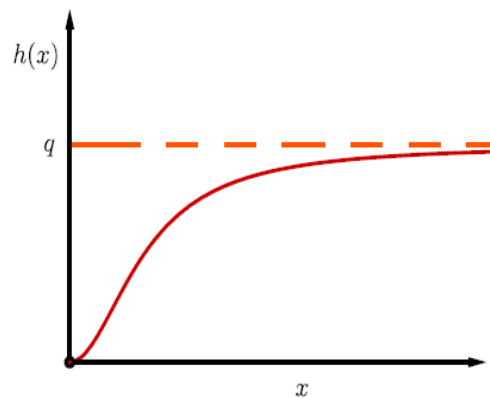


Figura 2.5: La respuesta funcional Holling tipo III

donde $x(t)$ representa la densidad de la población de presas en el tiempo $t \geq 0$, q es la tasa máxima de consumo per cápita y a representa la tasa de saturación media, es decir, la cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo.

Respuesta funcional Holling tipo IV

Esta respuesta es utilizada para modelar comportamientos antidepredatorios (APB), llamado formación de grupos de defensa y el fenómeno de agregación, el cual es empleado por las presas para evitar la depredación.

La primera parte de la curva (ver Figura 2.6), puede corresponder a cualquiera de los tipos previos de respuestas funcionales, por lo tanto, el foco de atención surge por la disminución de la cantidad de presas consumidas que algunas veces se observa en altas densidades de presas. Existen tres posibles causas de esta reducción. Primero, los depredadores se concentran menos en una presa individual cuando existen muchas presas para escoger. Segundo, algunas presas pueden cooperar, compartiendo la carga de vigilar la presencia de depredadores e informar a otros de la presencia. Tercero, algunas presas podrían intimidar e incluso defenderse contra el ataque de los depredadores.

Las funciones utilizadas en Holling tipo IV, vienen dadas por:

a) $h(x) = \frac{qx}{x^2 + a^2}$

b) $h(x) = \frac{qx^2}{x^2 - bx + a}$

c) $h(x) = \frac{qx^m}{x^n + a^n}$, con $1 \leq m < n$

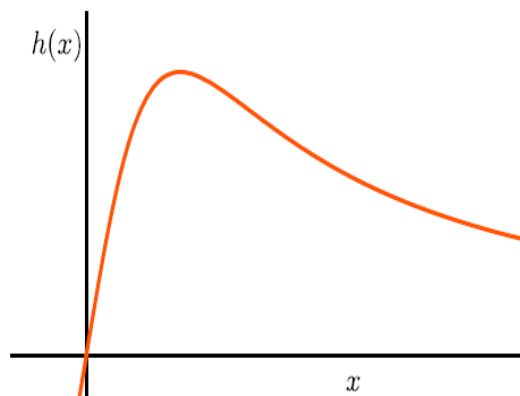


Figura 2.6: La respuesta funcional Holling tipo IV en el caso a)

Capítulo 3

Estudio teórico del modelo original de Lotka-Volterra

3.1. Ecuación característica y estabilidad local

En esta sección introduciremos algunas definiciones de estabilidad, y además, abordaremos el problema de determinar por medio de la ecuación característica la estabilidad local de un sistema.

Definición 3.1. Consideremos un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f_1(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= f_2(x, y)\end{aligned}\tag{3.1}$$

1. Un *punto de equilibrio* ocurre cuando $x(t)$ y $y(t)$ son constantes, de forma que $\frac{dx}{dt} = 0$ y $\frac{dy}{dt} = 0$. En un punto de equilibrio decimos que el sistema está en *reposo*. Los puntos de equilibrio se conocen también como *puntos estacionarios*, o *puntos singulares*, o *puntos críticos* o *puntos de reposo*.
2. Un punto de equilibrio (x^*, y^*) es *localmente asintóticamente estable* si la respuesta a una pequeña perturbación tiende a cero cuando el tiempo tiende a infinito, o más precisamente, si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x^* \quad \text{y} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = y^*$$

siempre y cuando $(x(t), y(t))$ comience en valores iniciales $P_0 \equiv (x(0), y(0)) \equiv (x_0, y_0)$ suficientemente cercanos al punto de equilibrio (x^*, y^*) . Los puntos de equilibrio localmente asintóticamente estables se conocen también como *pozos* o *atractores*. Al conjunto de todos los valores iniciales (x_0, y_0) cuyas trayectorias convergen a un atractor se le llama el *dominio de atracción*.

3. Un punto de equilibrio (x^*, y^*) es *estable*, pero no localmente asintóticamente estable, si la respuesta a una pequeña perturbación es pequeña pero no tiende a cero cuando el tiempo tiende a infinito. En este caso, el punto de equilibrio se llama *centro*. En este caso la solución regresará a la condición inicial en forma periódica, de tal manera que su trayectoria es una curva cerrada alrededor del punto de equilibrio, por lo que es llamada *ciclo*.
4. Un punto de equilibrio es *inestable* si condiciones iniciales (cerca del punto de equilibrio) producen soluciones que se alejan del punto de equilibrio al transcurrir el tiempo. Cerca de un punto de equilibrio inestable, pequeñas perturbaciones a condiciones iniciales tienden a afectar drásticamente las soluciones. Los puntos de equilibrio inestables se conocen también como *fuentes* o *repulsores*.

Observación 3.1. El sistema (2.4) tiene dos puntos de equilibrio, a saber,

$$\mathbf{0} \equiv (0, 0) \quad \text{y} \quad P^* \equiv \left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a} \right).$$

Más adelante, en la Sección 3.3, deducimos que el punto de equilibrio $\mathbf{0}$ del sistema (2.4) es inestable y que el punto de equilibrio P^* es estable (pero no localmente asintóticamente) y es un centro.

Ahora, consideremos nuevamente el modelo autónomo (3.1) y supongamos que tiene un punto de equilibrio en (\bar{x}, \bar{y}) , de forma que

$$f_1(\bar{x}, \bar{y}) = 0 \quad \text{y} \quad f_2(\bar{x}, \bar{y}) = 0 \tag{3.2}$$

Para analizar la estabilidad lineal del modelo (3.1) en (\bar{x}, \bar{y}) sustituimos

$$x(t) = \bar{x} + u_1(t) \quad \text{e} \quad y(t) = \bar{y} + u_2(t)$$

en (3.1), donde $0 < u_i(t) \ll 1$ (con $i = 1, 2$), considerando así una pequeña perturbación.

Usando la expansión en serie de Taylor obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= f_1(\bar{x} + u_1, \bar{y} + u_2) \\ &= f_1(\bar{x}, \bar{y}) + \left(u_1 \frac{\partial}{\partial x} + u_2 \frac{\partial}{\partial y} \right) f_1(x, y)|_{(\bar{x}, \bar{y})} \\ &\quad + \frac{1}{2!} \left(u_1 \frac{\partial}{\partial x} + u_2 \frac{\partial}{\partial y} \right)^2 f_1(x, y)|_{(\bar{x}, \bar{y})} + \dots\end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}\frac{du_2}{dt} &= f_2(\bar{x} + u_1, \bar{y} + u_2) \\ &= f_2(\bar{x}, \bar{y}) + \left(u_1 \frac{\partial}{\partial x} + u_2 \frac{\partial}{\partial y} \right) f_2(x, y)|_{(\bar{x}, \bar{y})} \\ &\quad + \frac{1}{2!} \left(u_1 \frac{\partial}{\partial x} + u_2 \frac{\partial}{\partial y} \right)^2 f_2(x, y)|_{(\bar{x}, \bar{y})} + \dots\end{aligned}$$

Usando (3.2) y linealizando (ya que $u_1(t)$ y $u_2(t)$ son muy pequeñas), obtenemos

$$\frac{du_1}{dt} = u_1 \frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}} + u_2 \frac{\partial f_1}{\partial \bar{y}} \quad \text{y} \quad \frac{du_2}{dt} = u_1 \frac{\partial f_2}{\partial \bar{x}} + u_2 \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}} \quad (3.3)$$

donde $\frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}}, \frac{\partial f_1}{\partial \bar{y}}, \frac{\partial f_2}{\partial \bar{x}}, \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}}$ denota los valores de $\frac{\partial f_1}{\partial x}, \frac{\partial f_1}{\partial y}, \frac{\partial f_2}{\partial x}, \frac{\partial f_2}{\partial y}$ en el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) . Consideraremos la solución en la forma

$$u_1 = A_1 e^{\lambda t} \quad \text{y} \quad u_2 = A_2 e^{\lambda t}. \quad (3.4)$$

Observamos que u_1 y u_2 no se anulan simultáneamente ya que hemos realmente generado una perturbación. Sustituyendo u_1 y u_2 de (3.4) en (3.3) y simplificando llegamos a

$$\begin{aligned}\left(\lambda - \frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}} \right) A_1 - \frac{\partial f_1}{\partial \bar{y}} A_2 &= 0 \\ -\frac{\partial f_2}{\partial \bar{x}} A_1 + \left(\lambda - \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}} \right) A_2 &= 0,\end{aligned}$$

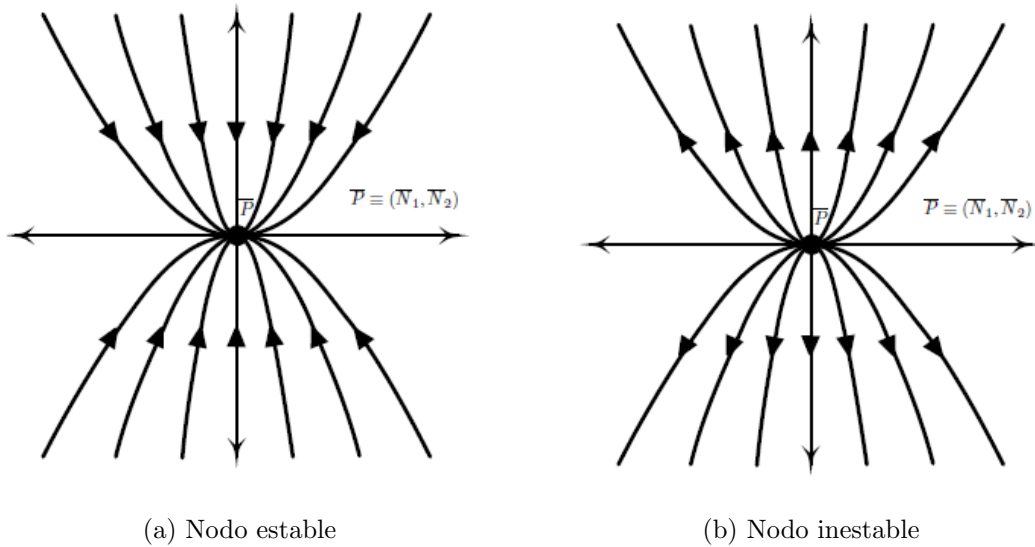


Figura 3.1: Cuando las raíces de la ecuación característica son reales y tienen el mismo signo (caso 1), entonces el punto de equilibrio es estable o inestable, ya sea que el signo de las raíces sea negativo o positivo respectivamente.

