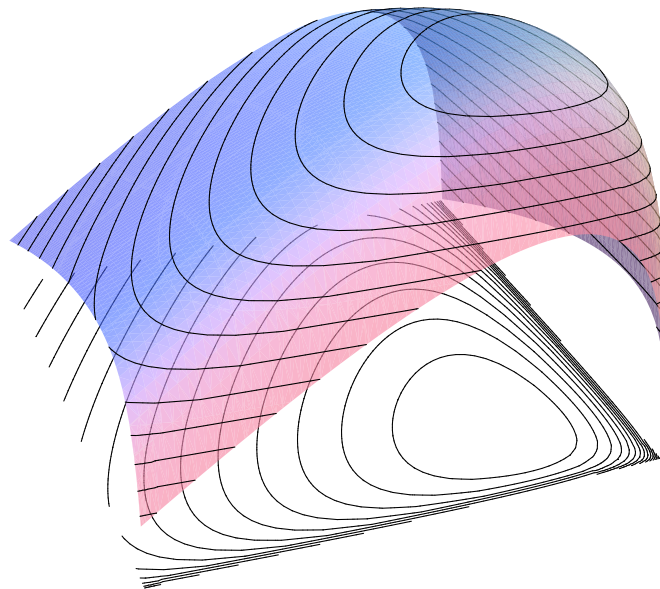


Sistemas de Lotka-Volterra en dinámica poblacional

Alfredo Cano Cancela
con la dirección de
Fernando Pestana da Costa (UAb)

Máster de Matemáticas Avanzadas de la UNED
Trabajo Fin de Máster
15 de junio de 2011



Índice general

1. Modelos de poblaciones con una única especie	5
1.1. El modelo exponencial	5
1.2. La ecuación logística	7
1.3. Ecuación logística con umbral	8
1.4. Ecuación logística con faenado	10
1.5. Ecuación logística para un modelo discreto	12
1.6. Modelos dependientes del tiempo	18
1.7. Modelo general: $\mathbf{r} = \mathbf{r}(\mathbf{t}, \mathbf{x})$	20
1.8. Conclusión del capítulo	26
2. Modelos de Lotka-Volterra con dos especies	27
2.1. Repaso de definiciones y resultados básicos	27
2.2. Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra	29
2.3. Modelo depredador-presa con competencia intraespecie	34
2.4. Ecuaciones diferenciales lineales	40
2.5. Modelo competitivo de Lotka-Volterra (dos especies)	44
2.6. Modelo cooperativo de Lotka-Volterra para dos especies	51
2.7. Conclusión del capítulo	55
3. Ecuaciones ecológicas no lineales para dos especies	56
3.1. Modelo general	56
3.2. Un ejemplo de atractor periódico	61
3.3. Bifurcaciones de Hopf	63
3.4. El modelo depredador-presa de Gause	68
3.5. Respuestas funcionales de Holling	76
3.6. Conclusión del capítulo	97
4. Ecuaciones de Lotka-Volterra para más de dos especies	98
4.1. La ecuación general de Lotka-Volterra	98
4.2. Puntos críticos interiores	99
4.3. Las ecuaciones de Lotka-Volterra para cadenas tróficas	102
4.4. El principio de exclusión	104
4.5. Sistemas Lotka-Volterra competitivos	106
4.6. Un modelo de competición cíclica	107
4.7. Sistemas de Lotka-Volterra cooperativos	117
4.8. Conclusión del capítulo	120

5. Un sistema de Lotka-Volterra no autónomo	122
5.1. Planteamiento del sistema	122
5.2. Comportamiento a largo plazo de las soluciones	127
5.3. Modelo no autónomo con autoinhibición	132
5.4. Conclusión del capítulo	145

Resumen

Este trabajo de fin de máster (TFM) pretende ofrecer una visión general de los sistemas de Lotka-Volterra, aplicados al estudio de poblaciones biológicas. El estudio de la dinámica poblacional es un área clásica de la matemática aplicada que se remonta a principios del siglo XX, y que ha dado lugar a avances tan significativos como la teoría de bifurcaciones o el caos.

En el TFM se ofrece una síntesis del estado actual de conocimiento de este tipo de sistemas, incluyendo los modelos de una única especie, modelos lineales y no lineales en dos especies, modelos para n especies y sistemas no autónomos, es decir, dependientes explícitamente del tiempo.

El TFM incluye un estudio específico de un sistema no autónomo para dos poblaciones correspondiente a un modelo depredador-presa con alimentación artificial de una especie salvaje (domesticación), siguiendo las ideas del director del TFM de acuerdo a las referencias citadas en la bibliografía. Como contribución original del autor, se incluye una exploración del comportamiento de las soluciones cuando se introducen términos de auto-inhibición en ambas poblaciones.

Se ha puesto especial énfasis en presentar las demostraciones clave con todo detalle, superior en algunos casos al encontrado en las fuentes originales. Asimismo se ha realizado una exhaustiva simulación numérica de todos los casos estudiados en el TFM, incluyendo la correspondiente presentación gráfica de los resultados. También se han desarrollado en detalle algunos ejemplos propuestos en las referencias citadas en la bibliografía.

Página deliberadamente en blanco

Capítulo 1

Modelos de poblaciones con una única especie

Un modelo poblacional es un sistema dinámico, compuesto por una o varias ecuaciones diferenciales, que pretende predecir la evolución temporal en el número de individuos (o su densidad espacial) para un conjunto de especies. Para ello se parte de unas determinadas condiciones iniciales, y se asumen unas reglas que representan la interacción de las especies entre sí y su relación con el ecosistema o medio en que habitan, en términos de los recursos necesarios para la supervivencia.

En cualquier ecosistema existe un gran número de especies que compiten por unos recursos necesariamente limitados, con un objetivo común a todas ellas que es evitar la extinción. Esto hace que cada especie interactúe con todas las demás. Esta interacción puede tener distintos grados de intensidad, y puede ser beneficiosa para unas especies y perjudicial para otras. Por tanto un modelo poblacional totalmente general debe tener en cuenta todas estas interdependencias, lo cual conduce a una formulación de extraordinaria complejidad, que en algunos casos puede quedar lejos del alcance de los métodos analíticos y computacionales actuales.

Por ello resulta conveniente estudiar en primer lugar los modelos poblacionales con una única especie, es decir, aquellos en los que la especie estudiada no presenta interacciones fuertes con ninguna otra especie en particular del ecosistema. En otras palabras, la especie objeto del estudio no experimenta una depredación significativa por parte de otras especies, ni su supervivencia está vinculada a la existencia una o varias presas en particular, sino más bien a la abundancia o escasez, en términos globales, de los recursos del ecosistema: alimento, energía, agua, luz, espacio, etc.

Un ejemplo claro de modelo poblacional de una sola especie es el relativo al ser humano, cuyos primeros intentos de modelización se remontan al economista inglés Thomas Malthus, a finales del siglo XVIII. En efecto, en la época actual el ser humano carece de depredadores naturales, y su supervivencia no depende (al menos exclusivamente) de la existencia de presas, sino más bien de la abundancia o escasez de recursos en el ecosistema global terrestre.

1.1. El modelo exponencial

La idea original detrás del modelo de Malthus fue la suposición de que el ritmo de aumento de la población de un país es directamente proporcional a la población de ese país

en cada instante, es decir:

$$\frac{dx}{dt} = rx$$

siendo x la población total de individuos en un instante determinado t , y r una constante de proporcionalidad. Si $r > 0$ la ecuación modela el crecimiento de una población, y si $r < 0$ se modela su decaimiento hasta la extinción. Por integración directa de la ecuación se obtiene:

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad (1.1)$$

siendo $x_0 = x(0)$ la población de la especie considerada en el instante $t = 0$. También es posible considerar que $x(t)$ es la densidad de individuos de esa especie en función del tiempo, considerando fija la región espacial ocupada por esa población. En consecuencia, en la mayor parte de lo que sigue x podrá representar o bien una población, o bien una densidad de población.

Es evidente que este modelo es demasiado simple para describir la evolución de la población humana, pues no se tienen en cuenta factores como las tasas variables de natalidad y mortalidad, estructura de la población (envejecimiento), emigración e inmigración, epidemias, desastres naturales o guerras, avances médicos, y en último término, la disponibilidad global de recursos. Sin embargo, el modelo exponencial sigue siendo de interés para el estudio de pequeñas poblaciones (no necesariamente humanas) durante periodos cortos de tiempo, tales como cultivos de bacterias o animales no sujetos a depredación.

Suponiendo un valor de $r > 0$ dado, las curvas solución tienen un comportamiento exponencial creciente para todo valor de la condición inicial $x_0 > 0$.

Este modelo predice un crecimiento ilimitado en el número de individuos (explosión de población), por lo que no resulta realista para periodos prolongados de tiempo. La única solución de equilibrio, que además es inestable, es el caso trivial $x(t) = 0$.

Análogamente, para $r < 0$ se tiene un comportamiento exponencial decreciente que desemboca en la extinción de la población considerada, con lo cual la solución de equilibrio $x(t) = 0$ es estable. Es importante mencionar en este punto que aunque $x(t)$ no alcanza el valor cero en un tiempo finito, sí se produciría la extinción, a efectos prácticos, de la especie en un tiempo finito, pues el número de individuos es necesariamente una variable discreta.

Representamos ambos comportamientos de x frente a t para distintos valores de la condición inicial x_0 :

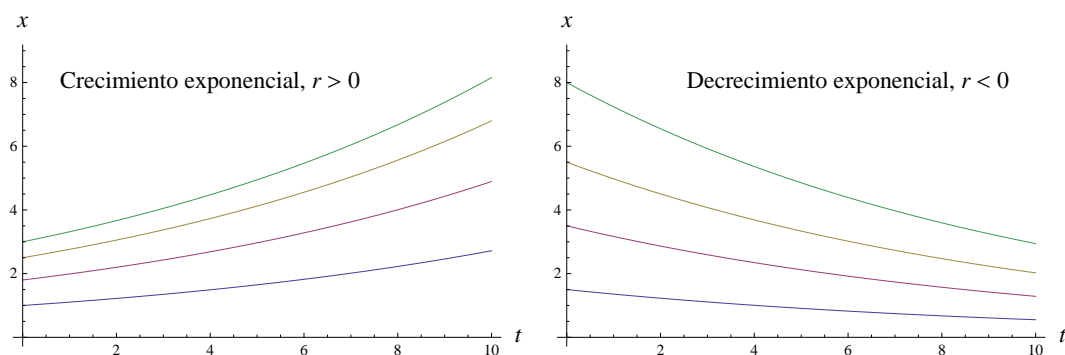


Figura 1.1: Crecimiento y decrecimiento exponencial

1.2. La ecuación logística

Puesto que el crecimiento exponencial no puede continuar de forma ilimitada, resulta necesario introducir modificaciones en el modelo formulado en el apartado anterior por medio de la ecuación (1.1). Estas modificaciones consisten en sustituir la constante de proporcionalidad r por una función $f(x)$ que decrece al aumentar x , de forma que un aumento de población penaliza los aumentos de población sucesivos, y así $x(t)$ no crece de forma ilimitada. La ecuación diferencial es en este caso:

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \cdot x$$

Uno de los modelos más sencillos es el de la ecuación logística, introducida por el matemático belga P. F. Verhulst en el siglo XIX, que toma la forma:

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

siendo $r > 0$ una constante que recibe el nombre de **tasa de crecimiento intrínseca**, es decir, la tasa de crecimiento en ausencia de factores limitantes, y $K > 0$ la **capacidad límite o de soporte**, también llamado nivel de saturación, que es la máxima población $x(t)$ que se puede sostener o soportar a medida que avanza el tiempo.

La ecuación (1.2) es de tipo Bernoulli, y por tanto integrable de forma explícita. Su solución expresada de forma analítica es:

$$x(t) = \frac{K}{\left(\frac{K}{x_0} - 1\right) e^{-rt} + 1}, \quad x_0 \neq 0$$

Sin embargo, en el ámbito de este TFM, nos interesa más el estudio cualitativo del comportamiento de las soluciones, ya que en la mayor parte de los casos, al representar una familia de soluciones frente al tiempo lo haremos por medio de resolución numérica de la ecuación diferencial.

Como la ecuación (1.2) es autónoma, podemos representar su recta de fase, es decir, el comportamiento cualitativo de $x(t)$ en el eje vertical. Es claro que las soluciones de equilibrio, también llamadas puntos críticos, para esta ecuación se tienen en $x = 0$ y $x = K$:

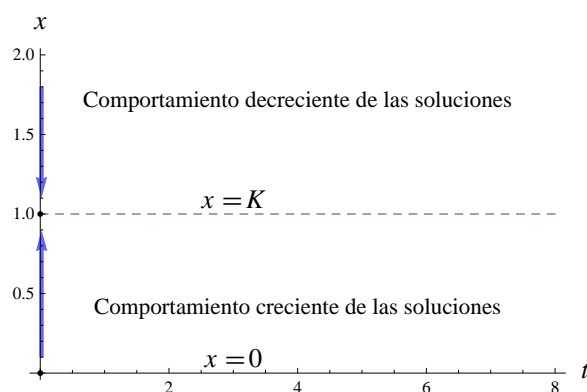


Figura 1.2: Recta de fases para la ecuación logística

De aquí se deduce que $x(t) = 0$ es una solución de equilibrio inestable, y que la solución $x(t) = K$ (dibujada con línea de trazos) es una solución asintóticamente estable, lo cual queda evidenciado al representar la solución $x(t)$ para distintas condiciones iniciales:

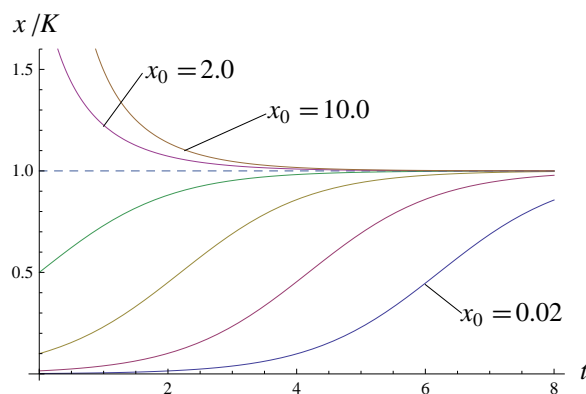


Figura 1.3: Ecuación logística

Se comprueba como para valores pequeños de x , el crecimiento de la especie sigue una pauta de tipo exponencial, pero cuanto más grande es la población $x(t)$ en un instante dado, más difícil se hace que x pueda seguir creciendo, de forma que al cabo de un tiempo, la población tiende asintóticamente hacia el valor de saturación.

Es importante tener presente que aunque muchas poblaciones siguen aproximadamente un modelo logístico, éste no es consecuencia de ninguna ley fundamental, sino que es un modelo asumido *a priori*, partiendo de una tasa de cambio intrínseca que es lineal y decreciente. En general se buscarán modelos más sofisticados y robustos, que sean válidos para conjuntos de poblaciones en las condiciones más generales posibles.

1.3. Ecuación logística con umbral

Introduciendo un elemento más de sofisticación en la ecuación anterior, se puede considerar que determinadas especies necesitan un valor umbral, o masa crítica, en su número de individuos para poder subsistir. En otras palabras, si en un momento determinado el número de individuos de esta especie se encuentra por debajo del valor umbral, por ejemplo debido a caza, la especie se extingue aunque la caza se suprima por completo. Si la población está por encima del valor umbral, entonces su comportamiento es análogo al de la ecuación logística. Se considera en este caso la ecuación:

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

siendo $T > 0$ el valor umbral (*threshold*) y K el nivel de saturación, con $K > T$.

Al igual que ocurría con las ecuaciones (1.1) y (1.2), esta ecuación admite solución explícita en términos de funciones elementales, ya que es una ecuación en variables separadas y se puede integrar separando en fracciones simples. La solución analítica es:

$$x |x - K|^{\frac{T}{K-T}} |x - T|^{-\frac{K}{K-T}} = x_0 |x_0 - K|^{\frac{T}{K-T}} |x_0 - T|^{-\frac{K}{K-T}} e^{-rt}$$

donde los valores absolutos se toman para tener en cuenta las tres situaciones posibles en la elección de x_0 :

- $x_0 < T$
- $T < x_0 < K$
- $x_0 > K$

Es evidente en este caso que resulta mucho más conveniente el estudio cualitativo de la ecuación, representando gráficamente las soluciones obtenidas por integración numérica.

Los puntos críticos se encuentran en $x = 0$, $x = T$ y $x = K$, lo cual nos permite representar la recta de fase de la ecuación:

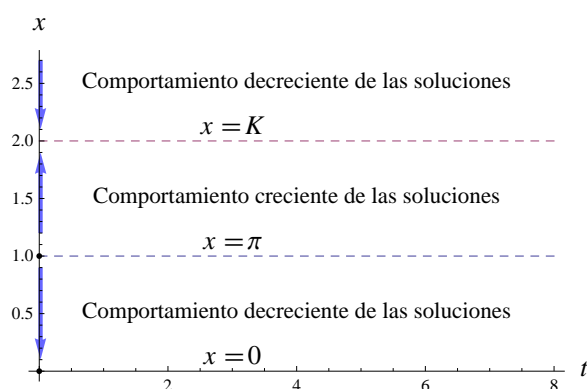


Figura 1.4: Recta de fases para la ecuación logística con umbral

de donde se deduce que $x = 0$ y $x = K$ son soluciones asintóticamente estables, y que $x = T$ es una solución de equilibrio inestable. Tomando un sistema de unidades en el que $T = 1$ y $K = 2$, y representando $x(t)$ para diferentes condiciones iniciales, en las tres regiones posibles, se obtiene:

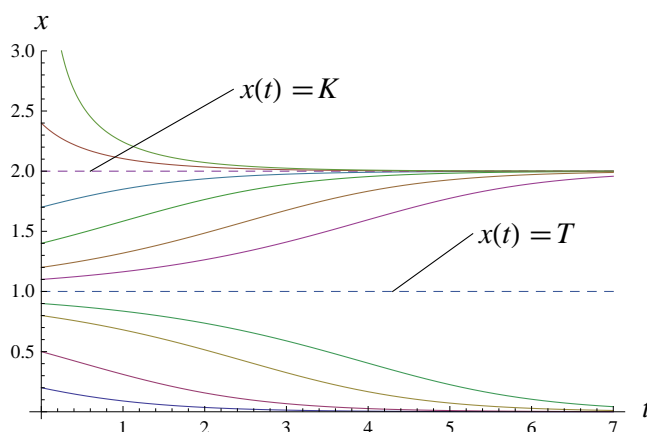


Figura 1.5: Ecuación logística con umbral

1.4. Ecuación logística con faenado

El faenado (en inglés *harvesting*) se entiende como la supresión de un cierto número de individuos de una población, a un ritmo determinado, para destinarlos a consumo u otros usos. El faenado es útil para modelar poblaciones en los ámbitos de la ganadería, la acuicultura, caza y pesca, y la agricultura, donde también se utiliza el término “cosecha”.