o bien, en forma matricial,

$$\begin{pmatrix} \lambda - \frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}} & -\frac{\partial f_1}{\partial \bar{y}} \\ -\frac{\partial f_2}{\partial \bar{x}} & \lambda - \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} A_1 \\ A_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Ya que u_1 y u_2 no se anulan simultáneamente, lo mismo ocurre con A_1 y A_2 , de forma que

$$\begin{vmatrix} \lambda - \frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}} & -\frac{\partial f_1}{\partial \bar{y}} \\ -\frac{\partial f_2}{\partial \bar{x}} & \lambda - \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}} \end{vmatrix} = 0$$

y por lo tanto

$$\lambda^2 - \left(\frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}} + \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}} \right) \lambda + \left(\frac{\partial f_1}{\partial \bar{x}} \frac{\partial f_2}{\partial \bar{y}} - \frac{\partial f_1}{\partial \bar{y}} \frac{\partial f_2}{\partial \bar{x}} \right) = 0. \quad (3.5)$$

Esta ecuación se conoce como la *ecuación característica*. Es una ecuación cuadrática en λ y por lo tanto tiene dos soluciones λ_1 y λ_2 . La solución general la podemos entonces escribir como

$$\begin{aligned} u_1(t) &= a_1 e^{\lambda_1 t} + a_2 e^{\lambda_2 t} \\ u_2(t) &= a_3 e^{\lambda_1 t} + a_4 e^{\lambda_2 t} \end{aligned} \quad (3.6)$$

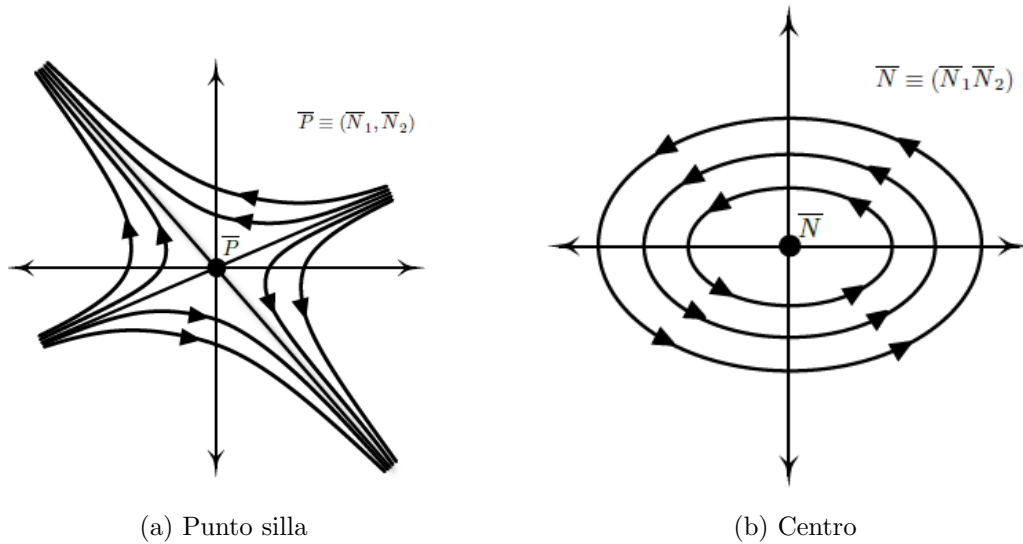


Figura 3.2: (a) Si las raíces de la ecuación característica son reales y tienen signos contrarios (caso 2), entonces el punto de equilibrio es un punto silla. (b) Si las raíces de la ecuación característica son imaginarias (caso 4), entonces el punto de equilibrio es un centro.

donde $a_i \in \mathbb{R}$ (con $i = 1, \dots, 4$). Usando $x(t) = \bar{x} + u_1(t)$ y $y(t) = \bar{y} + u_2(t)$ junto con (3.6), obtenemos los siguientes casos:

Caso 1: NODO. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (3.5) son reales y tienen el mismo signo. En este caso el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) se clasifica como *nodo* (o *punto nodal*). Hay dos subcasos:

- Estable. Si $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, entonces el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) es un *nodo estable*. En este caso $u_1 \rightarrow 0$ y $u_2 \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$ y por lo tanto $x(t) \rightarrow \bar{x}$ y $y(t) \rightarrow \bar{y}$ cuando $t \rightarrow \infty$ (ver Figura 3.1.a).
- Inestable. Si $\lambda_1, \lambda_2 > 0$, entonces el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) es un *nodo inestable*. En este caso $u_1(t) \rightarrow \infty$ y $u_2(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$ (ver Figura 3.1.b).

Caso 2: PUNTO SILLA. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (3.5) son reales y de signos diferentes. En este caso el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) se clasifica como *punto silla*. Ahora $u_1(t) \rightarrow \infty$ y $u_2(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$ y por lo tanto $x(t) \rightarrow \infty$ y $y(t) \rightarrow \infty$ cuando $t \rightarrow \infty$. De forma que (\bar{x}, \bar{y}) es *inestable* (ver Figura 3.2.a).

Caso 3: FOCO. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (3.5) son números complejos conjugados con parte real no nula. En este caso el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) se clasifica como *foco* (o *punto focal*). Cerca del punto focal a las trayectorias que corresponden a las soluciones se comportan como espirales.

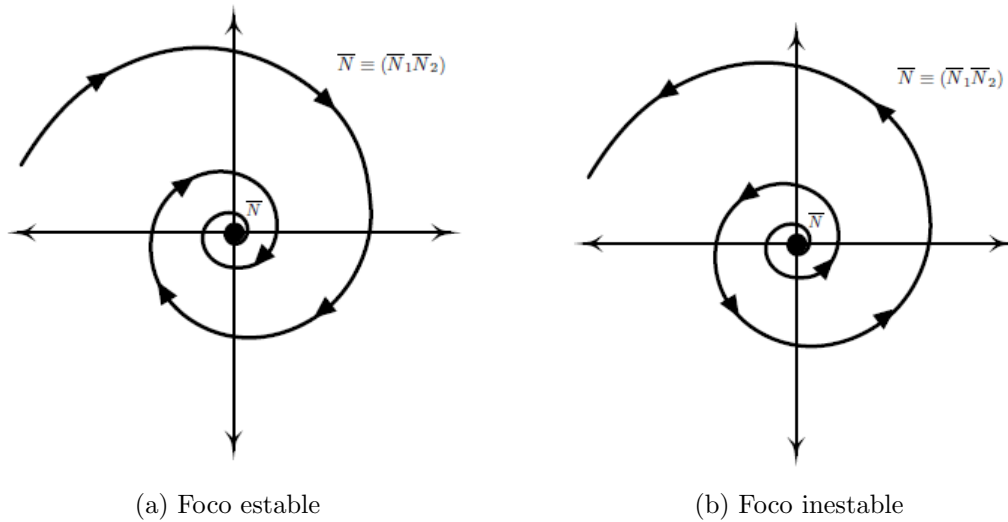


Figura 3.3: Cuando las raíces de la ecuación característica son números complejos conjugados con parte real no nula (Caso 3), entonces el punto de equilibrio es un foco. (a) Si las partes reales de las raíces son negativas, entonces el foco es estable. (b) Si las partes reales de las raíces son positivas, entonces el foco es inestable.

- Estable. Si las partes reales de λ_1 y λ_2 son ambas negativas, entonces el punto focal (\bar{x}, \bar{y}) es *estable* y las trayectorias de las soluciones son espirales que tienden hacia el punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) cuando $t \rightarrow \infty$ (ver Figura 3.3.b).
- Inestable. Si las partes reales de λ_1 y λ_2 son ambas positivas, entonces el punto focal (\bar{x}, \bar{y}) es *inestable* y las trayectorias de las soluciones son espirales que tienden a alejarse del punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) cuando $t \rightarrow \infty$ (ver Figura 3.3.b).

Caso 4: CENTRO. Las raíces λ_1 y λ_2 de la ecuación característica (3.5) son números imaginarios. En este caso las trayectorias de las soluciones alrededor del punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) son curvas cerradas que corresponden a soluciones periódicas de la ecuación diferencial lineal (3.3). En este caso al punto de equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) se clasifica como *centro* (o *punto vértice*) y se ilustra en la Figura 3.2.b. Observemos que el centro es un punto de equilibrio estable, pero no localmente asintóticamente estable.

3.2. Trayectorias

Del sistema (2.4) obtenemos

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(-\beta + bx)}{x(\alpha - ay)} \quad (3.7)$$

Hacemos separación de variables e integramos para así obtener

$$\int_{t=0}^t \frac{1}{y}(\alpha - ay)dy = \int_{t=0}^t \frac{1}{x}(-\beta + bx)dx.$$

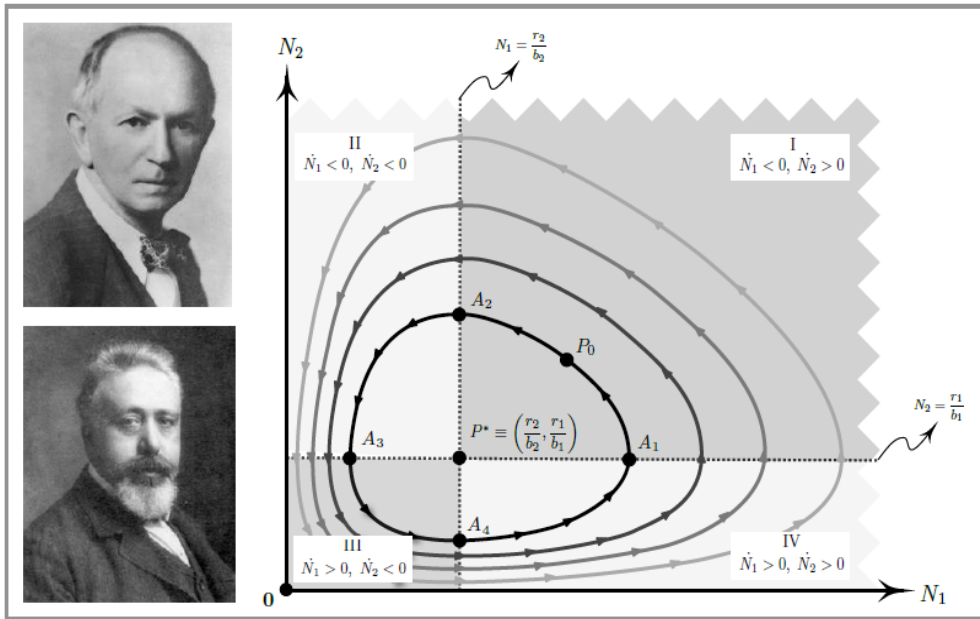


Figura 3.4: Alfred Lotka (1880-1949, parte superior) y Vito Volterra (1860-1940, parte inferior) desarrollaron en 1925, de manera independiente, el modelo depredador-presa. En la gráfica se ilustran las *trayectorias*

Entonces

$$a \log \frac{y}{y_0} - a(y - y_0) = b(x - x_0) - \beta \log \frac{x}{x_0}$$

y así

$$\frac{y^\alpha x^\beta}{y_0^\alpha x_0^\beta} = e^{a(y-y_0)} e^{b(x-x_0)},$$

donde $x(0) = x_0$ y $y(0) = y_0$ son las poblaciones iniciales de presas y depredadores, respectivamente. A través de cada punto $P_0 \equiv (x_0, y_0)$ del primer cuadrante, obtenemos una curva de la familia

$$e^{-bx} x^\beta = \Phi e^{ay} y^{-\alpha}, \quad (3.8)$$

donde

$$\Phi = \frac{y_0^\alpha x_0^\beta}{e^{ay_0 + bx_0}}$$

es una constante. Estas curvas en el plano xy son las *trayectorias* del modelo de Lotka-Volterra (2.4) y son las que se ilustran en la Figura 3.4. El plano xy se llama *plano fase*.

Para describir la forma de las trayectorias consideremos los signos de las derivadas $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$ y $\dot{y} = \frac{dy}{dt}$ en las cuatro regiones I, II, III y IV en las que el primer cuadrante se divide al considerar las líneas rectas $x = \frac{\beta}{b}$ y $y = \frac{\alpha}{a}$. Los signos de \dot{x} y \dot{y} en estas cuatro regiones los obtenemos de (2.4). Supongamos primero que el punto inicial $P_0 \equiv (x_0, y_0)$ se encuentra en la región I. En esta región x es decreciente e y es creciente, de forma que el punto se moverá en dirección contraria a las manecillas del reloj al transcurrir el tiempo hasta que alcance el punto A_2 , donde $\dot{y} = \frac{dy}{dx} = 0$, por lo que la tangente a la trayectoria en A_2 es paralela al eje x . Una vez en la región II, tanto x como y son decrecientes y el punto continúa moviéndose en dirección contraria a las manecillas del reloj hasta que alcanza el punto A_3 donde $\dot{x} = \frac{dx}{dy}$ está indefinida y por lo tanto la tangente a la trayectoria en A_3 es paralela al eje y . Similarmente, en la región III, x es creciente mientras que y es decreciente hasta el punto A_4 , y en la región IV tanto x como y son crecientes hasta el punto A_1 . Todas las trayectorias son entonces descritas por un movimiento en dirección contraria a las manecillas del reloj y se acumulan alrededor de los ejes ya que se acercan a ellos pero nunca son incidentes. Podemos entonces confirmar que todas las soluciones de (2.4) van a ser órbitas periódicas cerradas alrededor del punto $P^* = \left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a}\right)$.

Vamos a probar que el interior del primer cuadrante es un conjunto invariante para el sistema (2.4). La solución trivial $x(t) = 0$, $y(t) = y_0 e^{-\beta t}$, $y_0 > 0$ corresponde a una trayectoria en el plano de fase que coincide con el semieje vertical positivo. Análogamente la solución $y(t) = 0$, $x(t) = x_0 e^{\alpha t}$, $x_0 > 0$ corresponde al semieje horizontal positivo en el plano de fase. El origen del plano de fase también corresponde con una solución trivial del sistema (2.4), que es $x(t) = y(t) = 0$. Estas tres trayectorias juntas forman una frontera para el primer cuadrante del plano de fases: $\{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0\}$.

Sabemos que en un sistema autónomo las trayectorias no pueden cortarse, ya que eso daría lugar a dos soluciones x_1 y x_2 tales que $x_1(t_1) = x_2(t_2)$, para unos determinados instantes t_1 y t_2 , con $T = t_2 - t_1$. Pero en un sistema autónomo, si $x_1(t) = x_3(t_1 + T) = x_3(t_2) = x_2(t_2)$ contradiciendo así el teorema de existencia y unicidad.

Como consecuencia inmediata tenemos que el interior del primer cuadrante, que denotamos por:

$$C_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x > 0, y > 0\}$$

es invariante en el sentido de que toda solución que comienza en él, permanece en él; en otras palabras, que si partimos de unas poblaciones iniciales positivas, $x_0 > 0$, $y_0 > 0$, no se puede dar $x(t) \leq 0$ ni $y(t) \leq 0$ en ningún tiempo finito t , consistentemente con el significado físico que se asigna a los modelos poblacionales.

El punto crítico $P^* = \left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a}\right)$ en C_1 es un centro tal como se demostrará más adelante. Por tanto las trayectorias en el mapa de fases son, como anunciábamos anteriormente, curvas cerradas alrededor del punto crítico, lo cual corresponde a soluciones periódicas en el tiempo para $x(t)$ e $y(t)$.

Observación 3.2. Cambiar las tasas per cápita de nacimiento y muerte tiene únicamente el efecto de cambiar el periodo de la oscilación, i.e. ninguna de las dos poblaciones será dominante y tampoco hay posibilidad de que ninguna de las dos se extinga, de forma que tanto las presas como los depredadores coexisten juntos.

3.3. Estabilidad local del modelo original de Lotka-Volterra

Sabemos que el modelo de Lotka-Volterra (2.4) tiene dos puntos de equilibrio, a saber $\mathbf{0} \equiv (0, 0)$ y $P^* \equiv \left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a}\right)$. Sean

$$f_1(x, y) = \alpha x - axy \quad y \quad f_2(x, y) = -\beta y + bxy \quad (3.9)$$

donde $\alpha, \beta, a, b > 0$ son constantes positivas. Entonces

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial x} &= \alpha - ay & \frac{\partial f_1}{\partial y} &= -ax \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} &= by & \frac{\partial f_2}{\partial y} &= -\beta + bx. \end{aligned} \quad (3.10)$$

Analicemos ahora los dos puntos de equilibrio sustituyendolos en (3.10).

I. Punto de equilibrio $(0, 0)$. En este caso tenemos

$$\left. \frac{\partial f_1}{\partial x} \right|_{(0,0)} = \alpha, \quad \left. \frac{\partial f_1}{\partial y} \right|_{(0,0)} = 0, \quad \left. \frac{\partial f_2}{\partial x} \right|_{(0,0)} = 0, \quad \left. \frac{\partial f_2}{\partial y} \right|_{(0,0)} = -\beta. \quad (3.11)$$

Por lo tanto la ecuación característica es (usando (3.5))

$$\begin{aligned}\lambda^2 - (\alpha - \beta)\lambda - \alpha\beta &= 0 \implies (\lambda - \alpha)(\lambda + \beta) = 0 \\ \implies \lambda &= \alpha, -\beta.\end{aligned}$$

Observamos entonces que las raíces de la ecuación característica son reales y tienen signos opuestos (caso 2), y por lo tanto el punto de equilibrio $(0, 0)$ es *inestable*, es un *punto silla*.

II. Punto de equilibrio $P^* \equiv \left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a}\right)$. En este caso tenemos

$$\left.\frac{\partial f_1}{\partial x}\right|_{P^*} = 0, \left.\frac{\partial f_1}{\partial y}\right|_{P^*} = -\frac{a\beta}{b}, \left.\frac{\partial f_2}{\partial x}\right|_{P^*} = \frac{b\alpha}{a}, \left.\frac{\partial f_2}{\partial y}\right|_{P^*} = 0. \quad (3.12)$$

Por lo tanto la ecuación característica es (usando (3.5))

$$\lambda^2 + \alpha\beta = 0 \implies \lambda = \pm i\sqrt{\alpha\beta} \quad (\text{donde } i = \sqrt{-1}).$$

Entonces el punto de equilibrio P^* es estable pero no asintóticamente estable, es un centro (caso 4). Concluimos de la discusión anterior que el punto de equilibrio «interno», o de *coexistencia*, del modelo de Lotka-Volterra (3.5), es decir $P^* \equiv \left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a}\right)$, no es asintóticamente estable. La ausencia de estabilidad asintótica de este punto de equilibrio indica que *el sistema de Lotka-Volterra no posee un mecanismo para mantener un estado de coexistencia estable. Desde el punto de vista ecológico, la causa detrás de esto es la ausencia del concepto de capacidad de carga del hábitat para la especie de presas (es decir, la ausencia de competencia intraespecífica dentro en el hábitat para la especie de presas)*. Desde el punto de vista de la teoría de la estabilidad, el estado estable no trivial $\left(\frac{\beta}{b}, \frac{\alpha}{a}\right)$ es un *estado de equilibrio neutral*.

Capítulo 4

Estudio teórico del modelo logístico de Lotka-Volterra

4.1. Ecuación logística

En este capítulo estudiaremos en detalle la ecuación logística introducida en el capítulo 2. Esta ecuación nos ayudará más adelante a probar la existencia y unicidad del sistema de Lotka-Volterra, así como su comportamiento asintótico.