Si el faenado viene dado por una función $h(t)$, es decir, que se suprimen h individuos por unidad de tiempo, la ecuación diferencial para $x(t)$ toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - h(t)$$

En el caso de producción o rendimiento (en inglés *yield*) constante, se tiene $h(t) = H$, siendo H una constante positiva, y por tanto:

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - H$$

Los puntos críticos de la ecuación se obtienen igualando a cero su segundo miembro:

$$x_1 = \frac{K - \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2}; \quad x_2 = \frac{K + \sqrt{K^2 - \frac{4HK}{r}}}{2}$$

Si $K^2 - \frac{4HK}{r} < 0 \Rightarrow H > \frac{rK}{4}$ entonces la ecuación no tiene puntos críticos. El faenado es demasiado intenso y la población inicial termina por colapsar (extinguirse o desaparecer) en un tiempo finito, independientemente de la población inicial x_0 . Si tomamos $r = 1$, $K = 1$ y $H = 0,3 > \frac{1}{4}$ el comportamiento de la solución es el representado en el siguiente gráfico:

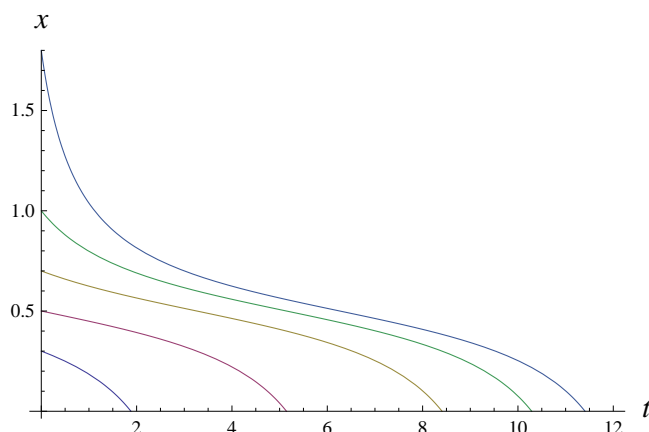


Figura 1.6: Comportamiento logístico con faenado. $H > \frac{rK}{4}$

Si $H = \frac{rK}{4}$ la ecuación tiene un solo punto crítico dado por $x_1 = \frac{K}{2}$. Si $x_0 > \frac{K}{2}$, es claro que $\frac{dx}{dt} < 0$ es decir que $x(t)$ tiende a la solución de equilibrio x_1 . Si $x_0 < \frac{K}{2}$ también se tiene $\frac{dx}{dt} < 0$, por lo que la población colapsa en un tiempo finito. Representamos el conjunto de soluciones para $r = 1$, $K = 1$, $H = 0,25$, con lo cual $x_1 = 0,5$:

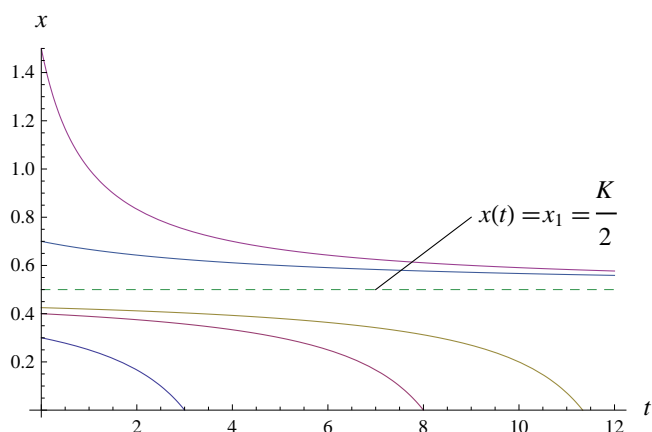


Figura 1.7: Comportamiento logístico con faenado. $H = \frac{rK}{4}$

Si $H < \frac{rK}{4}$ la ecuación tiene 2 puntos críticos diferenciados x_1 y x_2 . El comportamiento de las soluciones es:

- Si $x_0 < x_1$ se tiene $\frac{dx}{dt} < 0$ y la solución colapsa en un tiempo finito
- Si $x_1 < x_0 < x_2$ entonces $\frac{dx}{dt} > 0$ y la población tiende asintóticamente a x_2
- Si $x_0 > x_2$ se vuelve a tener $\frac{dx}{dt} < 0$ pero en este caso la población **no** colapsa, sino que tiende asintóticamente a x_2

Representamos el comportamiento gráfico, para distintos valores de x_0 , tomando $r = 1$, $K = 1$, $H = 0,2$, con lo cual $x_1 = 0,276$ y $x_2 = 0,724$:

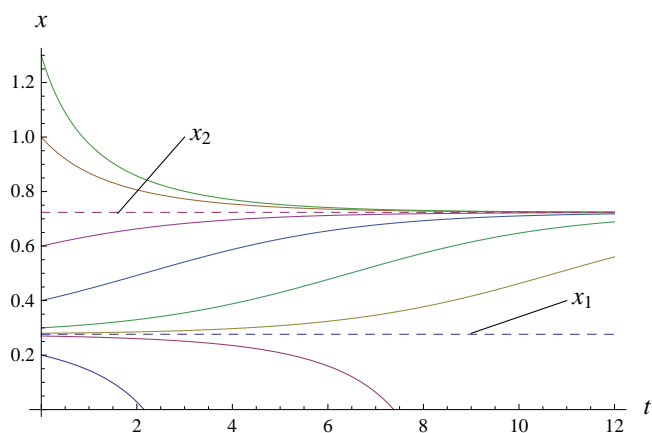


Figura 1.8: Comportamiento logístico con faenado. $H < \frac{rK}{4}$

Este comportamiento recuerda al de la ecuación logística con umbral, con x_1 punto de equilibrio inestable y x_2 punto de equilibrio estable; pero es importante notar la diferencia

de que en este caso, en la región correspondiente a $x_0 < x_1$, el colapso (desaparición de la población) se produce en un tiempo finito.

Podemos analizar este mismo problema desde una perspectiva distinta. En efecto, fijamos una población inicial x_0 suficientemente alta, y definimos $H_c = \frac{rK}{4}$. Entonces consideramos distintos valores posibles para H , y encontramos que para $H \leq H_c$, la población inicial suficientemente grande se estabiliza en un valor crítico x_∞ . Sin embargo, si $H > H_c$, aunque la diferencia sea una cantidad muy pequeña, entonces la población desaparece en un tiempo finito. Esta discontinuidad en el comportamiento de la ecuación diferencial ante una mínima variación de uno de sus parámetros recibe el nombre de **catástrofe** (matemática), y se representa en la siguiente gráfica:

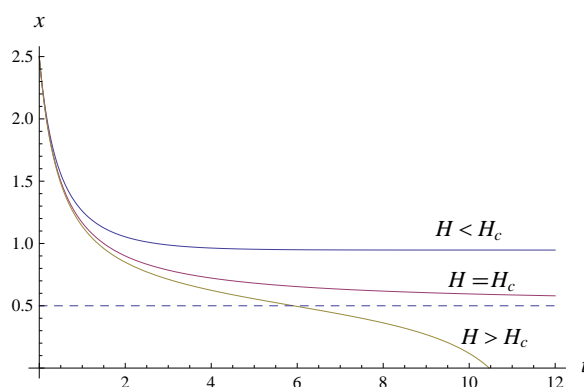


Figura 1.9: Comportamiento logístico con faenado. Catástrofe para $H > H_c$

Como su propio nombre indica, una discontinuidad de este tipo suele tener consecuencias catastróficas para la población de una determinada especie, significando normalmente su extinción.

Resulta posible modelar distintos comportamientos partiendo de diferentes elecciones para la función de faenado, $h(t)$, e incluso generalizarla para situaciones en las que el faenado depende de la población en un instante determinado, es decir, $h = h(t, x)$, pero en esta introducción no iremos más allá del caso ya considerado, $h(t) = H$.

1.5. Ecuación logística para un modelo discreto

Existen especies para las cuales las sucesivas generaciones no se solapan, es decir, que la generación progenitora no llega a coincidir en el tiempo con su descendencia. Podemos pensar en una especie de insectos que se reproduce por medio de huevos, de tal forma que todos los insectos de la generación antigua mueren antes de que los huevos con los insectos de la generación nueva eclosionen.

Esto nos permite plantear modelos de crecimiento discreto, gobernados por ecuaciones en diferencias, distintos de los modelos considerados hasta ahora, continuos y gobernados por ecuaciones diferenciales. En el caso del modelo logístico, la ecuación en diferencias toma la forma:

$$\Delta y = y_{n+1} - y_n = r \left(1 - \frac{y_n}{K} \right) y_n$$

siendo y_n la población de la especie en la n -ésima iteración. Con el cambio de variable:

$$\frac{r}{K(1+r)}y_n = x_n; \quad \frac{r}{K(1+r)}y_{n+1} = x_{n+1}$$

y reordenando términos obtenemos:

$$x_{n+1} = (1+r)x_n(1-x_n)$$

Redefiniendo: $1+r = R$ se sigue:

$$x_{n+1} = Rx_n(1-x_n)$$

donde R es obviamente una constante positiva. Esta ecuación en diferencias define una relación recursiva:

$$x \mapsto f(x) = Rx(1-x) \tag{1.4}$$

que es uno de los casos más sencillos de ecuación no lineal que se pueden dar. Sin embargo, las investigaciones sobre la ecuación (1.4), iniciadas por E. Feigenbaum y R. May en 1976, han mostrado que da lugar a comportamientos extraordinariamente complejos en función del valor de R . En el resto de este apartado procederemos a representar gráficamente algunos de los resultados conocidos.

En primer lugar nos ceñimos a los valores de x tales que $x \in [0, 1]$, ya que si x está fuera de este intervalo, la ley de recurrencia dada por (1.4) da lugar a una sucesión formada exclusivamente por términos negativos.

En efecto, si $x < 0$ se tiene que $1-x > 0$ y por tanto el producto $Rx(1-x)$ ha de ser necesariamente negativo, por lo que $x_{n+1} = Rx_n(1-x_n)$ nunca podrá estar en el intervalo $[0, 1]$. Análogamente, si $x > 1$, entonces $1-x < 0$ y por la misma razón que antes, $x_{n+1} = Rx_n(1-x_n)$ nunca alcanza valores en dicho intervalo.

Con esta restricción para los valores de x , se sigue inmediatamente que $f(x)$ alcanza su valor máximo en $x = \frac{1}{2}$, siendo $f(\frac{1}{2}) = \frac{R}{4}$. Por tanto los valores admisibles para R son aquellos tales que $R \in [0, 4]$, ya que si $R > 4$, se alcanza un valor de x fuera del intervalo $[0, 1]$, que como sabemos va seguido por una sucesión de términos negativos.

A continuación representamos el comportamiento de la sucesión para distintos valores de R . El estudio se basa en dos tipos de gráficos: en uno se representa $f(x)$ frente a x , y partiendo de una abscisa arbitraria, x_n la correspondiente ordenada $f(x_n)$ se representa en el eje vertical, y también en el horizontal, reflejando la ordenada $f(x_n)$ para convertirla en la nueva abscisa x_{n+1} . Estos gráficos se han obtenido con un applet disponible en la dirección:

<http://ibiblio.org/e-notes/MSet/Logistic.htm>

En la parte derecha de cada gráfico se representa x_n contra el número de iteración, n , que puede ser visto como el valor discreto del tiempo.

Los casos que se pueden presentar son:

- $0 \leq R \leq 1$: la recurrencia dada por $x \mapsto Rx(1-x)$ converge al valor $x = 0$, tal como se visualiza en este ejemplo, en que se ha tomado $R = 0,5$. En la parte de la derecha se han tomado distintos valores iniciales para x (valores “semilla”), siempre en el intervalo $[0, 1]$. Nótese que el comportamiento de convergencia se ve muy claramente con apenas 6 iteraciones (se han unido los puntos en la parte de la derecha por claridad).

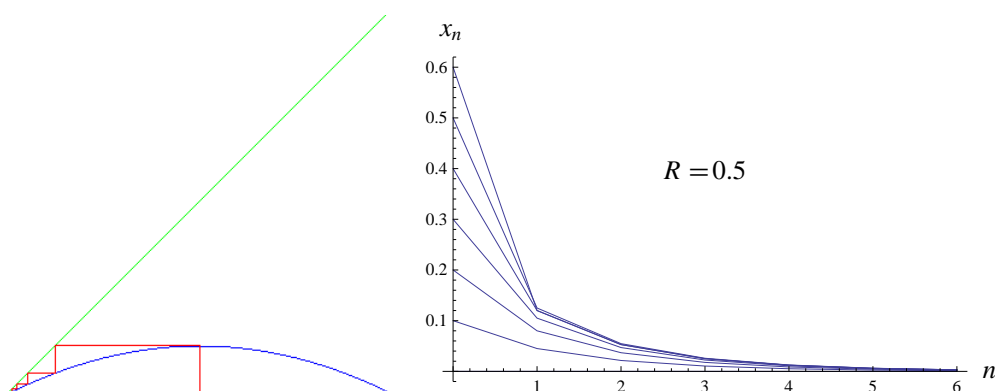


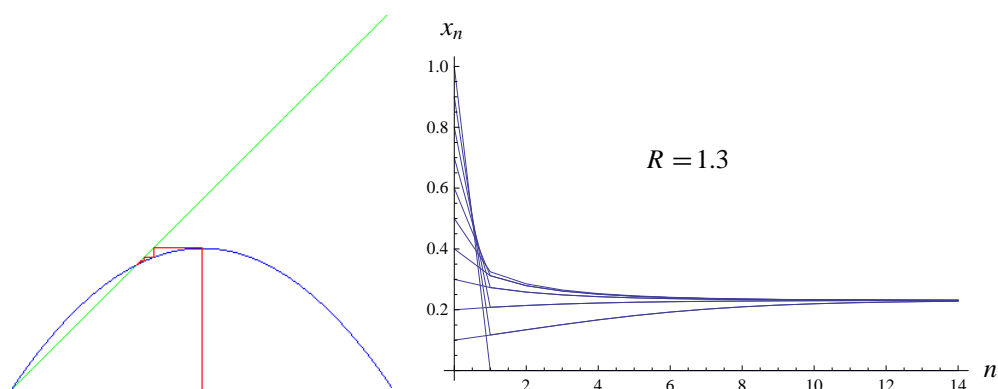
Figura 1.10: Convergencia a cero

- $1 < R < 3$: $x = 0$ pasa a ser un punto de equilibrio inestable, pero aparece un nuevo punto fijo de f dado por:

$$x_f = 1 - \frac{1}{R}$$

Para ver que $x = 0$ es un punto de equilibrio inestable, supongamos que $x_n = \varepsilon$, siendo $\varepsilon > 0$ una constante positiva arbitrariamente pequeña. Entonces $x_{n+1} = R\varepsilon(1 - \varepsilon)$, pero siempre podemos escoger ε de forma que $R(1 - \varepsilon) > 1$, pues R es estrictamente mayor que 1. Así que se tendría $x_{n+1} > \varepsilon$, que es lo mismo que decir que la sucesión x_n se separa del cero para valores de x_0 distintos de cero. Por comprobación directa se tiene que $x_f = 1 - \frac{1}{R}$ es punto fijo de la ecuación (1.4). Además se tiene que $f'(x) = R(1 - 2x)$, así que $f'(x_f) = 2 - R$ y por tanto $|f'(x_f)| < 1$ para $R \in (1, 3)$, por lo que el punto fijo es atractivo. Esto significa que la sucesión x_n con $x_0 \neq 0$ converge hacia x_f , aunque el comportamiento es distinto dependiendo de que $R \in (1, 2]$ o de que $R \in (2, 3)$, tal como se evidenciará en las representaciones gráficas posteriores. Para una discusión más detallada es posible remitirse a [Baigent 2], pág. 55 y siguientes.

Mostramos a continuación los gráficos correspondientes a $R = 1,3$ y $R = 2,8$, donde se ha efectuado tanto la representación de $f(x)$ contra x (a la izquierda) como la representación de x_n contra n (a la derecha). En este caso se aumenta el número de iteraciones hasta 14 y 20, respectivamente, para evidenciar más claramente el comportamiento de la solución.



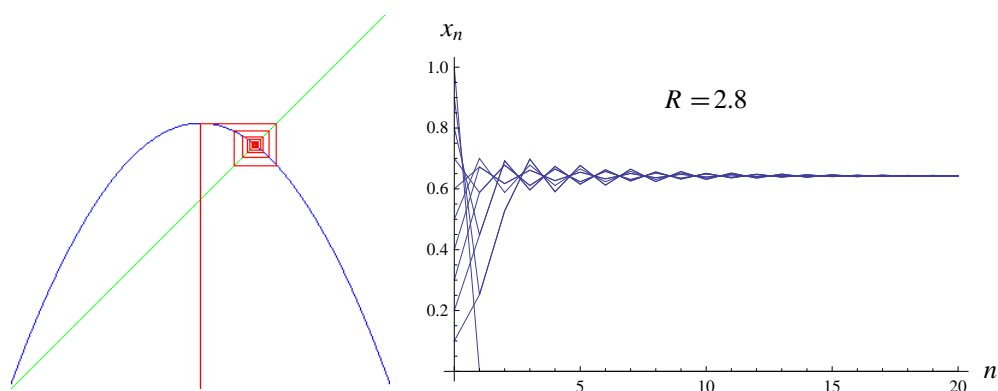


Figura 1.11: Convergencia a $x_f = 1 - \frac{1}{R}$

Nótese que en el valor de $R = 2,8$ se anticipa ya el comportamiento oscilante (de periodo 2) que tiene la ecuación para valores de $R > 3$, aunque en última instancia, al aumentar el número de ciclos, el punto fijo se termina estabilizando de forma asintótica para todas las elecciones del valor inicial de x .

- Para $R = 3$ tenemos la primera muestra del comportamiento conocido como **bifurcación**. En efecto, para valores de R ligeramente superiores a 3, el punto $x = 1 - \frac{1}{R}$ deja de ser un punto asintóticamente estable, pero aparecen 2 puntos periódicos cuyo valor se alterna (atractor de periodo 2), a los que llamamos x_1 y x_2 . Este comportamiento se visualiza, para $R = 3,1$, en el siguiente gráfico:

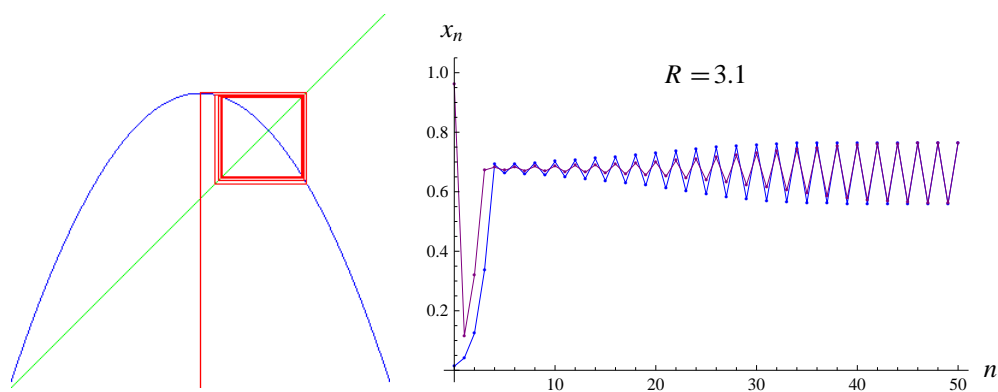


Figura 1.12: Atractor de periodo 2

- Al ir incrementando los valores de R , la ecuación sigue mostrando un atractor de periodo 2, y simultáneamente se van incrementando los valores de x_1 y x_2 . Sin embargo, al llegar a un valor aproximado de $R = 3,44$, se produce una nueva bifurcación, y aparecen 4 puntos periódicos (atractor de periodo 4). Por ejemplo podemos representar el comportamiento de la sucesión para $R = 3,5$. En este caso es necesario

representar un número más elevado de ciclos (en torno a 60) para distinguir claramente la pauta periódica. Por esta razón, en este gráfico no unimos los puntos con segmentos para mejorar la claridad del mismo. En la parte derecha se han representado las secuencias correspondientes a diversos valores semilla para x_0 .

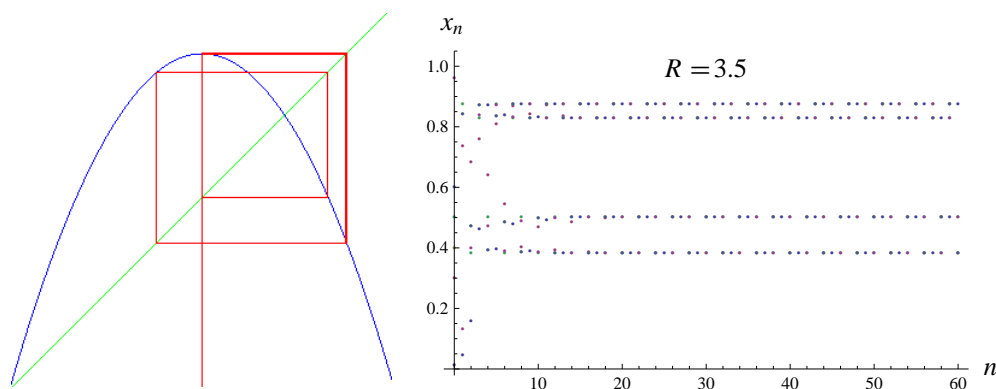


Figura 1.13: Atractor de periodo 4

- El atractor de periodo 4 tampoco se mantiene indefinidamente, y al llegar a un valor aproximado de $R = 3,54$ se produce una nueva bifurcación a un atractor de periodo 8, que se distingue claramente al representar la sucesión para $R = 3,564$. En este caso utilizamos un solo valor semilla y alcanzamos los 600 ciclos de iteración para distinguir más claramente la pauta:

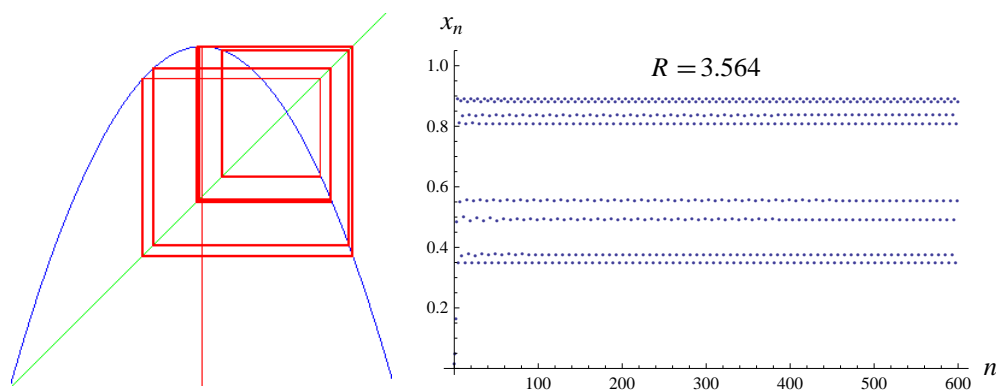


Figura 1.14: Atractor de periodo 8

- Las bifurcaciones sucesivas se siguen dando para valores crecientes de R hasta llegar a un valor de $R = 3,5699457 \dots$. En este punto comienza el **régimen caótico**, que se caracteriza por tener infinitos puntos periódicos y en consecuencia la estructura de las órbitas se hace enormemente complicada. Al alcanzar el valor $R = 3,6786$ aparecen los primeros periodos impares (al principio muy grandes) y al alcanzar $R = 1 + \sqrt{8} =$

$3,8284\dots$ ya aparecen todos los periodos posibles. La representación para $R = 3,62$ y $R = 4$ da una idea de lo aleatorio que puede llegar a ser el comportamiento de esta ecuación:

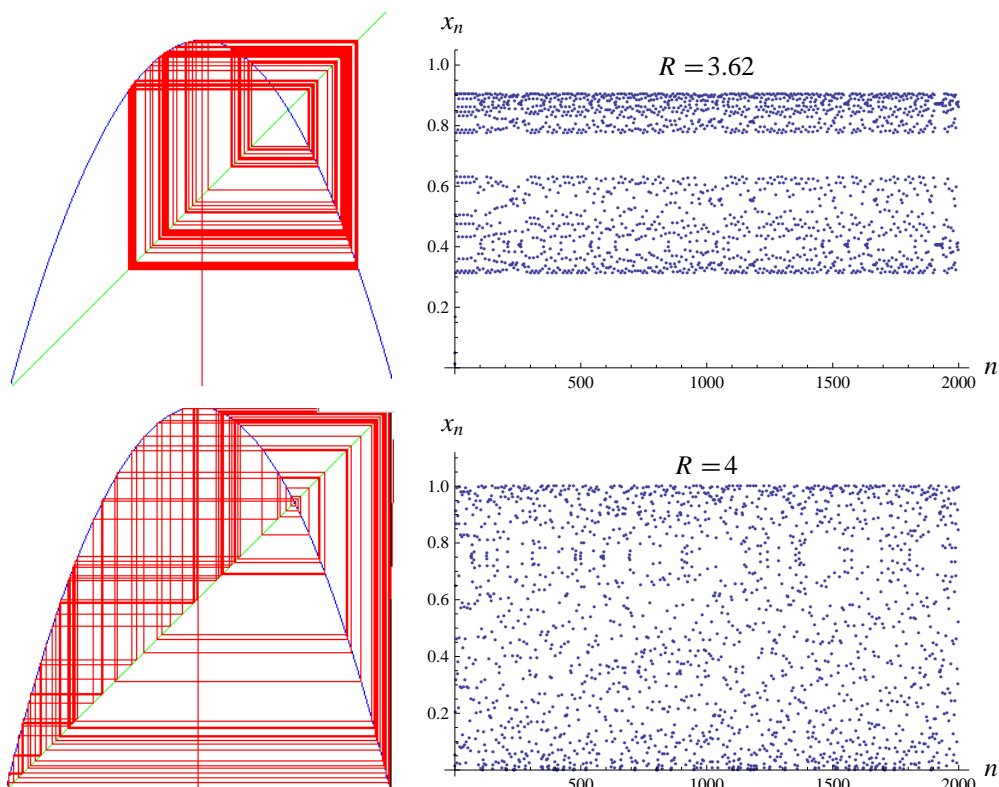


Figura 1.15: Comportamiento caótico

La demostración rigurosa de que la ecuación (1.4) presenta un comportamiento genuinamente caótico, se puede encontrar en [Hofbauer], pág. 9 y siguientes. Esto significa, que dados dos valores semilla arbitrariamente próximos, no hay nada que nos garantice que sus respectivas sucesiones de recurrencia vayan a tener un comportamiento parejo una vez transcurrido un número suficiente de ciclos. En otras palabras, resulta imposible predecir la tendencia a largo plazo de la sucesión generada por una semilla determinada. Y esta imposibilidad no es de tipo computacional: aun teniendo un ordenador que trabajara con precisión infinita (es decir, que no cometiera errores de redondeo), sólo podríamos conocer nuestro valor inicial hasta una determinada precisión (un número fijado de posiciones decimales), y esta incertidumbre nos imposibilita predecir el comportamiento de la sucesión a largo plazo.

Es interesante puntualizar que este comportamiento caótico que se da en la ecuación logística discreta no se presenta en la ecuación logística continua, descrita por medio de una ecuación diferencial, cuyas soluciones son totalmente deterministas. No obstante, y como quedará en evidencia más adelante en este trabajo, los sistemas modelados por medio de ecuaciones diferenciales continuas también pueden llegar a presentar comportamientos característicos del caos.

1.6. Modelos dependientes del tiempo

Hasta ahora hemos considerado exclusivamente ecuaciones autónomas, es decir, aquellas en las que $\frac{dx}{dt}$ no tiene una dependencia explícita con el tiempo. En este apartado vamos a abordar la dinámica de los modelos de especie única desde una perspectiva distinta, aquella en la que la tasa de crecimiento intrínseca, r , es una función del tiempo:

$$r = r(t)$$

que debe ser suficientemente regular. Para el propósito de este apartado basta con que $r(t)$ sea continua. De esta forma $x(t)$ queda definida por la siguiente ecuación diferencial en variables separadas:

$$\frac{dx}{dt} = r(t) \cdot x$$

donde podemos expresar $r(t)$ como $r(t) = n(t) - m(t)$, siendo:

- $n(t)$ la tasa de natalidad
- $m(t)$ la tasa de mortalidad
- $r(t)$ la tasa reproductiva

Si la condición inicial es $x(0) = x_0$ la solución al problema de valor inicial es:

$$x(t) = x_0 e^{\int_0^t r(s) ds}$$

En el caso en que $r(t) \geq r_0 > 0$ para todo instante $t > t_0$ se produce una explosión de población, que es el crecimiento exponencial en el tiempo e ilimitado que se esbozó en el apartado (1.1). En efecto, se tiene:

$$x(t) = x_0 e^{\int_0^t r(s) ds} \geq x_0 e^{\int_0^t r_0 ds} = x_0 e^{r_0 t} \rightarrow \infty \text{ cuando } t \rightarrow \infty$$

Para ilustrarlo con un ejemplo tomamos la función $r(t) = \log(t + 3)$ que es monótona creciente y estrictamente mayor que 1 para $t > 0$. Representando la solución para distintas condiciones iniciales:

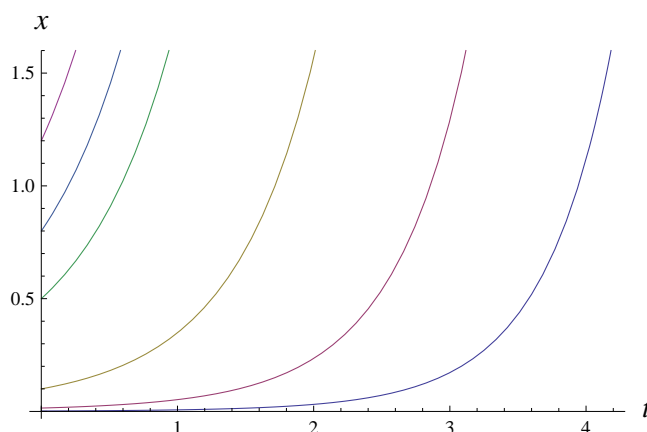


Figura 1.16: Explosión de población

Si $r(t) \leq -r_1 < 0$ para todo $t > t_0$ se tiene un colapso de población, que se identifica con la extinción de la misma, ya que

$$0 \leq x(t) = x_0 e^{\int_0^t r(s) ds} \leq x_0 e^{\int_0^t -r_1 ds} = x_0 e^{-r_1 t} \rightarrow 0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty$$

Si tomamos como ejemplo $r(t) = -0,5 \log(t+3)$ y representamos la solución para distintas condiciones iniciales se obtiene:

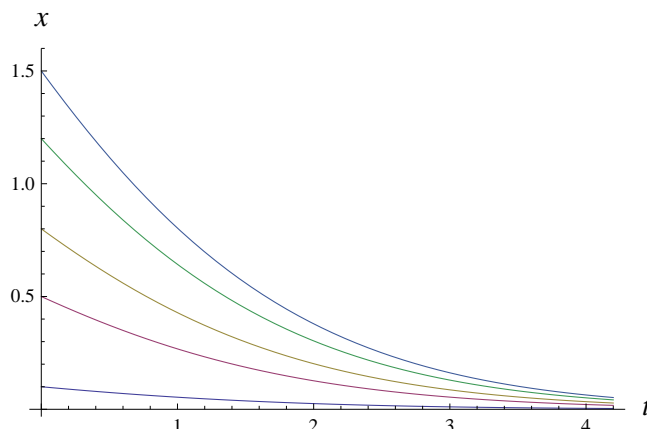


Figura 1.17: Colapso de población

La situación $r(t) \rightarrow 0$ en la que además $\int_0^\infty |r(s)| ds < \infty$ origina una estabilización de la población, $x(t)$. En efecto, si ponemos $a = \int_0^\infty |r(s)| ds$ se tiene:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_0 e^{\int_0^\infty r(s) ds} \leq x_0 e^{\int_0^\infty |r(s)| ds} = x_0 e^a < \infty$$

Más interesante resulta la situación en que $r(t)$ exhibe un comportamiento periódico, lo cual puede deberse por ejemplo a una variación estacional en la disponibilidad de recursos (alimento, agua,...). Suponemos que $r(t)$ es una función periódica de periodo T , es decir, que $r(t+T) = r(t)$ y definimos:

$$R = \int_0^T r(s) ds$$

Veamos que $x(t) \rightarrow \infty$ si $R > 0$. En efecto, si k es el número de periodos que se engloban en el intervalo $[0, t)$ podemos separar dicho intervalo como

$$[0, t) = [0, kT) \cup [kT, t)$$

de forma que

$$x(t) = x_0 e^{\int_0^t r(s) ds} = x_0 e^{\int_0^{kT} r(s) ds} e^{\int_{kT}^t r(s) ds} = x_0 e^{kR} e^{\int_{kT}^t r(s) ds}$$

Como $r(t)$ es una función periódica se tiene que $\int_{kT}^t r(s) ds = \int_0^{t-kT} r(s) ds$, y haciendo $t_1 = t - kT$, con $t_1 \in [0, T)$ se tiene:

$$x(t) = e^{kR} x_0 e^{\int_0^{t_1} r(s) ds} = e^{kR} x(t_1)$$

que tiende a ∞ cuando $t \rightarrow \infty$ (pues $k \rightarrow \infty$), asumiendo que $x(t_1) > 0$ para todo t_1 . Análogamente se prueba que $x(t) \rightarrow 0$ si $R < 0$. Además es inmediato que si $R = 0$ entonces $x(t)$ es una función periódica. Ilustramos este último comportamiento con un ejemplo donde hemos tomado la función de periodo 2π :

$$r(t) = \begin{cases} (\text{sen } t)^{2,5} & \text{si } t \in [0, \pi) \\ -(\text{sen } t)^{2,5} & \text{si } t \in [\pi, 2\pi) \end{cases}$$

tal que $R = \int_0^{2\pi} r(s)ds = 0$, como fácilmente se comprueba. Al representar la solución con distintas condiciones iniciales se obtiene:

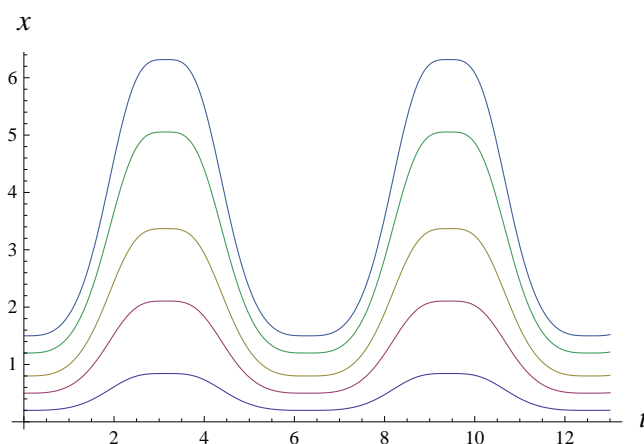


Figura 1.18: Población periódica

1.7. Modelo general: $r = r(t, x)$

La situación más general la encontramos cuando la tasa de crecimiento intrínseca, r , depende tanto del tiempo como de la población existente en cada instante. Típicamente, encontramos que al aumentar el número de individuos, x , también aumenta entre ellos la competencia por los recursos, por lo cual es de esperar que la tasa de natalidad, $n(t, x)$ disminuya, y la tasa de mortalidad, $m(t, x)$ aumente al aumentar la población x :

$$\frac{\partial n(t, x)}{\partial x} < 0; \quad \frac{\partial m(t, x)}{\partial x} > 0$$

y ya que $r(t, x) = n(t, x) - m(t, x)$ se tiene:

$$\frac{\partial r(t, x)}{\partial x} < 0$$

y la ecuación diferencial que define el comportamiento de x toma la forma:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = r(t, x)$$

Como el miembro de la izquierda es una función homogénea de grado cero en x , es decir que:

$$\frac{1}{px} \frac{d(px)}{dt} = \frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$$

para una constante $p > 0$, también lo será el miembro de la derecha, es decir:

$$r(t, x) = r(t, px)$$

Llamamos x_{max} a la máxima población que puede soportar el ecosistema en cualquier instante, y tenemos:

$$r(t, x) = r\left(t, \frac{x}{x_{max}}\right); \quad x_{max} > 0$$

Asumiendo que $r(t, x)$ es analítica en la variable x , desarrollamos $r(t, x) = r\left(t, \frac{x}{x_{max}}\right)$ en serie de Taylor alrededor de $x = 0$:

$$r(t, x) = r_0(t) + r_1(t) \left(\frac{x}{x_{max}}\right) + r_2(t) \left(\frac{x}{x_{max}}\right)^2 + \dots$$

Supondremos en este punto que $r_0(t) > 0$, es decir, que la población x experimenta un crecimiento estricto en un entorno de (t, x) . También supondremos que $r(t, x)$ es continua en la variable x . Puesto que en la gran mayoría de situaciones reales se tiene $\frac{x}{x_{max}} \ll 1$ podemos despreciar los términos de grado cuadrático y superior, y así:

$$r(t, x) = r_0(t) + r_1(t) \left(\frac{x}{x_{max}}\right) = r_0(t) \left[1 + \frac{r_1(t)}{r_0(t) \cdot x_{max}} x\right]$$

Puesto que $\frac{\partial r(t, x)}{\partial x} < 0$ se debe tener $r_1(t) < 0$. Reescribimos:

$$r(t) = r_0(t); \quad K(t) = -\frac{x_{max} r_0(t)}{r_1(t)}$$

y así obtenemos:

$$r(t, x) = r(t) \left[1 - \frac{x}{K(t)}\right]$$

siendo

- $r(t)$ la tasa de crecimiento intrínseco, en el instante t
- $K(t)$ la capacidad de soporte ambiental, en el instante t

Nótese que $r(t)$ y $K(t)$ son funciones continuas, de acuerdo a la hipótesis de continuidad hecha para $r(t, x)$ (con respecto a la variable t) anteriormente.