Sea la ecuación logística

$$\begin{cases} x' = x(a - bx) & a \in \mathbb{R}, b > 0 \\ x(0) = x_0 > 0 \end{cases} \quad (4.1)$$

Vamos a estudiar la solución de dicha ecuación. Para ello realizaremos un cambio de variable del tipo:

$$z = \frac{1}{x} \Rightarrow z' = \frac{-x'}{x^2}$$

Sustituyendo este cambio en la ecuación logística (4.1), obtenemos

$$\begin{cases} z' = \frac{-x(a - bx)}{x^2} = \frac{-a + bx}{x} = b - az \\ z(0) = z_0 = \frac{1}{x_0} > 0 \end{cases} \quad (4.2)$$

Podemos observar que la ecuación resultante es del tipo lineal no homogénea. Ya realizado el

cambio de variable, resolvamos la ecuación (4.2). Supongamos que $a \neq 0$,

$$\begin{aligned} e^{at}(z' + az) &= e^{at}b \iff (e^{at}z)' = be^{at} \iff \\ e^{at}z - z_0 &= b \int_0^t e^{as} ds = \frac{b}{a}(e^{at} - 1) \iff \\ e^{at}z(t) &= \frac{b}{a}(e^{at} - 1) + z_0 \iff \\ z(t) &= \left(\frac{b}{a}(e^{at} - 1) + z_0\right)e^{-at}. \end{aligned}$$

Deshacemos el cambio de variables y concluimos que la solución de la ecuación (4.1) es:

$$x(t) = \frac{e^{at}}{\frac{b}{a}(e^{at} - 1) + \frac{1}{x_0}}. \quad (4.3)$$

Como $a \in \mathbb{R}$, puede ocurrir que $a = 0$, por tanto la ecuación (4.2) sería de la forma siguiente:

$$\begin{cases} z' = \frac{-x(a - bx)}{x^2} = b \\ z(0) = z_0 = \frac{1}{x_0} \end{cases} \quad (4.4)$$

De nuevo resolvemos la ecuación (4.4) y obtenemos:

$$a' = b \Rightarrow z(t) = bt + z_0$$

Volvemos a deshacer el cambio de variables y la solución de la ecuación (4.1) cuando $a = 0$ es:

$$x(t) = \frac{1}{bt + \frac{1}{x_0}} \quad (4.5)$$

Ya conocidas las soluciones de la ecuación logística (4.1), vamos a ver el comportamiento de ambas dependiendo de los valores de a, b .

Proposición 4.1. *Sea $x(t)$ la única solución de (4.1) con $b > 0$.*

1. Si $a > 0$ entonces

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \frac{a}{b} > 0.$$

2. Si $a \leq 0$ entonces

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0.$$

Demostración:

1. Vamos a estudiar en primer lugar el caso en el que $a, b > 0$ y con dato inicial $x_0 > 0$. Veamos que la solución de la ecuación logística (4.1) existe y es única. Como $a \neq 0$, estudiaremos la solución (4.3). Para demostrar que la solución existe sólo tenemos que ver que el denominador no se anula. Sea el denominador:

$$\frac{b}{a}(e^{at} - 1) + \frac{1}{x_0}. \quad (4.6)$$

Como $t \geq 0$ entonces $e^{at} \geq 1 \Rightarrow e^{at} - 1 \geq 0$. Por tanto, el denominador nunca se anula. Con esto hemos probado que existe una única solución (4.3) para todo $t \geq 0$ cuando $a, b > 0$. Ya visto que existe una solución, vamos a calcular su límite.

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{1}{\frac{b}{a}\left(1 - \frac{1}{e^{at}}\right) + \frac{1}{x_0 e^{at}}} = \frac{a}{b} > 0.$$

Observamos que cuando $t \rightarrow +\infty$ la solución tiende a un número finito positivo.

2. Sea ahora el caso en el que $a < 0$, $b > 0$ y condición inicial positiva. En primer lugar probaremos que existe una única solución para todo $t \leq 0$. Como hemos hecho anteriormente, queremos ver que el denominador de (4.3) no se anula cuando $t \leq 0$, siendo dicho denominador (4.6). Como $a < 0$, obtenemos que $e^{at} \leq 1$ para todo $t \geq 0$, por lo que $e^{at} - 1 \leq 0$. Pero $\frac{a}{b} < 0$, por tanto $\frac{a}{b}(e^{at} - 1) > 0$.

De nuevo el denominador de la solución (4.3) no se anula.

Ya demostrado que la solución (4.3) existe, vamos a calcular su límite.

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{e^{at}}{\frac{b}{a}(e^{at} - 1) + \frac{1}{x_0}} = \frac{0}{\frac{-b}{a} + \frac{1}{x_0}} = 0.$$

4.2. Existencia y unicidad de (2.5)

En esta sección veremos la existencia y unicidad del sistema:

$$\begin{cases} x' = x(\alpha - By - Ax) \equiv f_1(x, y) \\ y' = y(\beta + Cx - Dy) \equiv f_2(x, y) \\ (x(0), y(0)) = (x_0, y_0) \geq (0, 0) \end{cases} \quad (4.7)$$

con $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y $A, B, C, D > 0$.

Nota 4.2.1. La condición inicial se puede comportar de la siguiente forma:

- Si $x_0 \equiv y_0 \equiv 0$, por unicidad de la solución, entonces la única solución de (4.7) es $(x, y) \equiv (0, 0)$.
- Si $x_0 \equiv 0, y_0 > 0$ entonces la única solución de (4.7) es $x = 0$ e y solución de una ecuación logística, estudiada en la Sección 4.1.
- Si $y_0 \equiv 0, x_0 > 0$ ocurre lo mismo que en el apartado anterior.
- Si $x_0 > 0, y_0 > 0$ entonces las soluciones del sistema (4.7) son positivas.

En efecto, las ecuaciones del sistema (4.7) se pueden escribir de la forma

$$x' = xa(t) \quad x_0 > 0,$$

donde $a(t)$ es una función que viene dada por (4.7). Luego la solución es de la forma

$$x = e^{A(t)}x_0 > 0,$$

donde $A(t)$ es la primitiva de $a(t)$. Análogo para y . Por tanto observamos que si $(x_0, y_0) > (0, 0)$, no existe $t_0 > 0$ tal que $x(t_0) = 0$ e $y(t_0) = 0$. Por tanto las soluciones (x, y) correspondientes a (4.7) son positivas.

Proposición 4.2. *Sea el sistema de Lotka-Volterra (4.7). Entonces existe una única solución positiva global en tiempo.*

Demostración: Vamos a probar que la solución existe y es única. En primer lugar, sabemos por el Teorema de Picard, que la solución existe localmente en tiempo, ya que f_1 y f_2 son regulares.

El objetivo de la prueba es acotar las ecuaciones del sistema (4.7), por separadas, ya que conjuntamente, como un sistema, no cumple las condiciones del Teorema de Comparación. Las ecuaciones que usaremos para acotar las de nuestro sistema son las estudiadas en la Sección 4.1, es decir, las ecuaciones logísticas.

Empecemos con la primera ecuación:

$$x' = x(\alpha - Ax - By) \leq x(\alpha - Ax) \Rightarrow x(t) \leq L(t)$$

donde $L(t)$ es la solución de la ecuación logística:

$$\begin{cases} x' = x(\alpha - Ax) \\ x(0) = x_0 \end{cases}$$

$\Rightarrow x(t)$ existe $\forall t > 0$.

Para la segunda ecuación tenemos lo siguiente:

$$y' = y(\beta - Dy + Cx) \leq y(\beta + CL(t) - Dy) \leq y(\beta + CL_0 - Dy)$$

$\Rightarrow y(t) \leq M(t)$ donde M es solución de $M' = M(\beta + CL_0 - DM)$,

donde L_0 es la cota de $L(t)$.

4.3. Puntos estacionarios y estabilidad local

A continuación, estudiaremos los puntos estacionarios y la estabilidad local de cada uno de ellos.

Lema 4.1. *Sea el sistema de Lotka-Volterra (2.5). Los puntos de equilibrio son los siguientes:*

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = \left(\frac{\alpha}{A}, 0\right), \quad P_3 = \left(0, \frac{\beta}{D}\right)$$

$$P_4 = \left(\frac{D\alpha - B\beta}{AD + BC}, \frac{A\beta + C\alpha}{AD + BC}\right)$$

Se tiene:

a) Si $\alpha, \beta < 0$ entonces P_1 es localmente estable.

b) Si $\alpha > 0$ y $\beta < -\alpha \frac{C}{A}$ entonces P_2 es localmente estable.

c) Si $\beta > 0$ y $\beta > \alpha \frac{D}{B}$ entonces P_3 es localmente estable.

d) Si $\alpha > \frac{\beta B}{D}$ y $\beta > -\alpha \frac{C}{A}$ entonces P_4 es localmente estable.

Demostración: Vamos a calcular los puntos de equilibrio del sistema (2.5). Para dicho cálculo igualaremos las ecuaciones del sistema no lineal a cero.

$$\begin{cases} 0 = f_1(x, y) \\ 0 = f_2(x, y) \end{cases}$$

Para obtener los puntos de equilibrio, vamos a diferenciar varios casos.

- Si $x = 0$. Sustituimos en el sistema.

$$y(\beta - Dy) = 0 \implies y = 0 \text{ ó } y = \frac{\beta}{D}$$

Si $x = 0$ e $y = 0$ entonces obtenemos uno de los puntos de equilibrio $P_1 = (0, 0)$. Por otro lado si $x = 0$ e $y = \frac{\beta}{D}$ el punto de equilibrio es $P_3 = \left(0, \frac{\beta}{D}\right)$

- Si $y = 0$. La ecuación que conseguimos es:

$$x(\alpha - Ax) = 0 \implies x = 0 \text{ ó } x = \frac{\alpha}{A}$$

Con estos valores conseguimos de nuevo el punto P_1 y volviendo a sustituir dicho valores en el sistema obtenemos el punto $P_2 = \left(\frac{\alpha}{A}, 0\right)$.

- Por último supongamos que $x, y \neq 0$. En este caso, el sistema sería:

$$\begin{cases} \alpha - Ax - By = 0 \\ \beta - Dy + Cx = 0 \end{cases}$$

De la primera ecuación obtenemos:

$$x = \frac{\alpha - By}{A}$$

Sustituyendo el resultado en la segunda ecuación:

$$\begin{aligned}\frac{\beta}{D} + \frac{C}{D}\left(\frac{\alpha - By}{A}\right) &= y \\ \frac{\beta}{D} + \frac{C\alpha}{DA} - \frac{CB y}{DA} &= y \\ \frac{\beta}{D} + \frac{C\alpha}{DA} - \frac{CB y}{DA} &= y \\ \frac{\beta}{D} + \frac{C\alpha}{DA} &= y\left(1 + \frac{CB}{DA}\right) \\ y &= \frac{\beta A + C\alpha}{AD + CB}\end{aligned}$$

Volvemos con $x = \frac{\alpha - By}{A}$ y sustituimos el valor de y obtenido:

$$\begin{aligned}\frac{\alpha}{A} - \frac{\beta}{A}\left(\frac{\beta A + C\alpha}{AD + CB}\right) &= x \\ \frac{\alpha}{A} - \frac{\beta BA}{A(AD + CB)} - \frac{BC\alpha}{A(AD + CB)} &= x \\ \frac{\alpha(AD + CB) - \beta BA - BC\alpha}{A(AD + CB)} &= x \\ \frac{\alpha AD + \alpha CB - \beta BA - BC\alpha}{A(AD + CB)} &= x \\ x &= \frac{\alpha D - \beta B}{AD + CB}\end{aligned}$$

Concluimos que el último punto de equilibrio del sistema es:

$$P_4 = \left(\frac{\alpha D - \beta B}{AD + CB}, \frac{\beta A + C\alpha}{AD + CB} \right)$$

Ya conocidos los puntos de equilibrio, vamos a demostrar que estos cuatro puntos son localmente estables bajo ciertas condiciones en los parámetros del problema. Primeramente, vamos a calcular la matriz jacobiana correspondiente al sistema (2.5):

$$J = \begin{pmatrix} \alpha - By - 2Ax & -Bx \\ Cy & \beta + Cx - 2Dy \end{pmatrix}$$

A partir de esta matriz, tenemos que calcular los autovalores de cada punto, y si la parte real de cada autovalor es negativa, entonces el punto de equilibrio será localmente estable.