Sustituyendo en la ecuación inicial obtenemos la **ecuación logística dependiente del tiempo**:

$$\frac{dx}{dt} = r(t) \left[1 - \frac{x}{K(t)}\right] x \tag{1.5}$$

que tiene como caso particular la ecuación logística (1.2) estudiada en la sección 1.2.

Podemos suponer un modelo en el que la capacidad de soporte K permanece constante, pero en el que la tasa de crecimiento intrínseca es periódica: $r = r(t)$ siendo $r(t)$ una función

periódica con periodo T . Esto puede ocurrir en especies que presentan periodos de celo en determinadas épocas del año. En este caso la ecuación (1.5) se reduce a:

$$\frac{dx}{dt} = r(t) \left[1 - \frac{x}{K} \right] x$$

que se puede integrar directamente (por fracciones simples o reduciendo la ecuación de Bernoulli a una ecuación lineal) para obtener:

$$x(t) = \frac{K}{\left(\frac{K}{x_0} - 1\right) e^{-\int_0^t r(s) ds} + 1}$$

Puesto que $r(t)$ es periódica se tiene que si $t = nT + t_1$, con $t_1 \in [0, T)$, entonces $r(t) = r(t_1)$. Además, poniendo $R = \int_0^T r(s) ds$ se tiene: $\int_0^t r(s) ds = nR + \int_0^{t_1} r(s) ds$. Sustituyendo en la ecuación anterior:

$$x(t) = x(nR + t_1) = \frac{K}{e^{-nR} \left(\frac{K}{x_0} - 1\right) e^{-\int_0^{t_1} r(s) ds} + 1}$$

y de aquí se deduce inmediatamente:

- Si $R > 0$ entonces $x(t) \rightarrow K$ cuando $t \rightarrow \infty$
- Si $R < 0$ entonces $x(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$
- Si $R = 0$ entonces $x(t) = x(t_1)$, con lo cual $x(t)$ también es periódica de periodo T .

Analizamos este último caso por medio de un ejemplo, en el cual tomamos $r(t) = \sin t$:

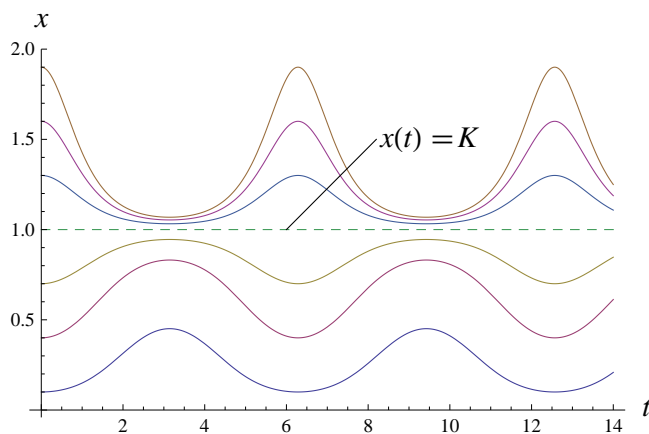


Figura 1.19: Tasa de crecimiento periódica con $R = 0$

Observamos como el comportamiento periódico se da tanto por encima como por debajo de la solución estacionaria $x(t) = K$.

Podemos considerar a continuación el caso en que r es una constante positiva, y la capacidad de soporte ambiental depende del tiempo: $K = K(t) > 0$. Esto puede deberse,

por ejemplo, a una variación, estacional o no, de los recursos disponibles para una especie dada. La ecuación (1.5) toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K(t)} \right) x; \quad K(t) > 0 \quad (1.6)$$

que se puede resolver explícitamente como ecuación de Bernoulli. En efecto, el cambio $y = x^{-1}$ la transforma en:

$$\frac{dy}{dt} = -ry + \frac{r}{K(t)}$$

que es una ecuación lineal en la variable $y(t)$. Su factor integrante es $\mu(t) = e^{rt}$ así que la solución general de la ecuación en y es:

$$y(t) = e^{-rt} \left(r \int_0^t \frac{e^{rs}}{K(s)} ds + y_0 \right)$$

y por tanto la ecuación en x tiene como solución general:

$$x(t) = \frac{x_0 e^{rt}}{x_0 r \int_0^t \frac{e^{rs}}{K(s)} ds + 1}$$

Vamos a estudiar el comportamiento de la solución $x(t)$ si $K(t)$ es una función periódica de periodo T . Si ponemos $t = nT + t_1$ con $t_1 \in [0, T)$ podemos expresar la integral del denominador de la siguiente manera:

$$\int_0^t \frac{e^{rs}}{K(s)} ds = \sum_{j=1}^n \underbrace{\int_{(j-1)T}^{jT} \frac{e^{rs}}{K(s)} ds}_{I_1} + \underbrace{\int_{nT}^{nT+t_1} \frac{e^{rs}}{K(s)} ds}_{I_2}$$

En la integral I_1 hacemos el cambio de variable $v = s - (j-1)T$ de forma que:

$$I_1 = \int_{(j-1)T}^{jT} \frac{e^{rs}}{K(s)} ds = \int_0^T \frac{e^{r(v+(j-1)T)}}{K(v+(j-1)T)} dv = e^{r(j-1)T} \int_0^T \frac{e^{rv}}{K(v)} dv$$

donde hemos tenido en cuenta el hecho de que $K(t)$ es periódica de periodo T y por tanto $K(v+(j-1)T) = K(v)$. Si ponemos $\int_0^T \frac{e^{rv}}{K(v)} dv = \frac{p}{r}$, siendo p una constante, concluimos:

$$I_1 = \frac{p}{r} e^{r(j-1)T}$$

y por tanto:

$$\sum_{j=1}^n \frac{p}{r} e^{r(j-1)T} = \frac{p}{r} \sum_{j=1}^n (e^{rT})^{j-1} = \frac{p}{r} \frac{1 - e^{rnT}}{1 - e^{rT}}$$

Para la integral I_2 consideramos el cambio $v = s - nT$ y tenemos:

$$I_2 = \int_{nT}^{nT+t_1} \frac{e^{rs}}{K(s)} ds = \int_0^{t_1} \frac{e^{r(v+nT)}}{K(v+nT)} dv = e^{rnT} \int_0^{t_1} \frac{e^{rv}}{K(v)} dv$$

entonces la integral del denominador queda:

$$\frac{p}{r} \frac{1 - e^{rnT}}{1 - e^{rT}} + e^{rnT} \int_0^{t_1} \frac{e^{rv}}{K(v)} dv$$

y se tiene:

$$\begin{aligned} x(t) = x(nT + t_1) &= \frac{x_0 e^{rnT} e^{rt_1}}{x_0 \left[p \frac{1-e^{rnT}}{1-e^{rT}} + r e^{rnT} \int_0^{t_1} \frac{e^{rv}}{K(v)} dv \right] + 1} \\ &= \frac{x_0 e^{rt_1}}{x_0 \left[p \frac{e^{-rnT}-1}{1-e^{rT}} + r \int_0^{t_1} \frac{e^{rv}}{K(v)} dv \right] + e^{-rnT}} \end{aligned}$$

Consideramos ahora el comportamiento de $x(nT + t_1)$ cuando $n \rightarrow \infty$, que es lo mismo que considerar la forma que toma la función $x(t)$ cuando $t \rightarrow \infty$. Siendo más precisos, vamos a estudiar si existe una función $x_\infty : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$ tal que:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - x_\infty(t)| = 0$$

para definir x_∞ fijamos $t_1 \in [0, T)$ consideramos los valores de $x(t)$ en los puntos $nT + t_1$. Como para cada t_1 fijo, el límite:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} x(nT + t_1)$$

existe y es un número real, podemos designar su valor por $x_\infty(t_1)$. Esto define una función uniformemente continua $x_\infty : [0, T) \rightarrow \mathbb{R}^+$. Ahora, para cada $t \in [(k-1)T, kT)$ definimos $x_\infty(t) = x_\infty(t - kT)$. Con esto prolongamos periódica y continuamente la función x_∞ a todo \mathbb{R}^+ .

Ahora hay que probar que $|x(t) - x_\infty(t)| \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$, es decir que para cualquier sucesión $t_k \rightarrow \infty$ se tiene $|x(t_k) - x_\infty(t_k)| \rightarrow 0$. Ponemos $t_k = n_k T + s_k$ donde $n_k \rightarrow \infty$ es una sucesión de enteros y s_k es una sucesión en el conjunto compacto $\frac{T}{2\pi} \mathbb{S}^1$, siendo \mathbb{S}^1 la circunferencia unidad, equivalente topológicamente a $[0, T)$ y también a $[0, T]$ si hacemos la identificación $T \equiv 0$. Tenemos entonces:

$$|x(t_k) - x_\infty(t_k)| = |x(n_k T + s_k) - x_\infty(n_k T + s_k)| = |x(n_k T + s_k) - x_\infty(s_k)|$$

donde la última igualdad se sigue de la periodicidad de x_∞ . Nótese que aquí no podemos asegurar que $x(n_k T + s_k) \rightarrow x_\infty(s_k)$ cuando $k \rightarrow \infty$ ya que s_k varía con k , y en la definición de x_∞ partíamos de un t_1 fijo. Consideramos dos casos por separado:

En primer lugar suponemos que $s_k \rightarrow s^*$ para algún $s^* \in [0, T)$. Entonces, sumando y restando las cantidades adecuadas se tiene:

$$\begin{aligned} |x(n_k T + s_k) - x_\infty(s_k)| &\leq |x(n_k T + s_k) - x(n_k T + s^*)| \\ &\quad + \underbrace{|x(n_k T + s^*) - x_\infty(s^*)|}_{\rightarrow 0 \text{ por la definición de } x_\infty} + \underbrace{|x_\infty(s^*) - x_\infty(s_k)|}_{\rightarrow 0 \text{ por continuidad de } x_\infty} \end{aligned}$$

Para controlar el primer término basta recordar que x es solución de la ecuación (1.6). Como por hipótesis se tiene $0 < K_1 \leq K(t) \leq K_2$, para constantes K_1 y K_2 convenientemente escogidas, podemos concluir que para cualquier condición inicial, la solución es tal que $\frac{dx}{dt}$ está uniformemente acotada, dependiendo sólo de la condición inicial:

$$rx \left(1 - \frac{x}{K_1} \right) \leq \frac{dx}{dt} \leq rx \left(1 - \frac{x}{K_2} \right)$$

Por tanto x es globalmente de Lipschitz: existe una constante L , que puede tomarse igual a $\sup \left\{ \frac{dx}{dt} \right\}$, tal que $|x(a) - x(b)| \leq L|a - b|$, por lo que $|x(n_k T + s_k) - x(n_k T + s^*)| \leq L|n_k T + s_k - n_k T - s^*| = L|s_k - s^*| \rightarrow 0$ cuando $s_k \rightarrow s^*$.

Si s_k no fuera convergente, puede descomponerse siempre en una cantidad como mucho numerable de subsucesiones convergentes (para diversos sublímites s^*) los cuales agotan todos los términos de s_k . Para cada una de las subsucesiones se puede aplicar el resultado anterior, y no depende del valor de s^* , lo cual termina la demostración.

Es claro, a partir de la deducción que acabamos de hacer, que:

$$x_\infty(t) = x_\infty(nT + t_1) = x_\infty(t_1) = \frac{e^{rt_1}}{\frac{p}{e^{rT}-1} + r \int_0^{t_1} \frac{e^{rv}}{K(v)} dv}$$

Se tiene que $x_\infty(t)$ es una función periódica de periodo T y que, además, no depende de la condición inicial x_0 . Esto significa que hemos encontrado una solución asintóticamente estable, acotada y que oscila simétricamente alrededor de la capacidad de soporte media $\bar{K} = \int_0^T K(t) dt$. Cualquier solución a la ecuación (1.6), con $K(t)$ periódica de periodo T , tiende a largo plazo hacia esta solución límite.

Podemos visualizar este comportamiento con un ejemplo en el que $r = 0,5$ y $K(t) = 2 + \sin 2t$. La representación gráfica se ha obtenido resolviendo numéricamente la ecuación (1.6), en lugar de representar explícitamente sus soluciones. En este caso la ecuación considerada es:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 0,5 \left(1 - \frac{x}{2 + \sin 2t} \right) x \\ x(0) &= 1,0 \\ x(0) &= 2,2 \end{aligned} \tag{1.7}$$

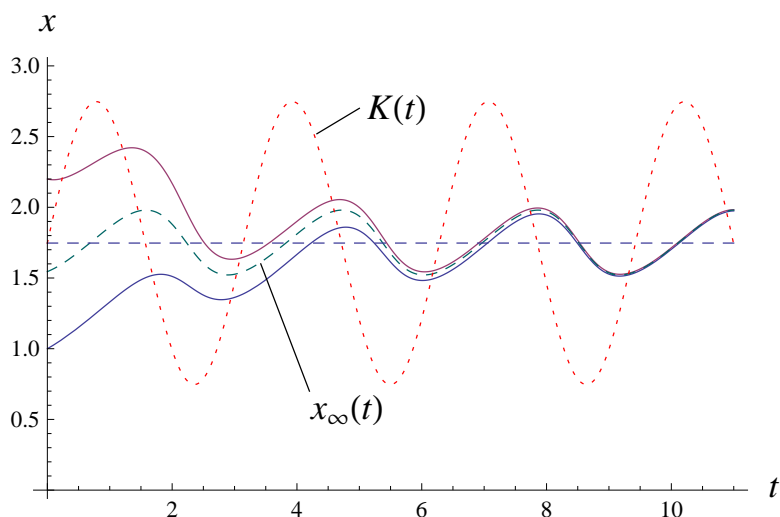


Figura 1.20: Capacidad de soporte periódica

Con línea continua están representadas dos soluciones distintas de la ecuación (1.7), obtenidas para distintas condiciones iniciales. Se observa como las dos soluciones tienden

asintóticamente a la misma solución límite $x_\infty(t)$. Con línea de trazos verde está representada la solución límite, $x_\infty(t)$. La recta de trazos corresponde al valor promedio de la solución límite:

$$\bar{x}_\infty = \frac{1}{T} \int_0^T x_\infty(t) dt \approx 1,747$$

y con línea de puntos rojos se ha superpuesto en el dibujo la gráfica de $K(t)$. Como se puede observar, $K(t)$ va adelantada con respecto a $x(t)$, es decir, que ante un incremento de los recursos se traduce en un incremento de la población, pero no inmediato, sino retardado un cierto tiempo. De forma análoga, una disminución de los recursos se ve seguida de una reducción en la población, al cabo también de un cierto tiempo.

1.8. Conclusión del capítulo

De esta forma damos por concluido nuestro estudio preliminar sobre los modelos poblacionales de una sola especie, de los que se ha intentado describir una muestra representativa que incluye modelos lineales y no lineales, autónomos y dependientes del tiempo, con soluciones estables e inestables, continuos y discretos, y con soluciones que presentan explosión, colapso, o comportamiento periódico en el tiempo.

Tal como hemos visto, se trata en todos los casos de problemas resueltos en el sentido de que no quedan cuestiones abiertas relativas a la existencia, unicidad, estabilidad o comportamiento a largo plazo de las soluciones. En particular, los sistemas dinámicos de una única población no presentan comportamiento caótico, exceptuando la ecuación logística discreta, tal como se ha estudiado.

En el capítulo siguiente abordamos el estudio de los sistemas dinámicos formados por dos o más poblaciones que interactúan en un ecosistema común.

Capítulo 2

Modelos de Lotka-Volterra con dos especies

Abordamos en este capítulo el estudio de sistemas dinámicos que describen la interacción de dos especies que coexisten en un ecosistema común. Estos modelos se aproximan mejor que los de una sola especie a las situaciones reales encontradas en biología y ecología. Los principales modelos de interacción interespecie que serán objeto de estudio se relacionan a continuación:

- Interacción **depredador-presa**, en la que la supervivencia de la especie depredadora está condicionada a la existencia de otra especie que le sirve de presa.
- Interacción **competitiva**: dos especies compiten por el mismo recurso o recursos, pero no existe depredación directamente entre ellas.
- Interacción **cooperativa**, simbiótica o mutualismo: la supervivencia de cada especie se ve favorecida por la existencia de la otra.

Además se tendrán en cuenta los términos de interacción intraespecie en refinamientos sucesivos de los modelos.

El estudio matemático de estos modelos fue iniciado por A. Lotka y V. Volterra en los años 1920, alcanzó un gran desarrollo en el siglo XX gracias a los trabajos de Lyapunov, Lorentz y muchos otros autores y todavía supone en la actualidad (2011) un área muy activa de investigación.

Damos de forma preliminar un repaso de las definiciones y resultados fundamentales en la teoría de sistemas dinámicos, antes de proceder al estudio de las distintas interacciones.

2.1. Repaso de definiciones y resultados básicos

Sistema autónomo: un sistema de ecuaciones lineales de primer orden se dice que es autónomo cuando se puede escribir de la forma:

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \tag{2.1}$$

donde $x \in \mathbb{R}^n$ y $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, es decir, que la función vectorial f no depende explícitamente del tiempo.

Solución: una solución del sistema (2.1) es una aplicación $t \rightarrow x(t)$ de algún intervalo $I \subset \mathbb{R}$ en \mathbb{R}^n , diferenciable en todas sus componentes, y que satisface $\frac{dx(t)}{dt} = f(x(t))$ para cada una de ellas.

Condición inicial: es una especificación del valor de $x(t)$ en un instante determinado, habitualmente $t = 0$. La condición inicial se establece por medio de una ecuación de la forma: $x(0) = x_0$, con $x_0 \in \mathbb{R}^n$.

Teorema de existencia y unicidad (Picard): si $G \subset \mathbb{R}^n$ es un conjunto abierto, $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ es localmente lipschitziana para todo $x \in G$ y $x_0 \in G$, entonces la ecuación diferencial $\dot{x} = f(x)$ con $x(t_0) = x_0$ tiene una solución única $x : I \rightarrow U$ para algún intervalo abierto I que contiene a t_0 . Habitualmente exigiremos que todas las componentes de f sean diferenciables, lo cual implica la condición de Lipschitz. La demostración de este teorema se puede encontrar en [Valdivia 1], pág. 367.

Punto crítico: un punto crítico del sistema autónomo es un vector x_1 tal que $f(x_1) = 0$. En este caso es evidente que $x(t) = x_1$ es una solución del sistema autónomo (2.1).

Espacio de fase: es el espacio \mathbb{R}^n donde se representan todas las coordenadas del vector $x(t)$. Si $n = 2$ se denomina plano de fase.

Traectoria u órbita: es la proyección de la gráfica de una solución $\{t, x(t)\} \in \mathbb{R}^{n+1}$ en el espacio de fase.

Mapa de fase: es un conjunto de trayectorias representadas en el espacio de fase.

Punto crítico estable: un punto crítico z de una ecuación diferencial $\frac{dx}{dt} = f(x)$ se denomina estable (y también Lyapunov-estable) si para cada entorno U de z , existe otro entorno W de z tal que toda trayectoria que parte de W está contenida en U , es decir, que si $x_0 \in W$ entonces $x(t) \in U$ para todo $t \geq 0$.

Punto crítico asintóticamente estable: el punto crítico z se denomina asintóticamente estable si, además de ser estable, toda órbita que parte de W converge a z , es decir, $x(t) \rightarrow z$ cuando $t \rightarrow \infty$ para todo $x_0 \in W$.

Cuenca de atracción de un punto crítico asintóticamente estable: el conjunto de puntos x_0 tales que $x(t) \rightarrow z$ se llama cuenca de atracción de z . La cuenca de atracción es un conjunto abierto, ya que si x_0 está en la cuenca de atracción, y W es un entorno de z , entonces existe un entorno de x_0 , que llamamos U , tal que si $y \in U$, entonces la solución $y(t)$ con $y(0) = y_0$ tiende a un punto $w \in W$, por la dependencia continua de las soluciones con respecto a las condiciones iniciales. La cuenca de atracción es un conjunto invariante, pues si una solución $x(t)$ corta a la cuenca en un punto y_0 para un instante t_0 , basta tomar la solución trasladada $y(t) = x(t + t_0)$ tal que $y(0) = y_0$, y entonces $y(t) \rightarrow z$ cuando $t \rightarrow \infty$, que es lo mismo que decir que $x(t) \rightarrow z$ cuando $t \rightarrow \infty$.

Punto crítico globalmente estable: el punto crítico z se denomina globalmente estable si su cuenca de atracción es el espacio de fase completo (o al menos su interior).

2.2. Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra

Consideramos el caso de dos especies, que llamaremos depredador y presa, que coexisten en un ecosistema común. Representamos por x e y el número (o densidad) de individuos de las especies presa y depredadora respectivamente. El modelo propuesto inicialmente por Volterra se expresa de la siguiente forma:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-c + dx)\end{aligned}\tag{2.2}$$

donde a, b, c, d son constantes positivas. A lo largo del trabajo utilizaremos indistintamente las notaciones de Leibniz y Newton para la derivada temporal: $\frac{dx}{dt} = \dot{x}$, etc. El significado del modelo se resume como sigue:

- En ausencia de depredadores, $y = 0$, la ecuación para la presa se reduce a $\frac{dx}{dt} = ax$, siendo a la constante de crecimiento intrínseca para x . Esta ecuación ya ha sido estudiada en el primer capítulo, y como sabemos da lugar a un crecimiento exponencial; posteriormente introduciremos modificaciones a la primera ecuación que eviten la explosión poblacional.
- En ausencia de presas, $x = 0$, la ecuación para el depredador toma la forma $\frac{dy}{dt} = -cy$ que sabemos que da lugar a un decrecimiento exponencial y posterior extinción (colapso) de la población. c es por tanto la tasa de decrecimiento intrínseca de y .
- La constante $b > 0$, que corresponde con el término cruzado $-bxy$ en la primera ecuación, da cuenta de que las interacciones entre las dos especies, que se suponen proporcionales al producto xy de ambas poblaciones, son desfavorables para la presa (de ahí el signo negativo).
- Análogamente, la constante $d > 0$ corresponde al término cruzado dxy en la segunda ecuación, pone en evidencia que los encuentros entre individuos de ambas especies son favorables al depredador.

Otra forma de interpretar el sistema (2.2) es por medio de las tasas de crecimiento per capita. En efecto, $\frac{dx}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}$ son las tasas de crecimiento absolutas para presa y depredador (x e y respectivamente). Por tanto $\frac{1}{x}\frac{dx}{dt}$ y $\frac{1}{y}\frac{dy}{dt}$ son las tasas de crecimiento per capita (es decir, por número de individuos) para las dos especies. Así, el sistema (2.2) toma la forma:

$$\begin{aligned}\frac{1}{x}\frac{dx}{dt} &= a - by \\ \frac{1}{y}\frac{dy}{dt} &= -c + dx\end{aligned}$$

en la que los miembros de la derecha de cada ecuación son funciones lineales en las variables x e y .

En general, un sistema que modele la interacción de dos o más especies, sólo tiene sentido físico si x e y son funciones no negativas del tiempo. Esto nos lleva a estudiar trayectorias que se encuentren íntegramente en el primer cuadrante del mapa de fase.

Vamos a probar que el interior del primer cuadrante es un conjunto invariante para el sistema (2.2).

La solución trivial $x(t) = 0$, $y(t) = y_0 e^{-ct}$, $y_0 > 0$ corresponde a una trayectoria en el plano de fase que coincide con el semieje vertical positivo. Análogamente la solución $y(t) = 0$, $x(t) = x_0 e^{at}$, $x_0 > 0$ corresponde al semieje horizontal positivo en el plano de fase. El origen del plano de fase también corresponde con una solución trivial del sistema (2.2), 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 $x_1(t)$ es solución, entonces $x_3(t) = x_1(t - T)$ también es solución, lo cual significa que $x_1(t_1) = x_3(t_1 + T) = x_3(t_2) = x_2(t_2)$ 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 único punto crítico de (2.2) en C_1 viene dado por:

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

y lo denotamos por $F(\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$. Este punto crítico es un centro tal como se demostrará más adelante en este apartado. Por tanto las trayectorias en el mapa de fases son curvas cerradas alrededor del punto crítico, lo cual corresponde a soluciones periódicas en el tiempo para $x(t)$ e $y(t)$. Representamos un conjunto de órbitas del sistema con $a = 1,8$, $b = 0,9$, $c = 0,81$, $d = 0,54$ para distintas condiciones iniciales x_0 , y_0 , junto con el punto crítico. También se ha representado la solución $x(t)$, $y(t)$ para una condición inicial en particular:

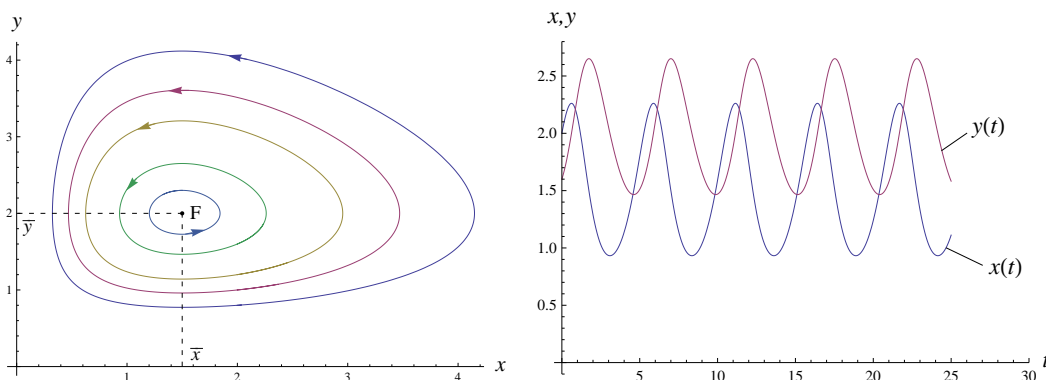


Figura 2.1: Modelo depredador-presa básico

Analizando el gráfico de la derecha vemos que los máximos y mínimos de $x(t)$ ocurren antes, para cada periodo, que los correspondientes máximos y mínimos de $y(t)$, por lo que las trayectorias en el gráfico de la izquierda se recorren en sentido contrario a las agujas del reloj.

Vamos a estudiar una cantidad conservada para el sistema (2.2). Partimos de las ecuaciones originales:

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

multiplicamos la primera por $\frac{c-dx}{x}$ y la segunda por $\frac{a-by}{y}$ para obtener:

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

sumando ambas ecuaciones:

$$\left(\frac{c}{x} - d\right) \frac{dx}{dt} + \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt} = 0$$

aplicando la regla de la cadena:

$$\frac{d}{dt} (c \log x - dx + a \log y - by) = 0$$

por lo que:

$$c \log x - dx + a \log y - by = \text{cte}$$

Si (\bar{x}, \bar{y}) son las coordenadas del punto crítico tenemos: $c = d\bar{x}$, $a = b\bar{y}$, así que:

$$d(\bar{x} \log x - x) + b(\bar{y} \log y - y) = \text{cte}$$

definiendo $H(x) = \bar{x} \log x - x$ y $G(y) = \bar{y} \log y - y$ se tiene:

$$dH(x) + bG(y) = \text{cte}$$

y haciendo

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y) \tag{2.3}$$

tenemos por último:

$$V(x(t), y(t)) = \text{cte}$$

así que $V(x, y)$, que es una función definida en todo C_1 , es constante sobre las trayectorias del sistema. Es por tanto una constante de movimiento o cantidad conservada. Recordando que una primera integral de un sistema $\frac{dX}{dt} = f(X)$ es una función $\phi(\cdot, \cdot)$ tal que $\phi(t, X(t)) = \text{cte}$, los cálculos anteriores muestran que V es una primera integral de (2.2).

Imponiendo:

$$\frac{\partial V}{\partial x} = \frac{\partial V}{\partial y} = 0$$

encontramos que el único candidato a punto crítico de V es precisamente (\bar{x}, \bar{y}) . La matriz hessiana de V , evaluada en (\bar{x}, \bar{y}) es:

$$H(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} -\frac{\bar{x}}{x^2} & 0 \\ 0 & -\frac{\bar{y}}{y^2} \end{pmatrix}$$

y ya que $H_{1,1} < 0$ y $\det H > 0$, se tiene que (\bar{x}, \bar{y}) es un máximo relativo (el único) de $V(x, y)$, donde la función toma el valor $V(\bar{x}, \bar{y}) = a \left(\log \frac{a}{b} - 1 \right) + c \left(\log \frac{c}{d} - 1 \right)$.

Por otro lado, tomamos una semirrecta en el plano de fase que parte de (\bar{x}, \bar{y}) en cualquier dirección. Sus ecuaciones paramétricas son:

$$\begin{cases} x = \bar{x} + us \\ y = \bar{y} + vs \end{cases}$$

donde (u, v) es el vector director de la recta, y s un parámetro real. La función V a lo largo de la semirrecta toma la forma:

$$V(s) = c \log(\bar{x} + us) + a \log(\bar{y} + vs) - (du + bv)s - a - c$$

Si u y v son ambos positivos, hacemos tender s a infinito, y si u, v o ambos son negativos, s tiende al valor que hace que la semirrecta corte alguno de los ejes coordenados. En cualquier caso se tiene que $V(s)$ decrece tendiendo a $-\infty$ en cualquier dirección que se pueda considerar.

Estos hechos nos permiten deducir que $V(x, y)$ es estrictamente cóncava en C_1 . Los conjuntos de nivel son curvas cerradas alrededor del punto crítico (\bar{x}, \bar{y}) , y como conclusión inmediata tenemos que las trayectorias en el plano de fase son cerradas, y por tanto las soluciones al sistema (2.2) son periódicas. Ilustramos esta consecuencia por medio de un gráfico tridimensional de $V(x, y)$, así como de sus curvas de nivel:

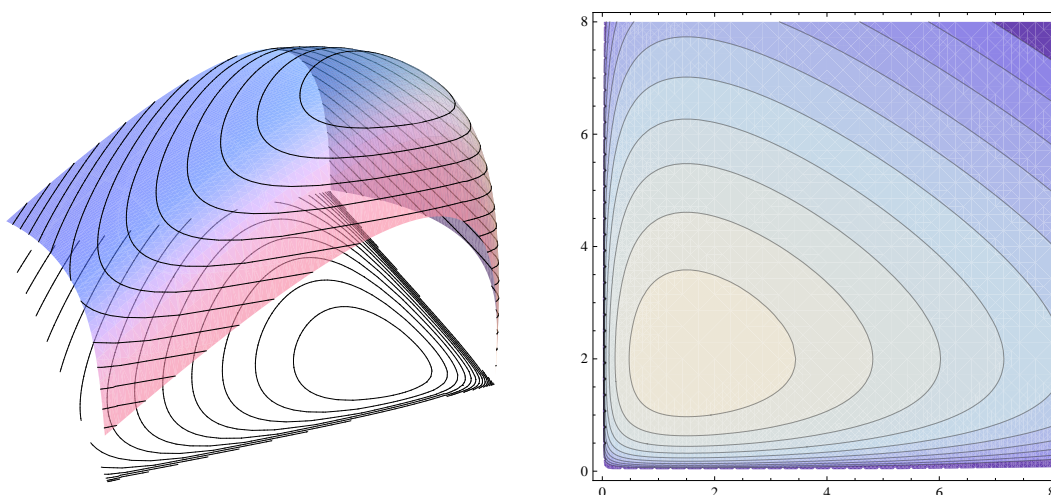


Figura 2.2: Curvas de nivel

Merece la pena notar que este modelo depredador-presa tiene sentido físico, no sólo por el hecho de que las soluciones no se hacen negativas nunca, sino también porque están definidas para todo $t \geq 0$ (por ser periódicas) siempre que la población de depredadores se mantenga estrictamente mayor que cero. Sin embargo, predice un comportamiento invariablemente periódico, es decir, la modificación de los parámetros a, b, c, d sólo supone una variación en el periodo de las órbitas, pero no contempla que una especie domine sobre la otra y termine provocando su extinción.

Veamos que el sistema es hamiltoniano, siendo $V(x, y)$ la función hamiltoniana. En efecto, para obtener su forma canónica introducimos las coordenadas generalizadas p y q :

$$p = \log x; \quad q = \log y$$

y el hamiltoniano canónico, $H(p, q)$ toma la forma:

$$H(p, q) = d(\bar{x}p - e^p) + b(\bar{y}q - e^q)$$

y por simple manipulación algebraica se llega a las ecuaciones canónicas de Hamilton:

$$\begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= \frac{\partial H}{\partial q} \\ \frac{dq}{dt} &= -\frac{\partial H}{\partial p} \end{aligned}$$

Principio de Volterra

Una vez probado que $x(t)$ e $y(t)$ son funciones periódicas, podemos calcular sus promedios temporales. En efecto, tomando la 2ª ecuación en (2.2) tenemos:

$$\frac{dy}{dt} = y(-c + dx) \Rightarrow \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = -c + dx \Rightarrow \frac{d}{dt}(\log y) = -c + dx$$

Llamamos T al periodo de $x(t)$ e $y(t)$. Integrando con respecto al tiempo entre 0 y T tenemos:

$$\begin{aligned} \int_0^T \frac{d}{dt}(\log y) dt &= \int_0^T (-c + dx) dt \\ [\log y(t)]_0^T &= -cT + d \int_0^T x(t) dt \\ \log y(T) - \log y(0) &= -cT + d \int_0^T x(t) dt, \text{ con } y(0) \neq 0 \end{aligned}$$

y ya que $y(t)$ es periódica, se tiene $y(T) = y(0)$, así que:

$$0 = -cT + d \int_0^T x(t) dt \Rightarrow \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d} = \bar{x}$$

Por un razonamiento totalmente análogo concluimos:

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}$$

Así que los promedios temporales de cada función son iguales a las correspondientes coordenadas del punto crítico (\bar{x}, \bar{y}) . Este resultado se conoce como **principio de Volterra**.

2.3. Modelo depredador-presa con competencia intraespecie

Como ya se ha comentado, la ecuación (2.2) 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:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - by - ex) \\ \frac{dy}{dt} &= y(-c + dx - fy)\end{aligned}\tag{2.4}$$

con $e > 0$ y $f \geq 0$; no excluimos el caso $f = 0$ puesto que no da lugar a un comportamiento explosivo. Vamos a probar que $C_1 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x > 0, y > 0\}$ también es un conjunto invariante de (2.4), es decir, que una trayectoria que comience en un punto del interior primer cuadrante, no puede salir de esta región.

Ante todo, $x(t) = y(t) = 0$ es una solución trivial del sistema. Supongamos ahora que $x(t) = 0$. En este caso la 2ª ecuación toma la forma:

$$\frac{dy}{dt} = y(-c - fy) = -c \left(1 - \frac{y}{K}\right) y, \text{ con } K = -\frac{c}{f}$$

y es por tanto una ecuación logística con la tasa de crecimiento intrínseco y capacidad de soporte negativas. Integrando de la misma forma que hicimos en el primer capítulo obtenemos:

$$y(t) = \frac{Ky_0}{(K - y_0)e^{ct} + y_0}$$

que toma (obviamente) el valor $y(0) = y_0$ y luego tiende a cero cuando $t \rightarrow \infty$. Así pues, ninguna trayectoria puede cortar el eje y , ya que si tal trayectoria existiera y $(0, y_1)$ fuera el punto de corte, bastaría tomar $y_0 > y_1$ y entonces dos trayectorias se cortarían en dicho punto, resultando una contradicción.