Para el punto $P_1 = (0, 0)$, sustituyendo dicho valor en la matriz jacobiana, obtenemos:

a)

$$A_1 = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & \beta \end{pmatrix}$$

Como la matriz resultante sólo tiene diagonal principal, los autovalores correspondientes al punto P_1 son los elementos de dicha diagonal, es decir, α y β . Por tanto, si $\alpha, \beta < 0$ el punto P_1 es localmente estable.

b) $P_2 = (\frac{\alpha}{A}, 0)$. Al igual que con el punto P_1 , sustituimos en la matriz jacobiana el valor de dicho punto. El resultado es:

$$A_2 = \begin{pmatrix} -\alpha & -\frac{B\alpha}{A} \\ 0 & \beta + \frac{C\alpha}{A} \end{pmatrix}$$

Es un caso similar al del punto P_1 . Podemos observar que la matriz tiene una diagonal principal y la diagonal inferior está formada por cero, luego los autovalores asociados al punto P_2 , son de nuevo los elementos de la diagonal.

$$\begin{aligned} \gamma_1 &= -\alpha \\ \gamma_2 &= \beta + \frac{C\alpha}{A} \end{aligned}$$

Para que el punto P_2 sea localmente estable, tiene que ocurrir que los autovalores sean negativos. Entonces:

$$\begin{aligned} -\alpha < 0 &\implies \alpha > 0 \\ \beta + \frac{C\alpha}{A} < 0 &\implies \beta < -\frac{C\alpha}{A} \end{aligned}$$

Con ésto hemos demostrado lo que queríamos.

- c) Este caso es similar al anterior. De nuevo sustituimos en la matriz jacobiana el valor del punto $P_3 = (0, \frac{\beta}{D})$ y la matriz resultante es:

$$A_3 = \begin{pmatrix} \alpha - \frac{B\beta}{D} & 0 \\ \frac{C\beta}{D} & -\beta \end{pmatrix}$$

Luego, vemos que la matriz es triangular, por ello los autovalores son los elementos de la diagonal principal.

$$\begin{aligned} \gamma_1 &= -\beta \\ \gamma_2 &= \alpha - \frac{B\beta}{D} \end{aligned}$$

Para que sea localmente estable tiene que ocurrir, que sean negativos los autovalores, luego si

$$-\beta < 0 \Rightarrow \beta > 0.$$

Y con el otro autovalor obtenemos que

$$\alpha - \frac{B\beta}{D} < 0 \implies \alpha < \frac{B\beta}{D}$$

Con esto llegamos a lo que queríamos demostrar.

- d) Por último veamos el comportamiento de los autovalores del punto P_4 . Observemos que como $\alpha > \frac{\beta B}{D}$ y $\beta > -\alpha \frac{C}{A}$ las componentes de P_4 son positivas.

Sea la matriz A_4 que consiste en sustituir el punto P_4 en la matriz jacobiana y denotamos el punto $P_4 = (x^*, y^*)$, entonces:

$$A_4 = \begin{pmatrix} -A \left(\frac{\alpha D - \beta B}{AD + CB} \right) & -B \left(\frac{\alpha D - \beta B}{AD + CB} \right) \\ C \left(\frac{\beta A + \alpha C}{AD + CB} \right) & -D \left(\frac{\beta A + \alpha C}{AD + CB} \right) \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} -Ax^* & -Bx^* \\ Cy^* & -Dy^* \end{pmatrix} = \text{diag}(x^*, y^*) \begin{pmatrix} -A & -B \\ C & -D \end{pmatrix}$$

Para calcular los autovalores, no podemos hacer como en los apartados anteriores, ya que la matriz obtenida por el jacobiano no es triangular. Por lo tanto para obtenerlos tenemos

que calcular el determinante siguiente:

$$0 = |\gamma Id - A_4| = \begin{bmatrix} \gamma + Ax^* & Bx^* \\ -Cy^* & \gamma + Dy^* \end{bmatrix}$$

Por tanto la ecuación resultante de calcular dicho determinante es:

$$\begin{aligned} (\gamma + Ax^*)(\gamma + Dy^*) + BCx^*y^* &= \gamma^2 + \gamma(Ax^* + Dy^*) + (AD + BC)x^*y^* = 0 \\ \Rightarrow \gamma &= \frac{-(Ax^* + Dy^*) \pm \sqrt{(Ax^* + Dy^*)^2 - 4(AD + BC)x^*y^*}}{2} \end{aligned} \quad (4.8)$$

Podemos observar los distintos casos de la ecuación (4.8).

- Si $Disc \geq 0 \Rightarrow \gamma < 0$
- Si $Disc < 0 \Rightarrow Re(\gamma) < 0$

denotando $Disc$ como el discriminante de la ecuación (4.8) y Re como la parte real de γ . Por tanto los autovalores resultantes de la ecuación (4.8) tienen la parte real negativa, que es lo que queríamos probar.

Nota 4.3.1. Si las condiciones anteriores no se dan, tenemos que los puntos son inestables. Es decir,

- a) Si $\alpha > 0$ o $\beta > 0 \Rightarrow P_1$ es inestable.
- b) Si $\alpha > 0$ y $\beta > -\alpha \frac{C}{A} \Rightarrow P_2$ es inestable.
- c) Si $\beta > 0$ y $\beta < \alpha \frac{D}{B} \Rightarrow P_3$ es inestable.

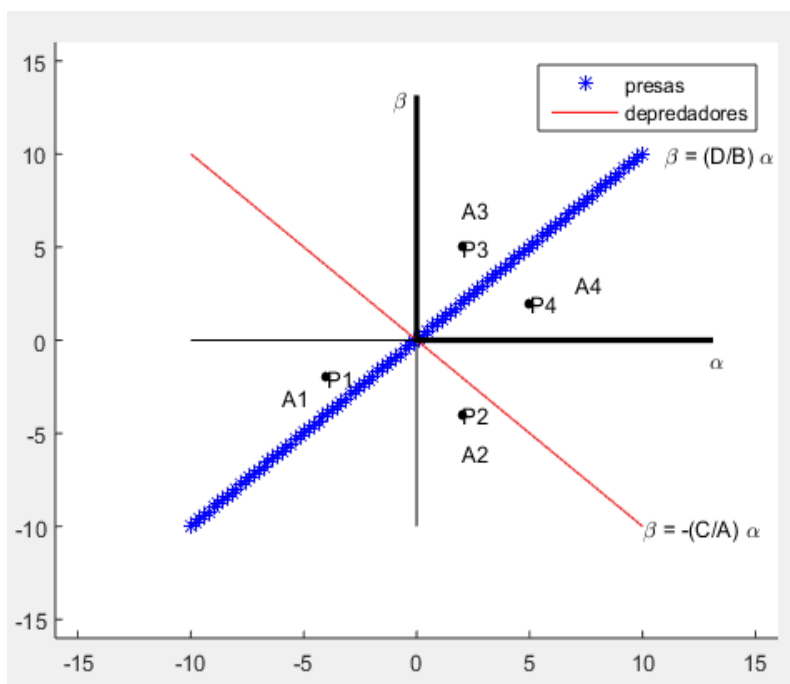


Figura 4.1

A continuación hemos dividido el plano $\alpha - \beta$ en 4 regiones:

- En $A_1 \equiv \{(\alpha, \beta) : \alpha < 0 \text{ y } \beta < 0\}$ el punto P_1 es localmente estable.
- En $A_2 \equiv \{(\alpha, \beta) : \alpha > 0 \text{ y } \beta < -\alpha \frac{C}{A}\}$ el punto P_2 es localmente estable.
- En $A_3 \equiv \{(\alpha, \beta) : \beta > 0 \text{ y } \beta > \alpha \frac{D}{B}\}$ el punto P_3 es localmente estable.
- En $A_4 \equiv \{(\alpha, \beta) : \alpha > \beta \frac{B}{D} \text{ y } \beta > -\alpha \frac{C}{A}\}$ el punto P_4 es localmente inestable.

4.4. Estabilidad global

En la sección anterior hemos probado como los puntos estacionarios del sistema Lotka-Volterra (2.5) son localmente estables bajo ciertas condiciones en los parámetros. En este apartado queremos demostrar que también son globalmente estable. Para que un punto de equilibrio de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias sea globalmente estable, una de las cosas que tiene que ocurrir es que dicho sistema no posea órbitas periódicas. Para ello, vamos a exponer, en primer lugar, el teorema de Bendixson-Dulac.

Teorema 4.1. (*Bendixson - Dulac*) Sea $U \subseteq \mathbb{R}^2$ un conjunto abierto, simplemente conexo y $f : U \rightarrow \mathbb{R}^2$ una aplicación continua y diferenciable. Sea $w : U \rightarrow \mathbb{R}$ diferenciable tal que

$$\nabla \cdot [w(x)f(x)] \neq 0.$$

Entonces el sistema $x'(t) = f(x)$ no tiene órbitas periódicas contenidas en U .

Antes de demostrar el teorema, vamos a recordar el Teorema de divergencia.

Teorema 4.2. (Teorema de divergencia) Sea Γ una curva simple cerrada con un vector normal η hacia el exterior que encierra una región U y $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ es un campo vectorial continuamente diferenciable y $w : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ una función continuamente diferenciable. Entonces

$$\int_{\Gamma} w(\eta \cdot f) dl = \int \int_U \nabla \cdot (wf) dx dy$$

donde wf es un vector, $w(x, y)f(x, y)$ (no debemos confundirlo con la composición de w y f) y dl es el elemento de longitud del arco sobre Γ .

Demostración: (Demostración Teorema 4.1) Se supone que existe una órbita cerrada periódica Γ contenida totalmente en U , y sea A un área encerrada por esa órbita periódica. Por el Teorema de divergencia obtenemos que:

$$\int_{\Gamma} w(\eta \cdot f) dl = \int \int_A \nabla \cdot (wf) dx dy$$

donde η es el vector normal de la curva. La doble integral debe ser no nula pues $\nabla \cdot (wf)$ tiene signo definido sobre A . Por otra parte la integral de línea es idénticamente nula pues $f \cdot \eta = 0$ en todo punto, ya que Γ es una trayectoria y por lo tanto es tangente a f , es decir, f es ortogonal al vector normal η . Con esto llegamos a que no podemos tener una trayectoria cerrada como Γ en U , contradiciendo así el Teorema de divergencia.

Teorema 4.3. El sistema de Lotka-Volterra (2.5) no tiene órbitas periódicas en \mathbb{R}_+^2 .

Demostración: Para probar el teorema, utilizaremos la función de Dulac con

$$w = x^{\lambda-1} y^{\mu-1}$$

con $\lambda, \mu \geq 0$ y $U = \mathbb{R}_+^2$. Luego $w > 0$ ya que $x, y > 0$. Vamos a calcular la divergencia, ya que queremos ver que se cumple el Teorema de Bendixson-Dulac, es decir, que la divergencia sea

distinta de cero.

$$\begin{aligned}
 \nabla(w(f_1, f_2)) &= w_x f_1 + w_y f_2 + w(f_1)_x + w(f_2)_y = \\
 &(\lambda - 1)x^{\lambda-2}y^{\mu-1}(x(\alpha - Ax - By)) + (\mu - 1)x^{\lambda-1}y^{\mu-2}(y(\beta + Cx - Dy)) + \\
 &w(\alpha - 2Ax - By) + w(\beta + Cx - 2Dy) = \\
 w[(\lambda - 1)(\alpha - Ax - By) + (\mu - 1)(\beta + Cx - Dy) + \alpha - 2Ax - By + \beta - 2Dy + Cx] &= \\
 w[\lambda(\alpha - Ax - By) + \mu(\beta + Cx - Dy) - (\alpha - Ax - By) - (\beta + Cx - Dy) + \\
 &\alpha - 2Ax - By + \beta - 2Dy + Cx] = \\
 w[\lambda(\alpha - Ax - By) - Ax + \mu(\beta + Cx - Dy) - Dy]
 \end{aligned}$$

Imponiendo que $\lambda, \mu = 0$, obtenemos que

$$\nabla(w(f_1, f_2)) = w(-Ax - Dy).$$

Como $A, D > 0$ y sabemos que $x, y > 0$ entonces la divergencia es siempre negativa para cualquier (x, y) , por lo tanto al ser distinta de cero, cumple el Teorema 4.1, y como consecuencia no posee órbitas periódicas.

Hemos visto que el sistema de Lotka-Volterra no tiene órbitas periódicas aisladas. Por otro lado, vamos a ver algunos resultados básicos de la función de Lyapunov, que nos ayudarán después con la estabilidad global de los puntos estacionarios estudiados en la sección anterior.

Teorema 4.4. *Sea el punto de equilibrio $P_4 = (x^*, y^*)$ de (2.5) con $\alpha > \beta \frac{B}{D}$ y $\beta > -\alpha \frac{C}{A}$. Sea $Y : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ una función continuamente diferenciable tal que*

1. $Y(x^*, y^*) = 0$ e $Y(x, y) > 0 \quad \forall (x, y) \neq (x^*, y^*)$,
2. $\|(x, y)\| \rightarrow \infty \Rightarrow Y(x, y) \rightarrow \infty$,
3. $\dot{Y}(x, y) < 0 \quad \forall (x, y) \neq (x^*, y^*)$,

entonces (x^*, y^*) es globalmente asintóticamente estable, donde $\|\cdot\|$ es una norma cualquiera en \mathbb{R}^2 y

$$\dot{Y}(x, y) = \frac{dY}{dx}x' + \frac{dY}{dy}y'.$$

Demostración: Sea el sistema (4.7). Para una mayor comodidad a la hora de utilizar dicho sistema, vamos a renombrar a las ecuaciones que lo forman, del siguiente modo:

$$\begin{cases} x' = x(\alpha - By - Ax) \equiv xh_1(x, y) \\ y' = y(\beta + Cx - Dy) \equiv yh_2(x, y) \end{cases} \quad (4.9)$$

1. Estudiaremos el punto P_4 . En este caso, vamos a estudiar la estabilidad global a partir de la función de Lyapunov. Sea el punto de estabilidad $P_4 = (x^*, y^*) \in \mathbb{R}_+^2$ del sistema (4.7). Además sabemos que $AD + BC \neq 0$. Consideramos la función $Y : \mathbb{R}_+^2 \rightarrow \mathbb{R}$ definida como:

$$Y(x, y) = \lambda(x - x^* - x^* \log \frac{x}{x^*}) + \mu(y - y^* - y^* \log \frac{y}{y^*}) \quad (4.10)$$

donde $\lambda, \mu > 0$. Veamos que se cumplen las condiciones del Teorema 4.4. Para ello, vamos a probar en primer lugar que $Y(x^*, y^*) = 0$ y que $Y(x, y) > 0$ para todo $(x, y) \neq (x^*, y^*)$.

- Primero veamos que $Y(x^*, y^*) = 0$. Sea la función de Lyapunov (4.10), entonces:

$$Y(x^*, y^*) = \lambda(x^* - x^* - x^* \log \frac{x^*}{x^*}) + \mu(y^* - y^* - y^* \log \frac{y^*}{y^*}) = 0$$

- Ahora veremos que $Y(x, y) > 0$.

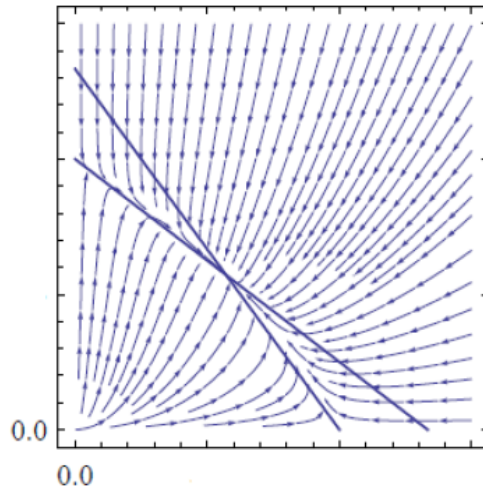


Figura 4.2: Representación del punto P_4

$$Y(x, y) = \lambda(x - x^* - x^* \log \frac{x}{x^*}) + \mu(y - y^* - y^* \log \frac{y}{y^*})$$

Para probar que la función de Lyapunov es positiva, sólo basta probar que

$$x - x^* - x^* \log \frac{x}{x^*} > 0 \quad (4.11)$$

y análogo para el otro miembro de la suma de (4.10). Vamos a estudiar la primera derivada.

$$Y_x(x, y) = 1 - \frac{x^*}{x} \quad (4.12)$$

Igualando esa derivada a cero, obtenemos que $x = x^*$. Si $x < x^*$ entonces la ecuación (4.12) es negativa. Sin embargo, si $x > x^*$, (4.12) es positiva. Por tanto concluimos que x^* es un mínimo, por lo que la ecuación (4.11) es positiva, luego la función de Lyapunov (4.10) es positiva.

Por otro lado, es fácil ver que

$$\|(x, y)\| \rightarrow +\infty \Rightarrow Y(x, y) \rightarrow +\infty.$$

Por último, vamos a probar que la derivada de la función de Lyapunov, respecto al tiempo, es negativa. En efecto,

$$\begin{aligned} \dot{Y} &= Y_x(x, y)x' + Y_y(x, y)y' = \\ &\lambda\left(1 - \frac{x^*}{x}\right)x(\alpha - Ax - bY) + \mu\left(1 - \frac{y^*}{y}\right)y(\beta - Dy + Cx) = \\ &\lambda(x - x^*)(\alpha - Ax - By) + \mu(y - y^*)(\beta + Cx - Dy) = \\ &\lambda(x - x^*)(-A(x - x^*) - B(y - y^*)) + \mu(y - y^*)(C(x - x^*) - D(y - y^*)) \end{aligned}$$

usando que $\alpha - Ax^* - By^* = 0$ y $\beta + Cx^* - Dy^* = 0$, ya que (x^*, y^*) es el punto de equilibrio. Sea $X = x - x^*$ y $W = y - y^*$ obtenemos:

$$\begin{aligned} \dot{Y} &= -\lambda X(AX + BW) - \mu W(DW - CX) = \\ &-\lambda AX^2 - \lambda BXW - \mu DW^2 + \mu CXW = \\ &-\lambda AX^2 - (\lambda B - \mu C)XW - \mu DW^2 \end{aligned}$$

Podemos escribir esta ecuación en forma matricial, para mayor comodidad a la hora de

calcular.

$$\dot{Y} = \begin{pmatrix} X & W \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -A & C \\ -B & -D \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X \\ W \end{pmatrix} \quad (4.13)$$

Sean R y S dos matrices:

$$R = \begin{pmatrix} -A & -B \\ C & -D \end{pmatrix}$$

$$S = \begin{pmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{pmatrix}$$

Con estas dos matrices, podemos comprobar que (4.13) puede escribirse de la siguiente forma:

$$\dot{Y} = \begin{pmatrix} X & W \end{pmatrix} R^T S \begin{pmatrix} X \\ W \end{pmatrix} =$$

$$\frac{1}{2} \begin{pmatrix} X & W \end{pmatrix} (R^T S + SR) \begin{pmatrix} X \\ W \end{pmatrix}$$

Si elegimos un λ y un μ tal que la matriz $R^T S + SR$ es definida negativa, entonces nosotros tendríamos que $\dot{Y} \leq 0$ si y sólo si $(X, W) = (0, 0)$, es decir, $x = x^*$, $y = y^*$. Por tanto es necesario que

$$M = R^T S + SR = \begin{pmatrix} -2A\lambda & -B\mu + C\lambda \\ C\lambda - B\mu & -2D\mu \end{pmatrix}$$

tenga autovalores negativos. Para ver que son los autovalores negativos, veamos que

$$\text{traza}(M) < 0 \text{ y } \det(M) > 0$$

- En primer lugar, veremos que se cumple que la traza de la matriz M es negativa. Sabemos que la traza es la suma de los elementos de la diagonal principal.

$$-2A\lambda - 2D\mu < 0 \Rightarrow A\lambda + D\mu > 0$$

Podemos observar que esta condición se cumple, ya que en nuestro sistema $A, D > 0$ y asumimos que $\lambda, \mu > 0$.