Si $y(t) = 0$, la primera ecuación toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - ex) = a \left(1 - \frac{x}{K}\right) x, \text{ con } K = \frac{a}{e}$$

que es una ecuación logística idéntica a la tratada en el primer capítulo. Por tanto sabemos que si $0 < x_0 < K$ la solución tiende asintóticamente hacia $x = K = \frac{a}{e}$. $x_0 = K$ da lugar a una solución estacionaria, y $x_0 > K$ da lugar a una solución que cumple $x(0) = x_0$ y luego tiende asintóticamente hacia $x = K = \frac{a}{e}$. Esto implica que ninguna trayectoria que comience en un punto de C_1 puede cortar el eje x , ya que si $(x_0, 0)$ fuera el punto de corte, ese mismo punto pertenecería a otra trayectoria distinta, correspondiente a la ecuación logística, llegando también a una contradicción.

Por tanto todos los puntos de la frontera de C_1 pertenecen a trayectorias que empiezan en puntos de dicha frontera. En otras palabras, el interior del primer cuadrante, C_1 , es un conjunto invariante de la ecuación (2.4).

Para estudiar cualitativamente el comportamiento de (2.4) vamos a centrarnos en las **isoclinas**, o curvas de igual pendiente. En efecto, la x -isoclina es la curva que une puntos en los que $\frac{dx}{dt} = 0$ (pendiente vertical). En nuestro caso la ecuación de la x -isoclina es:

$$ex + by = a \Rightarrow y = \frac{a}{b} - \frac{e}{b}x$$

Análogamente, la y -isoclina es la curva que une puntos en los que $\frac{dy}{dt} = 0$ (pendiente horizontal), así que la ecuación de la misma para $f \neq 0$ es:

$$dx - fy = c \Rightarrow y = -\frac{c}{f} + \frac{d}{f}x$$

Observamos que la x -isoclina es una recta de pendiente negativa, y la y -isoclina es de pendiente positiva, así que ambas isoclinas se cortan necesariamente en un punto $F(\bar{x}, \bar{y})$. El punto F puede pertenecer a C_1 o no, y analizamos ambos casos por separado:

Caso 1: $F \notin C_1$

Las isoclinas dividen C_1 en tres regiones, que llamaremos I, II y III, de acuerdo al gráfico:

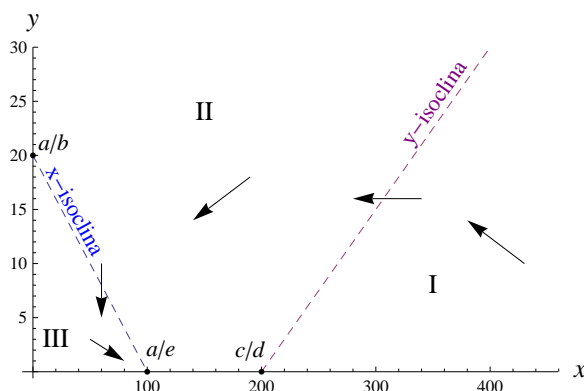


Figura 2.3: Isoclinas

Las trayectorias tienen pendiente horizontal cuando atraviesan la y -isoclina (recta con pendiente positiva) y pendiente vertical cuando atraviesan la x -isoclina (recta con pendiente negativa). Estudiamos la pendiente de las trayectorias en las regiones I, II y III.

Puesto que la y -isoclina corta al eje x en el punto $(\frac{c}{d}, 0)$ se tiene que el punto $P_1(\frac{2c}{d}, \frac{c}{2f})$ se encuentra en la región I. Entonces se tiene:

$$\frac{dx}{dt}(P_1) = \frac{2c}{f} \left(a - e\frac{2c}{d} - b\frac{c}{2f} \right) = \frac{2ce}{f} \left(\frac{a}{e} - \frac{2c}{d} - b\frac{c}{2fe} \right)$$

y puesto que $\frac{a}{e} - \frac{2c}{d} < 0$, por ser $\frac{c}{d} > \frac{a}{e}$, se tiene que $\frac{dx}{dt}(P_1) < 0$. Por otro lado:

$$\frac{dy}{dt}(P_1) = \frac{c}{2f} \left(-c + d\frac{2c}{d} - f\frac{c}{2f} \right) = \frac{c}{2f} \left(-c + 2c - \frac{c}{2} \right) = \frac{c}{2f} \frac{c}{2} > 0$$

Así que en la región I se tiene:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\frac{dx}{dt}}{\frac{dy}{dt}} < 0$$

es decir, las trayectorias tienen pendiente negativa.

De forma totalmente análoga se prueba que la pendiente en la región II es positiva, y la pendiente en la región III vuelve a ser negativa (ver el gráfico anterior).

La única opción en este caso es que toda trayectoria debe tender asintóticamente hacia el punto $P(\frac{a}{e}, 0)$, es decir, que se produce la extinción del depredador, y la estabilización de la presa en el valor de capacidad de soporte predicho por la ecuación logística.

Representamos la familia de trayectorias obtenidas para un ejemplo numérico del caso 1, tomando $a = 1, e = 0,01, b = 0,05, c = 3, d = 0,15, f = 0,1$:

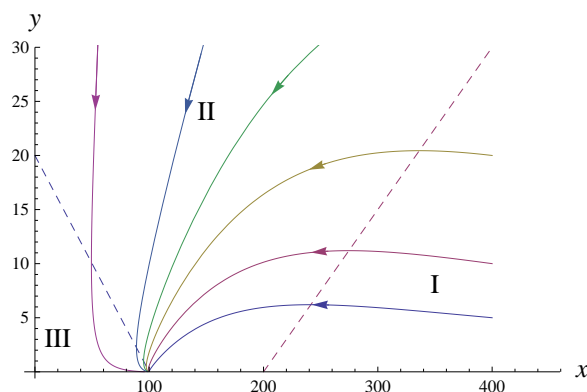


Figura 2.4: Trayectorias

Caso 2: $F \in C_1$

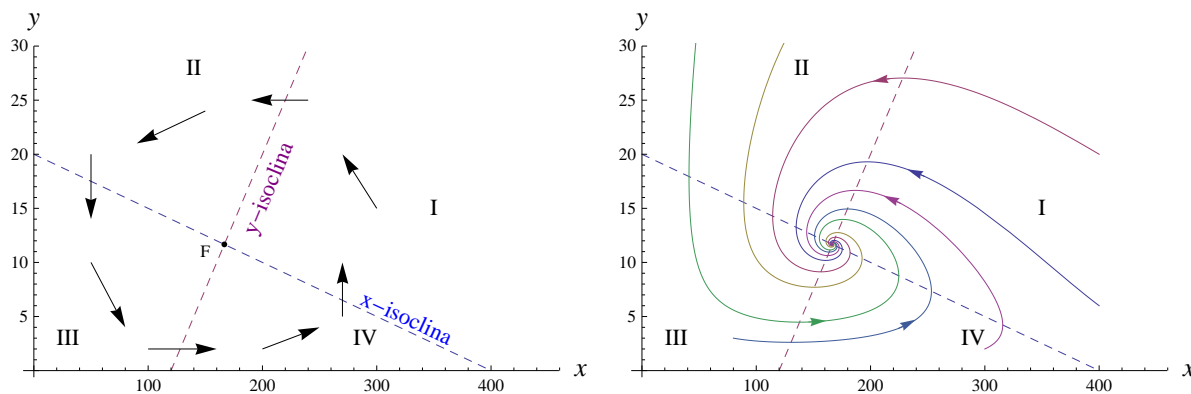


Figura 2.5: Punto crítico interior. Isoclinas y trayectorias

Las isoclinas se cortan en el punto F de coordenadas:

$$\bar{x} = \frac{bc + af}{bd + ef}; \quad \bar{y} = \frac{ad - ce}{bd + ef}$$

y es claro que F es un punto crítico de (2.4) puesto que en él se cumple $\frac{dx}{dt} = \frac{dy}{dt} = 0$. En este caso las isoclinas dividen el interior del primer cuadrante, C_1 , en 4 regiones que

denominamos I, II, III y IV. Realizando un análisis equivalente al del caso anterior vemos que en las regiones I y III las trayectorias tienen pendiente decreciente, y en las regiones II y IV tienen pendiente creciente. Esto parece sugerir que las trayectorias se mueven en sentido contrario a las agujas del reloj alrededor del punto crítico F , pero no podemos determinar si convergen asintóticamente a este punto, o si tienden a una trayectoria periódica (ciclo) alrededor de F . Representamos las soluciones obtenidas para $a = 4$, $e = 0,01$, $b = 0,2$, $c = 3$, $d = 0,025$, $f = 0,1$ (fig. 2.5).

Para establecer el comportamiento asintótico de las soluciones debemos introducir los conceptos de ω -límites, α -límites y funciones de Lyapunov.

ω -límites

Sea $\frac{dx}{dt} = f(x)$ una ecuación diferencial (vectorial) autónoma definida en una región de \mathbb{R}^n y sea $x(t)$ una solución definida para $t \geq 0$ y que satisface la condición inicial $x(0) = x_0$. El ω -límite de x_0 es el conjunto de todos los puntos de acumulación de $x(t)$ para $t \rightarrow \infty$:

$$\omega(x_0) = \{y \in \mathbb{R}^n : x(t_k) \rightarrow y \text{ para alguna sucesión } t_k \rightarrow \infty\}$$

Los puntos en el ω -límite cumplen las siguientes propiedades:

- Sea $y \in \omega(x_0)$. Dado un entorno cualquiera de y , la solución $x(t)$ corta dicho entorno incluso después de un tiempo arbitrariamente grande, ya que si a partir de un determinado instante la solución no cortara a un entorno de y , tal punto y no podría ser punto de acumulación de $x(t)$.
- Si a partir de un determinado instante la solución $x(t)$ permanece dentro de un subconjunto compacto de \mathbb{R}^{n+1} , entonces necesariamente ha de tener puntos de acumulación, y por tanto $\omega(x_0) \neq \emptyset$.
- Cualquier punto z_0 perteneciente a la solución $x(t)$ tiene el mismo ω -límite que x_0 , ya que $z_0 = x(t_1)$ para algún instante t_1 , y sabemos que si $x(t)$ es solución, también lo es $x(t - t_1)$.
- $\omega(x_0)$ es un conjunto cerrado, pues se puede expresar como intersección de conjuntos cerrados:

$$\omega(x_0) = \bigcap_{t \geq 0} \overline{\{x(s) : s \geq t\}}$$

- El conjunto $\omega(x_0)$ es invariante, es decir, que si $y_0 \in \omega(x_0)$ pertenece a una solución $y(t)$ con $y(0) = y_0$, entonces toda la solución $y(t)$ pertenece a $\omega(x_0)$. En efecto, ya que $x(t_k) \rightarrow y_0$ para alguna sucesión t_k , y como las soluciones presentan dependencia continua respecto de las condiciones iniciales, entonces, para un t arbitrario se tiene $x(t_k + t) \rightarrow y(t)$ cuando $k \rightarrow \infty$, así que $y(t)$ es punto de acumulación de $x(t)$ para la sucesión $t_k + t$, y por tanto $y(t) \in \omega(x_0)$. Como esto es válido para todo t , se concluye que todos los puntos de la solución, $y(t)$, pertenecen al ω -límite.
- Los puntos críticos y las soluciones periódicas constituyen sus propios ω -límites.
- Si $\omega(x_0)$ es compacto, entonces es conexo. En efecto, sabemos que si $x(t)$ (con $x(0) = x_0$) es solución, $x(t + t_n)$ también lo es, por tratarse de un sistema autónomo. Para t fijo tomamos el límite cuando $n \rightarrow \infty$ de forma que $x(t + t_n)$, $x(0) = x_0$ tiende a

$x(t)$, $x(0) = p$ siendo la trayectoria que pasa por p un subconjunto de $\omega(x_0)$. Se sigue que la distancia entre los conjuntos $x(t)$, $x(0) = x_0$ y $\omega(x_0)$ es cero según t tiende a infinito, así que $\omega(x_0)$ debe ser conexo.

α -límites

Se definen de forma análoga a los ω -límites, pero haciendo tender el tiempo a $-\infty$. Si $x(t)$ es una solución de $\dot{x} = f(x)$ definida para $t \leq 0$ y que satisface la condición inicial $x(0) = x_0$, el α -límite de x_0 es el conjunto de todos los puntos de acumulación de $x(t)$ para $t \rightarrow -\infty$:

$$\alpha(x_0) = \{y \in \mathbb{R}^n : x(t_k) \rightarrow y \text{ para alguna sucesión } t_k \rightarrow -\infty\}$$

El α -límite $\alpha(x_0)$ cumple las mismas propiedades que los ω -límites, pero teniendo en cuenta la inversión temporal.

Teorema de Lyapunov

El teorema de Lyapunov nos permite obtener información sobre los ω -límites, incluso aunque no conozcamos explícitamente las soluciones de la ecuación diferencial.

Teorema: Sea $\frac{df}{dt} = f(x)$ una ecuación diferencial (vectorial) autónoma definida en un subconjunto $G \subset \mathbb{R}^n$, con $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ continuamente diferenciable. Sea $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ una función continuamente diferenciable. Si existe una solución $x(t)$ con condición inicial $x(0) = x_0 \in G$ tal que $V(x(t))$ verifica $\frac{dV(x(t))}{dt} \geq 0$, o bien $\frac{dV(x(t))}{dt} \leq 0$, entonces $\omega(x_0) \cap G$ está contenido en el conjunto $\left\{y \in G : \frac{dV(x(t))}{dt} = 0\right\} = \dot{V}^{-1}(0)$.

Demostración: Se puede consultar la referencia [Hofbauer], pág. 19. o la referencia [Baigent 1], pág. 18. \square

La función V recibe el nombre de función de Lyapunov. Nótese que $\omega(x_0)$ puede ser el conjunto vacío y aun así existir una función de Lyapunov que cumple lo establecido por el teorema.

Volvemos ahora a la ecuación (2.4) y consideramos la función definida en (2.3):

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y)$$

siendo:

$$H(x) = \bar{x} \log x - x \quad \text{y} \quad G(y) = \bar{y} \log y - y$$

entonces:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= d \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} + b \frac{\partial V}{\partial y} \frac{dy}{dt} \\ &= d \left(\frac{\bar{x} - x}{x} \right) x(a - by - ex) + b \left(\frac{\bar{y} - y}{y} \right) y(-c + dx - fy) \\ &= d(\bar{x} - x)(a - by - ex) + b(\bar{y} - y)(-c + dx - fy) \end{aligned}$$

Puesto que \bar{x} , \bar{y} son soluciones del sistema de isoclinas, $ex + by = a$, $dx - fy = c$, podemos sustituir:

$$\begin{aligned} a &= e\bar{x} + b\bar{y} \\ c &= d\bar{x} - f\bar{y} \end{aligned}$$

para obtener:

$$\begin{aligned}
 \frac{dV}{dt} &= d(\bar{x} - x) [e\bar{x} + b\bar{y} - by - ex] + b(\bar{y} - y) [-d\bar{x} + f\bar{y} + dx - fy] \\
 &= d(\bar{x} - x) [e(\bar{x} - x) + b(\bar{y} - y)] + b(\bar{y} - y) [-d(\bar{x} - x) + f(\bar{y} - y)] \\
 &= de(\bar{x} - x)^2 + bd(\bar{x} - x)(\bar{y} - y) - bd(\bar{x} - x)(\bar{y} - y) + bf(\bar{y} - y)^2 \\
 &= de(\bar{x} - x)^2 + bf(\bar{y} - y)^2 \geq 0
 \end{aligned}$$

lo cual se cumple para **toda** trayectoria del conjunto C_1 . De esta forma, aplicamos el teorema de Lyapunov a la función V y obtenemos que el ω -límite de cada trayectoria en C_1 está contenida en el conjunto:

$$\left\{ (x, y) \in \mathbb{R}^2 : \frac{dV}{dt} = 0 \right\}$$

Entonces $\frac{dV}{dt} = 0 \Rightarrow de(\bar{x} - x)^2 + bf(\bar{y} - y)^2 = 0$. Si $f \neq 0$ la única posibilidad es $x = \bar{x}$, $y = \bar{y}$, es decir, el punto crítico de (2.4). Como (\bar{x}, \bar{y}) es una solución de la ecuación, tenemos que $\omega(x_0) = \{(\bar{x}, \bar{y})\}$. Si $f = 0$, es decir que la y -isoclina es vertical, los puntos que pueden pertenecer al ω -límite son los pertenecientes al conjunto:

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

El ω -límite debe ser un subconjunto invariante de K , es decir que si una solución corta a un punto de K , toda la solución debería pertenecer al ω -límite, y como la recta vertical con abscisa $x = \bar{x}$ no es solución de la ecuación en ningún caso, ningún punto de K , aparte de (\bar{x}, \bar{y}) , puede pertenecer al ω -límite. Es decir, que también en este caso se tiene $\omega(x_0) = \{(\bar{x}, \bar{y})\}$.

Concluimos por tanto que toda solución de la ecuación (2.4) en C_1 debe converger asintóticamente al punto crítico (\bar{x}, \bar{y}) , y no existen por tanto soluciones cíclicas para esta ecuación. En este caso las soluciones no son curvas de nivel de $V(x, y)$, sino que van ascendiendo en espiral (ya que $\frac{dV}{dt} \geq 0$) hasta converger al punto crítico (\bar{x}, \bar{y}) , tal como se anticipaba en la figura 2.5.

Principio de invariancia de LaSalle

El siguiente resultado permite refinar en muchos casos la información obtenida a partir del teorema de Lyapunov.

Teorema (LaSalle): Sea $\dot{x} = f(x)$ una ecuación diferencial (vectorial) autónoma definida en un abierto $G \subset \mathbb{R}^n$ con $f : G \rightarrow \mathbb{R}^n$ continuamente diferenciable y tal que $f(x_0) = 0$ para algún $x_0 \in G$. Sea $V : G \rightarrow \mathbb{R}$ una función real que satisfice:

- $V(x_0) = 0$
- $V(x) > 0$ para $x \in G - \{x_0\}$

Entonces

- a) Si $\frac{dV(x(t))}{dt} \leq 0$ para todo $x \in G$, x_0 es un punto crítico Lyapunov estable
- b) Si $\frac{dV(x(t))}{dt} < 0$ para todo $x \in G - \{x_0\}$, x_0 es un punto crítico asintóticamente estable
- c) Si $\frac{dV(x(t))}{dt} > 0$ para todo $x \in G - \{x_0\}$, x_0 es un punto crítico inestable

Demostración: Se puede consultar la referencia [Perko], pág. 127. \square

Estabilidad de los modelos depredador-presa

Del análisis hecho en este capítulo se concluye que el punto crítico de (2.2) es estable, y el punto crítico de (2.4) es asintóticamente estable, e incluso globalmente estable. Esto nos indica que el modelo depredador-presa es más estable cuando se tiene en cuenta la competencia intraespecie (el término logístico).