- Ahora vamos a probar que el determinante de la matriz M es positivo.

$$\det(M) = \begin{bmatrix} -2A\lambda & -B\mu + C\lambda \\ C\lambda - B\mu & -2D\mu \end{bmatrix} = 4AD\mu\lambda - (C\lambda - B\mu)^2$$

Vamos a probar que ese resultado es positivo. Cada miembro de la operación es positivo, ya que uno se compone de A, D que son positivos y el otro es un cuadrado. Queremos ver si $4AD\mu\lambda > (C\lambda - B\mu)^2$. Por las hipótesis de nuestro sistema (4.7), $A, B, C, D > 0$, obtenemos:

$$\begin{aligned} \det(M) &= 4AD\mu\lambda - (C\lambda - B\mu)^2 = \\ &4AD\mu\lambda - (C^2\lambda^2 + B^2\mu^2 - 2BC\lambda\mu + 2BC\lambda\mu - 2BC\lambda\mu) = \\ &4\lambda\mu(AD + BC) - (B\mu + C\lambda)^2 = 4\det(R)\lambda\mu - (B\mu + C\lambda)^2 > 0 \end{aligned}$$

Si elegimos $\lambda = 1$ y $\mu = \frac{C}{B}$, donde B, C tienen el mismo signo, entonces tenemos que el $\det(M) = \frac{4C\det(R)}{B}$.

El $\det(M)$ depende del valor de $\det(R)$. Vamos a calcularlo.

$$\det(R) = \begin{bmatrix} -A & -B \\ C & -D \end{bmatrix} = AD + CB$$

Por tanto concluimos que el determinante de la matriz R es positiva, por tanto el determinante de M también es positivo.

Con esto hemos demostrado, que el punto P_4 es globalmente estable.

Ahora estudiamos la estabilidad global de los otros puntos.

Lema 4.2. Sean $A, B, C, D > 0$, entonces para todo $(x_0, y_0) > (0, 0)$ obtenemos:

1. Si $\alpha, \beta < 0$ entonces $(x, y) \rightarrow (0, 0)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
2. Si $\alpha > 0$ y $\beta < -\alpha\frac{C}{A}$ entonces $(x, y) \rightarrow (\frac{\alpha}{A}, 0)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
3. Si $\beta > 0$ y $\beta > \alpha\frac{D}{B}$ entonces $(x, y) \rightarrow (0, \frac{\alpha}{B})$ cuando $t \rightarrow +\infty$.

1. Sea $P_1 = (0, 0)$ y $\alpha, \beta < 0$. Queremos probar que ese punto es globalmente estable, es decir, cuando $t \rightarrow +\infty$,

$$(x, y) \rightarrow (0, 0) \quad \forall (x_0, y_0).$$

Para demostrar este apartado, utilizaremos la Proposición 4.2. En dicha proposición llegamos, por un lado a que

$$x' \leq x(\alpha - Ax) \Rightarrow x(t) \leq L(t)$$

como $\alpha < 0 \Rightarrow L(t) \rightarrow 0$ y por tanto $x(t) \rightarrow 0$.

Por otro lado, como $x(t) \rightarrow 0$, dado $\beta < 0$ existe $\varepsilon > 0$ tal que $\beta + C\varepsilon < 0$. Dado que $\varepsilon > 0$, tenemos que $x(t) < \varepsilon \quad \forall t \geq t_0$. Entonces

$$y' = y(\beta + Cx - Dy) \leq y(\beta + C\varepsilon - Dy)$$

como $\beta + C\varepsilon < 0$, por la Sección 4.1, obtenemos que las soluciones de las ecuaciones logísticas tienden a cero, cuando $t \rightarrow +\infty$. Por tanto,

$$(x, y) \rightarrow (0, 0),$$

cuando $t \rightarrow +\infty$.

2. Veamos ahora el caso en el que $\alpha > 0$ y $\beta < -\alpha \frac{C}{A}$. Para ello igualaremos los segundos miembros del sistema (4.9) a cero,

$$\begin{cases} h_1(x, y) = \alpha - By - Ax = 0 \\ h_2(x, y) = \beta + Cx - Dy = 0 \end{cases}$$

Despejamos en ambas ecuaciones la incógnita y y obtenemos:

$$\begin{cases} y = \frac{\alpha - Ax}{B} \\ y = \frac{\beta + Cx}{D} \end{cases}$$

A continuación, dibujaremos ambas rectas y veremos el comportamiento que tienen.

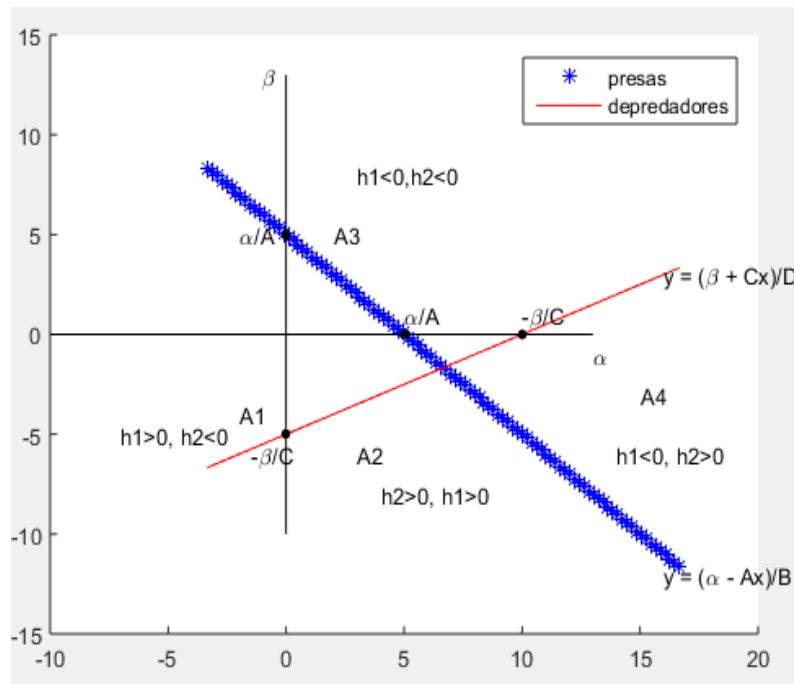


Figura 4.3

Observamos que la Figura 4.3, se divide en cuatro áreas (relacionado con la Sección 3.2). Vamos a ver detalladamente cada una de ellas.

- Comencemos con el área A_1 . En ella

$$h_1(x, y) > 0, h_2(x, y) < 0.$$

Por tanto si existe una solución (x^*, y^*) en el recinto A_1 , dicha solución tiende a ir al punto $\left(\frac{\alpha}{A}, 0\right)$.

- Sin embargo en el recinto A_2 , las dos rectas son positivas,

$$h_1(x, y), h_2(x, y) > 0,$$

por ello, dado una solución (x^*, y^*) en ese recinto, ésta tiende a introducirse en A_1 .

- En el recinto A_3 , las dos rectas son negativas,

$$h_1(x, y), h_2(x, y) < 0,$$

por ello, dado una solución (x^*, y^*) en ese recinto, ésta tiende a ir al punto $\left(\frac{\alpha}{A}, 0\right)$.

- Por último, el área A_4 , las rectas tienen signos distintos, es decir,

$$h_1(x, y) < 0, h_2(x, y) > 0,$$

por ello, dado una solución (x^*, y^*) en ese recinto, ésta tiende a introducirse en A_3 . Por tanto, vemos en la Figura 4.3 que la solución del sistema (4.9) tiende al punto P_2 , es decir, cuando $t \rightarrow +\infty$

$$(x, y) \rightarrow \left(\frac{\alpha}{A}, 0 \right)$$

3. La estabilidad global del punto P_3 , se hace de forma similar.

Capítulo 5

Simulaciones numéricas y comparación del modelo de presa-depredador

En este capítulo presentamos simulaciones numéricas relacionadas con el Capítulo 4 y mostramos la diferencia que hay entre el clásico modelo de Lotka-Volterra y alguna de sus variantes. Para simular el sistema de Lotka-Volterra logístico asignamos los valores

$$\{A = C = D = 1, B = 3\}.$$

Con estos valores obtenemos 4 zonas en el plano $\alpha - \beta$ (ver Figura 4.1).

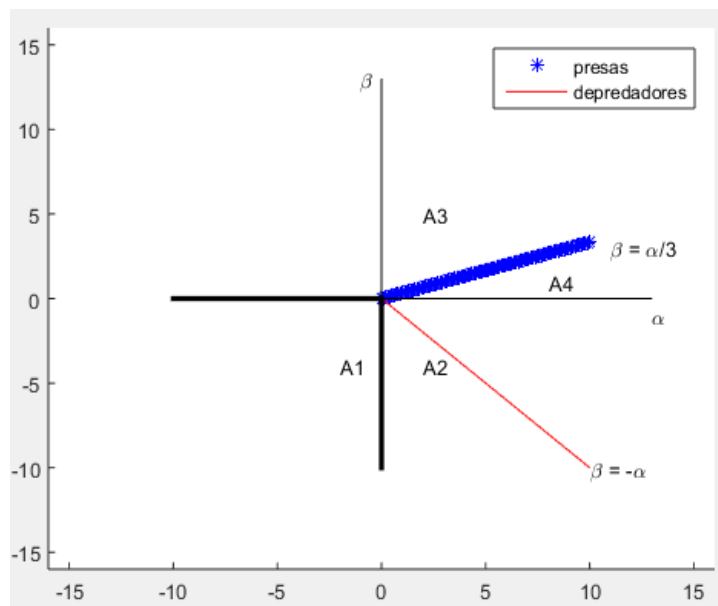


Figura 5.1

- Si $(\alpha, \beta) \in A_1 \Rightarrow (x, y) \rightarrow (0, 0)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
- Si $(\alpha, \beta) \in A_2 \Rightarrow (x, y) \rightarrow (\alpha, 0)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
- Si $(\alpha, \beta) \in A_3 \Rightarrow (x, y) \rightarrow (0, \beta)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
- Si $(\alpha, \beta) \in A_4 \Rightarrow (x, y) \rightarrow \left(\frac{\alpha - 3\beta}{4}, \frac{\beta + \alpha}{4}\right)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.

Veamos esto con Matlab con, por ejemplo, $(x_0, y_0) = (1, 1)$

- Tomando $(\alpha, \beta) = (-1, -1)$ vemos que efectivamente $(\alpha, \beta) \in A_1$.

La siguiente simulación muestra el comportamiento en este caso de la presa y el depredador.

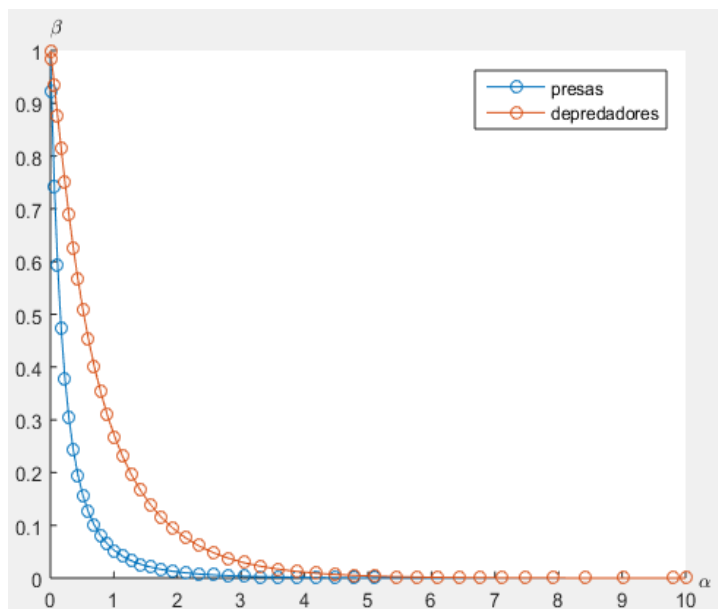


Figura 5.2

Tanto las presas como los depredadores tienden a cero, por lo que en un futuro ambas especies se extinguirán.

- Tomando $(\alpha, \beta) = (2, -3)$ tenemos que $(\alpha, \beta) \in A_2$.

La siguiente gráfica muestra el comportamiento de la presa y el depredador en este caso.

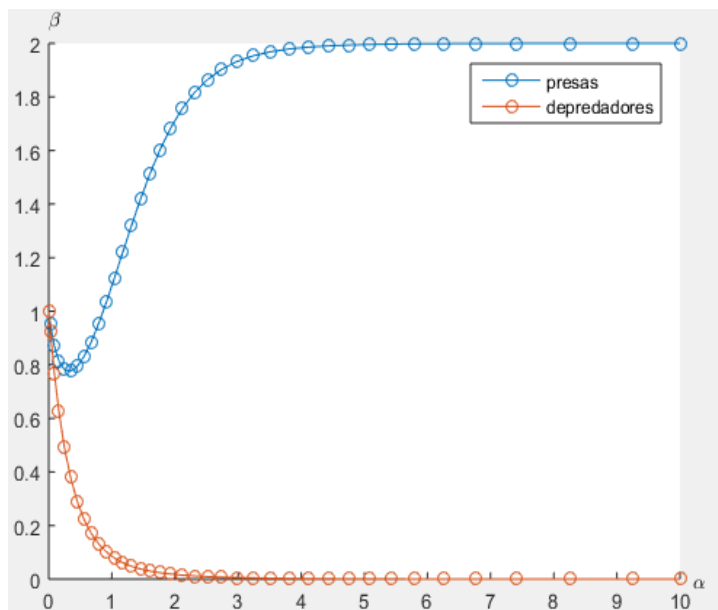


Figura 5.3

En este caso, las presas sobrevivirán aunque haya presencia de depredadores. Sin embargo, los depredadores aunque hay presas, en un futuro terminarán por extinguirse, lo que es debido a que su tasa de crecimiento es pequeña.

- Si tomamos $(\alpha, \beta) = (2, 2)$ efectivamente se tiene $(\alpha, \beta) \in A_3$.

Se muestra el comportamiento de ambas especies para este caso en la siguiente simulación.

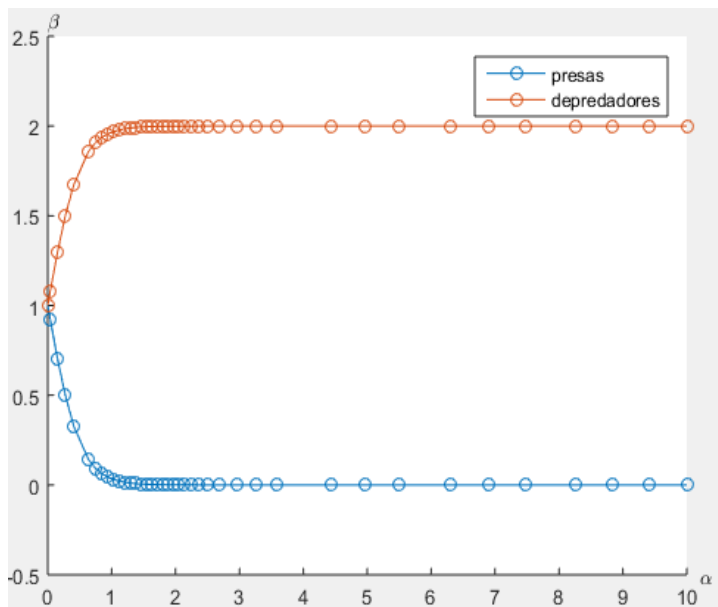


Figura 5.4

Cuando se da esta situación, podemos ver en la Figura 5.4, que las presas tienden a extinguirse puesto que son devoradas por los depredadores, y aunque en algún momento

los depredadores acaban con todas las presas, éstos sobreviven.

- Tomando $(\alpha, \beta) = (2, \frac{1}{2})$ tenemos que $(\alpha, \beta) \in A_4$.

La siguiente simulación muestra el comportamiento en este caso de la presa y el depredador.

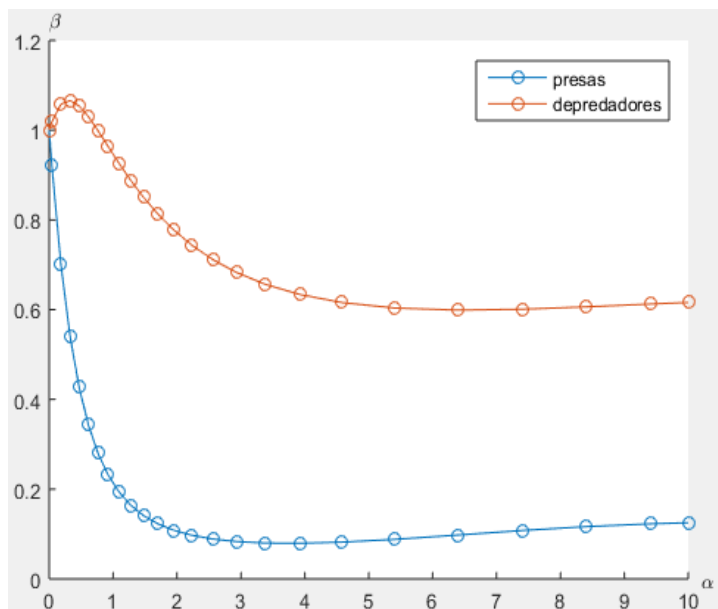


Figura 5.5

Por último, ambas especies sobrevivirán con el paso del tiempo, como se puede apreciar en la Figura 5.5.

Veamos cómo para los mismos valores de los parámetros, al introducir una modificación en el modelo de presa-depredador, la dinámica cambia. Por ejemplo, lo hacemos con $(\alpha, \beta) \in A_3$, luego tomamos $(\alpha, \beta) = (2, 2)$ y cambiando el sistema de Lotka-Volterra logístico

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - 3y - x)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(\beta + x - y)$$

por el Holling tipo II

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - Ax) - B \frac{qx}{x+a} y$$

$$\frac{dy}{dt} = y(\beta - Dy) + C \frac{qx}{x+a} y$$

tomando $q = a = 1$, obtenemos la siguiente gráfica:

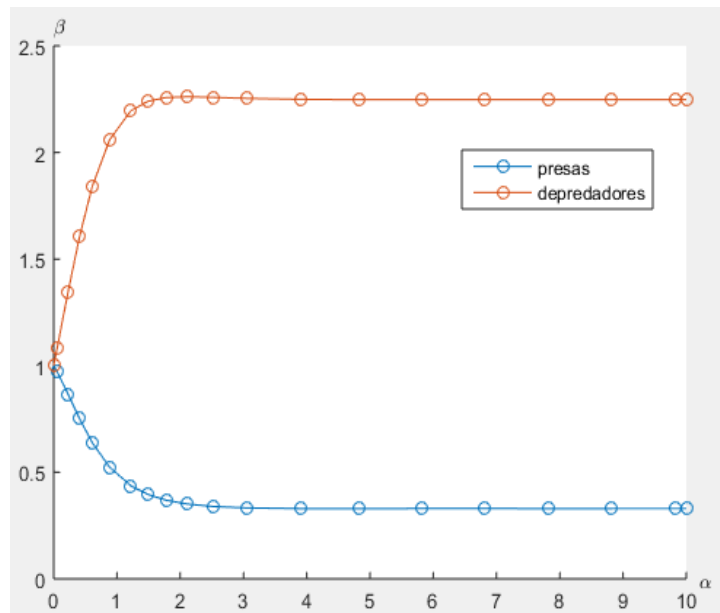


Figura 5.6

donde se ve que a diferencia de la Figura 5.4, en esta, ambas especies sobreviven en el tiempo. Sin embargo en el sistema de Lotka-Volterra con los mismos valores hemos visto que las presas se extinguían. Esto es debido a que en el sistema de Lotka-Volterra, las presas eran devoradas por los depredadores sin control alguno. En cambio, al comparar dicho sistema con Holling tipo II, existe un control en la depredación, lo que trae consigo que las presas no sean devoradas completamente por los depredadores. Esto mismo podríamos haber hecho con las otras variantes del sistema Lotka-Volterra.

Bibliografía

- [1] G. SAMANTA, R. GÓMEZ AÍZA, *Modelos dinámicos de poblaciones simples y de sistemas depredador-presa*. India, México, (2014).
- [2] F.J. REYES BAHAMÓN, *Sobre la dinámica de algunos modelos depredador-presa tipo Leslie con respuesta funcional no monótona y efecto Allee en las presas*. Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales, (2017).
- [3] E.M. ZAPATA POZO, *Estudios de redes complejas cooperativas en Ecología con sistemas de ecuaciones diferenciales*. Universidad de Sevilla, (2014).
- [4] J.D. MURRAY, *Mathematical Biology*, Springer, New York, (1993).