En efecto, una pequeña perturbación del punto crítico en (2.4) es rápidamente corregida por la dinámica de la ecuación, y los valores de x e y vuelven al punto de equilibrio. Sin embargo, una perturbación con respecto al punto crítico de (2.2) origina un cambio permanente a una trayectoria cíclica que no converge de nuevo al punto crítico. De hecho, una sucesión de perturbaciones aplicadas de forma adecuada, puede hacer que el sistema vaya saltando a trayectorias cada vez más amplias, y termine convergiendo a un punto de la frontera de C_1 , lo cual como sabemos, significa la extinción de al menos una de las poblaciones.

Aún hay otro sentido en el que la ecuación (2.4) es más estable que (2.2). Sabemos que un pequeño cambio en los parámetros de (2.4) no altera significativamente el comportamiento cualitativo de las trayectorias: siguen siendo espirales que convergen al punto crítico. Sin embargo, la introducción del término logístico $-ex^2$ en la ecuación (2.2), por muy pequeño que sea el valor de e , altera radicalmente el patrón de las trayectorias, que dejan de ser cíclicas alrededor del punto crítico, para convertirse en oscilaciones amortiguadas que terminan convergiendo al estado estacionario. En este sentido, decimos que la ecuación (2.2) no es estructuralmente estable. Sus principales características: existencia de una cantidad conservada, periodicidad de todas las trayectorias, punto crítico que es estable pero no asintóticamente estable, son particulares del hecho de que $e = f = 0$, pero no son genéricas del modelo depredador-presa.

2.4. Ecuaciones diferenciales lineales

A continuación llevaremos a cabo el estudio de la interacción entre dos especies que compiten directamente por los mismos recursos en un habitat compartido, pero que no se depredan entre sí. También se estudiará el caso de dos especies que coexisten en simbiosis o mutualismo, es decir, que la presencia de una especie es beneficiosa para la otra y viceversa. El objetivo es similar al del apartado anterior, es decir, localizar los puntos críticos de la ecuación y determinar su estabilidad.

Comenzamos repasando las nociones relativas a la linealización de ecuaciones diferenciales vectoriales (en n componentes). Aunque la gran mayoría de ecuaciones diferenciales que se presentan en la naturaleza son no lineales, la estabilidad de sus puntos críticos puede deducirse en muchos casos, aunque no todos, de la estabilidad de los puntos críticos de la ecuación lineal asociada.

Recordamos las propiedades principales de la ecuación lineal homogénea de dimensión n , que toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = Ax \quad (2.5)$$

siendo A una matriz $n \times n$. La solución se puede expresar como:

$$x(t) = x(0)e^{At}$$

Cada componente $x_i(t)$ de la solución puede expresarse como combinación lineal de las siguientes funciones:

- $e^{\lambda t}$ si λ es un autovalor real de A .
- $e^{at} \cos bt$ y $e^{at} \sin bt$ si $\mu = a + bi$ es un autovalor complejo de A .
- $t^j e^{\lambda t}$ para $j = 1, \dots, m$ si λ es un autovalor real de A con multiplicidad m .
- $t^j e^{at} \cos bt$ y $t^j e^{at} \sin bt$ para $j = 1, \dots, m$ si $\mu = a + bi$ es un autovalor complejo de A con multiplicidad m .

Es claro que los autovalores complejos introducen un comportamiento oscilatorio en las soluciones de (2.5), debido a los términos en seno y coseno. Estas oscilaciones son amortiguadas si y sólo si la parte real de los autovalores, a , es menor que cero.

El origen $x = 0$ es un punto crítico de (2.5), que recibe las siguientes denominaciones:

- Un **nodo estable**, o sumidero, si la parte real de **todos** los autovalores de A es menor que cero. En este caso, el origen es el ω -límite de toda trayectoria en el espacio de fase.
- Un **nodo inestable**, o fuente, si la parte real de **todos** los autovalores de A es mayor que cero.
- Un **punto de silla** si algunos autovalores tienen parte real estrictamente positiva, y otros tienen parte real estrictamente negativa. Las trayectorias cuyo ω -límite es el origen forman una variedad (en inglés, *manifold*) lineal de \mathbb{R}^n denominada **variedad estable**. Las trayectorias cuyo α -límite, tal como lo definimos más arriba, es el origen forman la **variedad inestable**. Ambas variedades, estable e inestable, son dos subespacios de intersección trivial que generan \mathbb{R}^n (tienen suma directa).

En cada uno de estos casos el origen, como punto crítico, recibe el nombre de punto hiperbólico, por oposición a los casos degenerados en los que la parte real de algunos, o todos los autovalores es cero. Un autovalor $\lambda = 0$ corresponde a una variedad lineal formada íntegramente por puntos críticos. Un par de autovalores imaginarios puros $\mu = \pm bi$ corresponde a una variedad lineal formada por trayectorias periódicas de periodo $\frac{2\pi}{b}$. Con respecto al punto crítico en el origen se tiene:

- Se denomina **centro** si **todos** los autovalores tienen parte real cero.
- Además se puede dar la situación en la que algunos autovalores, pero no todos, tienen parte real cero. En este caso, si nos restringimos al espacio propio correspondiente a los autovalores con parte real cero, el punto crítico sigue siendo un centro, aunque no lo es en espacios mayores, en particular en \mathbb{R}^n .

Para que las soluciones de (2.5) en un entorno del origen presenten un comportamiento estrictamente periódico, es necesario que la parte real de los autovalores sea cero hasta la precisión con que se efectúan los cálculos. Basta una pequeña perturbación en los coeficientes de la matriz A para que los autovalores pasen a tener parte real distinta de cero, y el origen pase a ser hiperbólico (fuente, sumidero o punto de silla). Es decir, el comportamiento periódico no es una característica estable de los sistemas lineales.

Recíprocamente, el caso hiperbólico presenta un comportamiento estructuralmente estable, es decir, si la perturbación en los coeficientes es suficientemente pequeña, las órbitas presentan esencialmente el mismo comportamiento cualitativo.

Linealización de ecuaciones diferenciales

Consideramos ahora la ecuación no lineal general de primer orden:

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad (2.6)$$

y estudiamos su comportamiento en el entorno de un punto $z \in \mathbb{R}^n$. Si z no es un punto crítico, entonces el desarrollo de Taylor de orden cero, en torno a z , es sencillamente $f(z) \neq 0$, por lo que la ecuación (2.6) toma la forma:

$$\frac{dx}{dt} = f(z) = \text{cte}$$

y las trayectorias se convierten en rectas paralelas (recordamos que dos trayectorias distintas no pueden cortarse si se cumplen las hipótesis de buen comportamiento para f).

Si z es un punto crítico de (2.6), el comportamiento local de las trayectorias viene dado por el término de primer orden del desarrollo de Taylor de f , que corresponde con su matriz jacobiana $D_z f = A$:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(z) & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(z) \\ \vdots & & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(z) & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(z) \end{pmatrix}$$

Consideramos entonces la ecuación:

$$\frac{dy}{dt} = Ay \quad (2.7)$$

que es la linealización de (2.6) seguida de un cambio de coordenadas adecuado para trasladar el punto crítico z al origen.

El **teorema de Hartman y Grobman**, que enunciamos sin demostración, establece que si el origen es un punto crítico hiperbólico de (2.7), entonces z , como punto crítico de (2.6) presenta el mismo comportamiento de sumidero, fuente o silla. En particular, si z es un sumidero, entonces es un punto crítico asintóticamente estable. Si algún autovalor de A tiene parte real estrictamente positiva, entonces z es inestable.

El teorema de Hartman y Grobman no dice nada en el caso no hiperbólico, y en particular en el caso de centros. Si el origen es un punto crítico degenerado de (2.12), entonces para determinar el carácter del punto crítico z de (2.6) debemos considerar términos de orden superior en el desarrollo de Taylor de f .

Linealización de ecuaciones diferenciales discretas

Consideramos ahora un sistema lineal discreto en n variables, es decir, una relación de recurrencia de la forma:

$$x_{m+1} = Ax_m \quad (2.8)$$

donde A es una matriz $n \times n$ y x_m es un vector de n componentes. Es inmediato que el origen es un punto fijo de esta relación, y podemos caracterizar las situaciones en las que dicho punto fijo es estable:

Teorema: El origen es un punto fijo asintóticamente estable de 2.8 si y solo si todos los autovalores de A tienen módulo menor que uno: $|\lambda| < 1$.

Demostración: \Rightarrow) Puesto que el origen es asintóticamente estable, existe un entorno U del origen tal que si $x_0 \in U$, y $x_m = A^m x_0$, entonces $x_m \rightarrow 0$ cuando $m \rightarrow \infty$. En particular, si $v_0 \in U$ es un autovector de A , entonces $v_m = A^m v_0 = \lambda^m v_0$, es decir, $\|v_m\| = |\lambda|^m \|v_0\|$. Y como $\|v_m\| \rightarrow 0$ cuando $m \rightarrow \infty$, necesariamente se ha de tener $|\lambda| < 1$, para todo autovalor.

\Leftarrow) Si $|\lambda| < 1$ para todo autovalor, entonces descomponemos A en su forma canónica de Jordan:

$$A = P^{-1}JP$$

y sabemos que se cumple:

$$A^m = P^{-1}J^mP$$

Entonces, como cada autovalor (elemento de la diagonal de J) tiene módulo $|\lambda| < 1$, todos los elementos de J^m toman la forma $\alpha(m) \cdot |\lambda|^{m-n}$, donde $\alpha(m)$ es un coeficiente que depende polinómicamente de m . Entonces la suma de los módulos de los elementos de una fila o columna se comporta como $\beta(m) \cdot |\lambda|^{m-n}$, siendo $\beta(m)$ otro coeficiente polinómico. Entonces es claro que $\beta(m) \cdot |\lambda|^{m-n} \rightarrow 0$ cuando $m \rightarrow \infty$. En otras palabras, una de las normas subordinadas de la matriz A es menor que 1, y esto significa que A^m tiende a la matriz nula cuando $m \rightarrow \infty$ (ver la referencia [Moreno]), y se sigue inmediatamente que $x_m = A^m x_0 \rightarrow 0$ cuando $m \rightarrow \infty$, para cualquier $x_0 \in U$. \square

Existe un equivalente al teorema de Hartman y Grobman para sistemas discretos, que también enunciamos sin demostración:

Teorema: Si z es un punto fijo de la relación de recurrencia $x_{m+1} = f(x_m)$, y además z es hiperbólico (nodo estable, nodo inestable o punto de silla), es decir, que ninguno de los autovalores tiene módulo cero ni uno, entonces el carácter de z como punto crítico de $x_{m+1} = f(x_m)$ y de su linealización $x_{m+1} = D_z f(x_m)$ es el mismo.

Resulta interesante, a la luz de este teorema, comparar los comportamientos asintóticos de una ecuación diferencial, $\frac{dx}{dt} = f(x)$, y de una ecuación en diferencias, asociada de forma natural a la anterior, y que recibe el nombre de esquema de Euler: $x_{m+1} = x_m + hf(x_m)$. Según este esquema, el incremento $x_{m+1} - x_m$ tiene la misma dirección que el campo de pendientes, $f(x_m)$. Sea z es un punto crítico de la ecuación diferencial: $f(z) = 0$. Calculamos la matriz jacobiana $A = D_z f$, trasladamos el punto crítico al origen por medio de un cambio de coordenadas y linealizamos ambas ecuaciones, diferencial y en diferencias, para obtener:

$$\frac{dy}{dt} = Ay \tag{2.9}$$

$$y_{m+1} = y_m + hAy = (I + hA)y \tag{2.10}$$

Entonces sabemos que el origen es estable para (2.9) si y sólo si todos los autovalores de A tienen parte real negativa. Si λ es un autovalor de A , es claro que $1 + h\lambda$ es un autovalor de $I + hA$. Para que el origen sea estable en la ecuación (2.10) se debe tener $|1 + h\lambda| < 1 \Rightarrow \left| \lambda - \left(-\frac{1}{h}\right) \right| < \frac{1}{h}$, es decir, que λ debe encontrarse en el interior del círculo de centro $\left(-\frac{1}{h}, 0\right)$ y de radio $\frac{1}{h}$.

Concluimos así que la condición de estabilidad para (2.10) es más fuerte (más restrictiva) que para (2.9). Si el origen es estable para la ecuación (2.9), puede no serlo para

(2.10), y es posible comprobar que se obtiene explosión de población, a menudo acompañada por bifurcaciones (duplicaciones de periodo) tal como se describió en el primer capítulo al estudiar la ecuación discreta en una variable.

2.5. Modelo competitivo de Lotka-Volterra (dos especies)

Consideramos ahora dos especies x e y que comparten un determinado hábitat, y que compiten por los recursos del mismo (alimento, agua, luz, espacio, etc.). En este caso el crecimiento de x se ve desfavorecido por y , es decir, es una función decreciente de y . Recíprocamente, el crecimiento de y se ve inhibido por la presencia de x . Además de la competencia inter-especie asumimos que también existe una competencia intraespecie de tipo logístico. Obtenemos por tanto el siguiente modelo:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(a - bx - cy) \\ \frac{dy}{dt} &= y(d - ex - fy)\end{aligned}\tag{2.11}$$

donde todas las constantes de a a f son positivas.

Por un razonamiento análogo al realizado en el apartado ??, tenemos que la frontera del primer cuadrante de \mathbb{R}^2 es invariante. En este caso, si una de las especies se extingue, la otra sigue el comportamiento logístico con el que ya nos familiarizamos en el capítulo 1.

Las ecuaciones para las isoclinas vienen dadas por:

$$\begin{aligned}x\text{-isoclina:} \quad y &= \frac{a}{c} - \frac{b}{c}x \\ y\text{-isoclina:} \quad y &= \frac{d}{f} - \frac{e}{f}x\end{aligned}$$

Recordamos que en los puntos de la x -isoclina las trayectorias tienen pendiente vertical, y en los puntos de la y -isoclina, las trayectorias tienen pendiente horizontal. Ambas isoclinas son rectas con pendiente negativa. Se presentan por tanto tres casos:

Caso 1: las isoclinas no se cortan en el interior del primer cuadrante.

Este caso incluye la situación en la que ambas isoclinas son paralelas. Suponemos en primer lugar que la y -isoclina está por encima de la x -isoclina. Esto divide al interior del primer cuadrante en tres regiones que llamamos I, II y III. De acuerdo al siguiente gráfico:

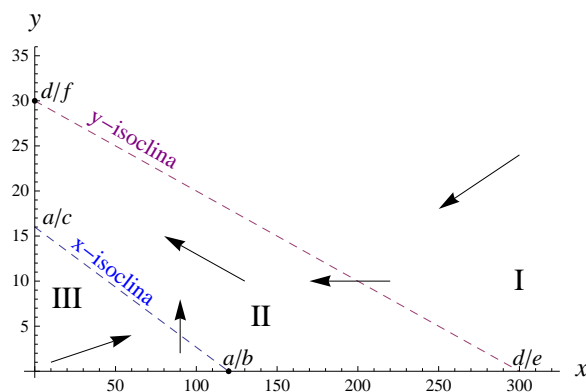


Figura 2.6: Isoclinas y campo de pendientes

Vamos a estudiar la pendiente en cada una de las tres regiones.

En la región I tomamos el punto P_1 de abscisa $\frac{d}{e}$ y ordenada $y_1 > 0$. Calculamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}$:

$$\bullet a - bx - cy = a - b\frac{d}{e} - cy_1 = b \underbrace{\left(\frac{a}{b} - \frac{d}{e}\right)}_{<0} - cy_1 < 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt} < 0$$

$$\bullet d - ex - fy = d - e\frac{d}{e} - fy_1 = -fy_1 < 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt} < 0$$

Por tanto en esta región la pendiente de las trayectorias es positiva (creciente), y la orientación de las mismas en función del tiempo es de derecha a izquierda, tal como se representa en la imagen.

En la y -isoclina se tiene $\frac{dx}{dt} < 0$ así que las trayectorias (de pendiente horizontal) están orientadas hacia la izquierda.

En la región II tomamos el punto P_2 de abscisa $x_2 = \frac{a}{b}$ y de ordenada, la mitad de la imagen de x_2 por la y -isoclina, de forma que $y_2 = \frac{e}{2f} \left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right)$. Calculamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}$:

$$\bullet a - bx - cy = a - b\frac{a}{b} - cy_2 < 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt} < 0$$

$$\bullet d - ex - fy = d - e\frac{a}{b} - f\frac{e}{2f} \left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right) = \frac{e}{2} \left(\frac{d}{e} - \frac{a}{b}\right) > 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt} > 0$$

Por tanto en esta región la pendiente de las trayectorias es negativa (decreciente), y la orientación de las mismas es hacia arriba y hacia la izquierda, según los signos de las derivadas y tal como se observa en el gráfico.

En la x -isoclina se tiene $\frac{dy}{dt} > 0$ así que las trayectorias (de pendiente vertical) están orientadas hacia arriba.

En la región III tomamos el punto P_3 de abscisa $x_3 = \frac{a}{2b}$ y de ordenada, la mitad de la imagen de x_3 por la x -isoclina, de forma que $y_3 = \frac{a}{4c}$. Calculamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}$:

$$\bullet a - bx - cy = a - b\frac{a}{2b} - c\frac{a}{4c} = \frac{a}{4} > 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt} > 0$$

$$\bullet d - ex - fy = d - e\frac{a}{2b} - f\frac{a}{4c} = d - \frac{e}{2}\frac{a}{b} - \frac{f}{4}\frac{a}{c} > d - \frac{e}{2}\frac{d}{e} - \frac{f}{4}\frac{d}{f} = d - \frac{d}{2} - \frac{d}{4} = \frac{d}{4} > 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt} > 0$$

de forma que en esta región la pendiente de las trayectorias es positiva (creciente) y la orientación de las mismas es hacia arriba y hacia la derecha, según los signos de las derivadas y tal como se observa en el gráfico.

La única posibilidad por tanto es que todas las trayectorias tiendan asintóticamente hacia el punto $(0, \frac{d}{f})$, es decir que la especie x se extingue, independientemente de las condiciones iniciales. Esto significa que la especie y alcanza el valor correspondiente a su capacidad de soporte

$$K = \frac{d}{f}$$

de acuerdo a la ecuación logística que gobierna su comportamiento cuando $x \equiv 0$. Visualizamos esta conclusión con un gráfico de las soluciones numéricas de la ecuación (2.11) obtenida con los valores $a = 12$, $b = 0,1$, $c = 0,75$, $d = 3$, $e = 0,01$, $f = 0,1$:

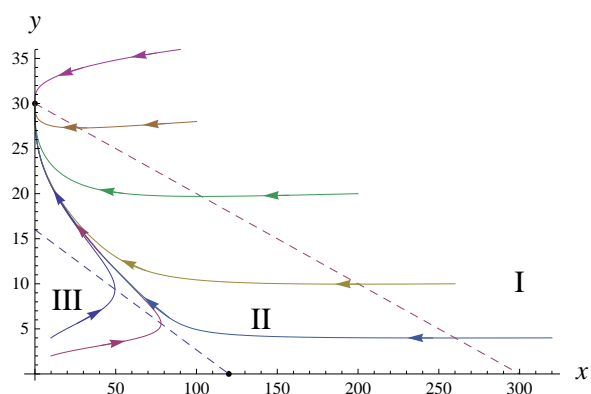


Figura 2.7: Extinción de la especie x

Si la x -isoclina está por encima de la y -isoclina, el estudio es totalmente análogo, con la única diferencia de que las trayectorias convergen al punto $(0, \frac{a}{b})$, en el que se extingue la especie y , y la especie x alcanza su capacidad de soporte máxima, $K = \frac{a}{b}$, tal como se visualiza en la representación de pendientes y trayectorias obtenida con los mismos valores que en el caso anterior, excepto $a = 22, d = 1, 5$:

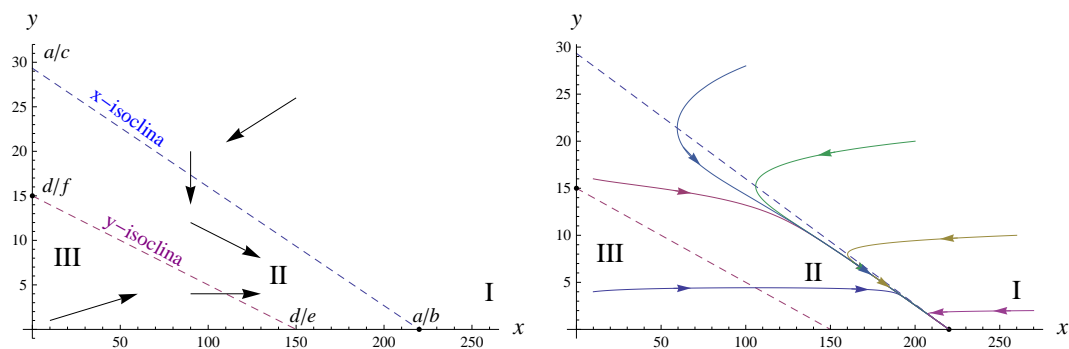


Figura 2.8: Extinción de la especie y

Es decir, que en ambas situaciones se extingue aquella especie cuya isoclina está por debajo de la otra en el mapa de fase, independientemente de las poblaciones iniciales de las mismas. La especie cuya isoclina está por encima se llama **dominante**.

Caso 2: ambas isoclinas coinciden

La ecuación de ambas isoclinas es $y = n - mx$ siendo:

$$n = \frac{a}{c} = \frac{d}{f}$$

$$m = \frac{b}{c} = \frac{e}{f}$$

En este caso la isoclina divide al interior del primer cuadrante en dos regiones que llamamos I y II. Realizamos un estudio de pendientes y orientaciones igual al del apartado anterior.

En la región I tomamos el punto P_1 de abscisa $\frac{n}{m}$ y ordenada $y_1 > 0$. Determinamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}$:

- $a - bx - cy = a - b\frac{n}{m} - cy_1 = a - b\frac{a}{b} - cy_1 = -cy_1 < 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt} < 0$
- $d - ex - fy = d - e\frac{n}{m} - fy_1 = d - e\frac{d}{e} - fy_1 = -fy_1 < 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt} < 0$

Por tanto en esta región la pendiente de las trayectorias es positiva, y su orientación es de derecha a izquierda.

Todos los puntos de la isoclina son puntos críticos, ya que sobre ellos se cumple $\frac{dx}{dt} = \frac{dy}{dt} = 0$.

En la región II tomamos el punto P_2 de abscisa $x_2 = \frac{n}{2m}$ y ordenada y_2 , siendo y_2 la mitad de la imagen de x_2 por la isoclina:

$$y_2 = \frac{1}{2}(n - mx_2) = \frac{1}{2}\left(n - m\frac{n}{2m}\right) = \frac{n}{4}$$

Calculamos el signo de $\frac{dx}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}$ en $P_2\left(\frac{n}{2m}, \frac{n}{4}\right)$:

- $a - bx - cy = a - b\frac{n}{2m} - c\frac{n}{4} = a - b\frac{a}{2b} - c\frac{a}{4c} = \frac{a}{4} > 0 \Rightarrow \frac{dx}{dt} > 0$
- $d - ex - fy = d - e\frac{n}{2m} - f\frac{n}{4} = d - e\frac{d}{2e} - f\frac{d}{4f} = \frac{d}{4} > 0 \Rightarrow \frac{dy}{dt} > 0$

Por tanto en esta región la pendiente de las trayectorias es positiva y su orientación es de izquierda a derecha. Visualizamos estos resultados en la representación de pendientes y trayectorias con $a = 22$, $b = 0,1$, $c = 0,75$, $k = 2$:

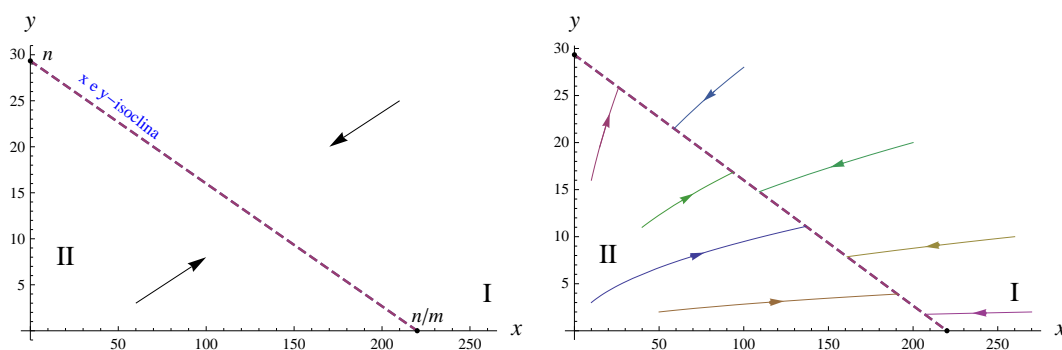


Figura 2.9: Isoclinas y trayectorias

Definimos $k = \frac{a}{d}$ y probaremos que en este caso, $V(x, y) = \frac{x}{y^k}$ es una cantidad conservada, es decir, que $V(x, y) = \text{cte}$ sobre las trayectorias del mapa de fase. En efecto, puesto que las isoclinas coinciden, tienen la misma pendiente y ordenada en el origen, así que:

$$a = kd; \quad b = ke; \quad c = kf$$

de forma que:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} = x(a - bx - cy) = kx(d - ex - fy) &\Rightarrow \frac{1}{kx} \frac{dx}{dt} = d - ex - fy \\ \frac{dy}{dt} = y(d - ex - fy) &\Rightarrow \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = d - ex - fy \end{aligned}$$

restando ambas ecuaciones:

$$\frac{1}{kx} \frac{dx}{dt} - \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = 0 \Rightarrow \frac{d}{dt} (\log x) - k \frac{d}{dt} (\log y) = 0$$

integrando respecto al tiempo:

$$\log x - k \log y = \text{cte} \Rightarrow \log x - \log y^k = \text{cte} \Rightarrow \log \left(\frac{x}{y^k} \right) = \text{cte}$$

y, finalmente:

$$\frac{x}{y^k} = \text{cte}$$

tal y como queríamos demostrar. Además, esto nos permite obtener una expresión explícita para la ecuación de las órbitas en este caso:

$$y = (\text{cte})x^{\frac{1}{k}} = (\text{cte})x^{\frac{d}{a}}$$

Caso 3: las isoclinas tienen una intersección única en el interior del primer cuadrante, C_1 .

El punto de corte de las isoclinas, $F(\bar{x}, \bar{y})$ es un punto de equilibrio de (2.11) con:

$$\bar{x} = \frac{af - cd}{bf - ce}; \quad \bar{y} = \frac{bd - ae}{bf - ce}$$

Para estudiar este caso vamos a proceder a la linealización de la ecuación (2.11), es decir, estudiaremos la ecuación lineal:

$$\begin{pmatrix} \frac{dx}{dt} \\ \frac{dy}{dt} \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad (2.12)$$

Para ello calculamos la matriz jacobiana:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - 2bx - cy & -cx \\ -ey & d - ex - 2fy \end{pmatrix}$$

y la particularizamos en el punto (\bar{x}, \bar{y}) :

$$A(x, y) = \begin{pmatrix} a - 2b\bar{x} - c\bar{y} & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & d - e\bar{x} - 2f\bar{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -b\bar{x} & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & -f\bar{y} \end{pmatrix}$$

expresión a la que se llega por simples manipulaciones algebraicas. Los autovalores se determinan resolviendo la ecuación:

$$\det \begin{pmatrix} -b\bar{x} - \lambda & -c\bar{x} \\ -e\bar{y} & -f\bar{y} - \lambda \end{pmatrix} = 0$$

que da lugar a:

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(-b\bar{x} - f\bar{y} \pm \sqrt{(b\bar{x} + f\bar{y})^2 - 4\bar{x}\bar{y}(bf - ce)} \right)$$

Se tiene que $\lambda_- < 0$; pero para λ_+ se presentan dos situaciones:

- Si $bf - ce > 0$ entonces $\lambda_+ < 0$. Como ambos autovalores son negativos, se tiene que (\bar{x}, \bar{y}) es un nodo estable de (2.12), y por el teorema de Hartman y Grobman, también es un nodo estable de (2.11). Como \bar{x} e \bar{y} han de ser positivos, se debe tener que $af - cd > 0$ y $bd - ae > 0$, es decir, que $\frac{a}{c} > \frac{d}{f}$ y $\frac{d}{e} > \frac{a}{b}$. Recordando las ecuaciones de las isoclinas, la primera desigualdad significa que la x -isoclina tiene una ordenada en el origen mayor que la de la y -isoclina. La segunda desigualdad significa que la x -isoclina tiene una abscisa en el origen menor que la de la y -isoclina. Realizando un análisis de pendientes en las regiones I, II, III y IV igual al de los apartados anteriores concluimos que el punto crítico (\bar{x}, \bar{y}) es globalmente estable, es decir, que **toda** trayectoria que comienza en un punto del interior del primer cuadrante, converge asintóticamente a (\bar{x}, \bar{y}) .
- Si $bf - ce < 0$ entonces $\lambda_+ > 0$. Como hay un autovalor negativo y otro positivo, se tiene que (\bar{x}, \bar{y}) es un punto de silla, y por tanto es un punto crítico inestable de (2.12). Aplicando el teorema de Hartman y Grobman, tenemos que también es un punto de silla de (2.11). En este caso tenemos que $af - cd < 0$ y $bd - ae < 0$, lo que significa que los puntos de corte de las isoclinas con los ejes están al revés que en el caso anterior: la x -isoclina tiene una ordenada en el origen menor, y una abscisa en el origen mayor que las coordenadas respectivas de la y -isoclina. Realizando el análisis de pendientes para las regiones I, II, III y IV, vemos que toda trayectoria que comienza en la región II termina en el punto $F_2 = (0, \frac{d}{f})$ (extinción de x y estabilización de y). Toda trayectoria que comienza en la región IV termina en el punto $F_1 = (\frac{a}{e}, 0)$ (extinción de y y estabilización de x). Hay una trayectoria en I y otra en III que convergen a F ; estas dos trayectorias son las separatrices (variedad estable) del punto de silla, y determinan cuencas de atracción en I y III. Esto quiere decir que las trayectorias que empiezan a un lado u otro de la variedad estable, convergen o bien a F_1 o bien a F_2 .
- Nótese que el caso $bf - ce = 0$ corresponde a $\frac{b}{c} = \frac{e}{f}$ (pendientes de las isoclinas iguales) que ya ha sido tratado en un apartado anterior.

Para visualizar las conclusiones obtenidas en la discusión anterior, representamos a continuación el campo de pendientes y mapa de fase para ambas situaciones: punto crítico estable y punto crítico inestable con $a = 22, b = 0,3, c = 0,75, d = 1,5, e = 0,06, f = 0,1$:

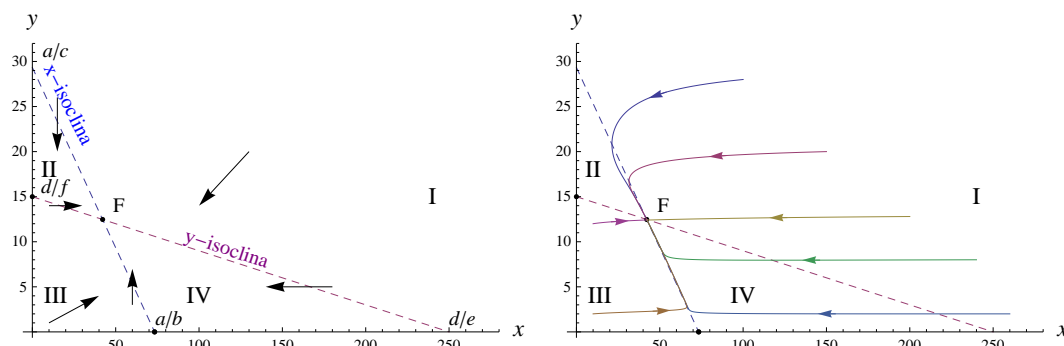


Figura 2.10: Punto crítico estable

En el gráfico del punto de silla a continuación se representan las separatrices en trazo discontinuo y más grueso con $a = 12$, $b = 0,04$, $c = 0,75$, $d = 3$, $e = 0,03$, $f = 0,1$:

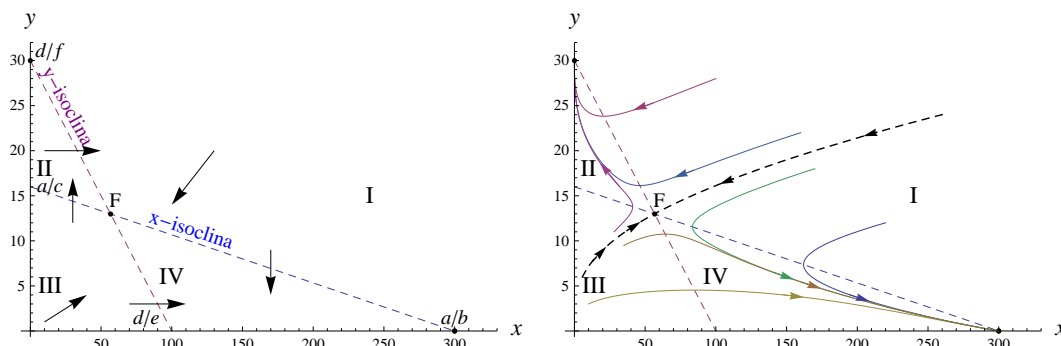


Figura 2.11: Punto crítico inestable (punto de silla)

Finalizamos este apartado con un análisis del significado físico de las dos situaciones analizadas. Ante todo, se tiene que b y f son los términos logísticos de cada una de las ecuaciones de 2.11, es decir, son los coeficientes que gobiernan la competencia **intraespecie**, mientras que c y e son los coeficientes responsables de la interacción **interespecie**. Entonces, si $bf > ce$, es decir, que la interacción intraespecie predomina sobre la interespecie, se alcanza un equilibrio estable, que también recibe el nombre de **coexistencia estable**. Las poblaciones de ambas especies en el punto de equilibrio son menores que las respectivas capacidades de soporte, en caso de que sólo sobreviviera una especie.

Sin embargo, en la segunda situación, en la que $bf < ce$, la competencia interespecie es más agresiva, y se llega necesariamente a la extinción de una de las especies, en función de las condiciones iniciales. Este escenario recibe el nombre de caso **biestable**.

Es posible extender este resultado a sistemas competitivos totalmente generales, que no asumen interacciones lineales como ocurre en los modelos de Lotka-Volterra. Un sistema competitivo es una ecuación diferencial vectorial (en n componentes), $\frac{dx}{dt} = f(x)$, definida en un subconjunto $G \subset \mathbb{R}^n$, donde se cumple la condición:

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \leq 0$$

para cada $x \in G$ y todo $i \neq j$, es decir, que el crecimiento de la variable i se ve desfavorecido por un incremento en cualquier otra variable.

En el caso de dos especies las ecuaciones para el sistema toman la forma:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= xS(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= yW(x, y) \end{aligned} \quad (2.13)$$

donde se cumple $\frac{\partial S}{\partial y} \geq 0$ y $\frac{\partial W}{\partial x} \geq 0$ para todo x en el interior del primer cuadrante.

Teorema: las trayectorias de (2.13) convergen a un punto crítico o bien tienden a infinito.

Demostración: Consultar la referencia [Hofbauer], pág. 29 \square

Si las funciones S y W están construidas bajo suposiciones físicas razonables, es decir, que impiden la explosión al infinito de cualquiera de las poblaciones, entonces toda trayectoria debe converger a un punto crítico en el interior del primer cuadrante.

2.6. Modelo cooperativo de Lotka-Volterra para dos especies

Análogamente a lo expuesto en el apartado anterior, la ecuación diferencial $\frac{dx}{dt} = f(x)$ en n componentes, definida en un subconjunto $G \subset \mathbb{R}^n$, recibe el nombre de sistema cooperativo si se cumple:

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \geq 0$$

para cada $x \in G$ y todo $i \neq j$, es decir, que el crecimiento de cada variable es favorecido por un aumento en cualquier otra variable. En el caso de dos especies las ecuaciones toman la misma forma que en el caso competitivo:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= xS(x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= yW(x, y) \end{aligned} \quad (2.14)$$

donde se cumple $\frac{\partial S}{\partial y} \leq 0$ y $\frac{\partial W}{\partial x} \leq 0$ para todo x en el interior del primer cuadrante.

Teorema: las trayectorias de 2.14 convergen a un punto crítico o bien tienden a infinito.

Demostración: Se puede consultar la referencia [Hofbauer], pág. 29 y también la referencia [Baigent 1], pág. 10 \square

Volviendo al caso particular de funciones S y W de interacción lineal, las ecuaciones (de Lotka-Volterra) para un sistema cooperativo toman la forma:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(a - bx + cy) \\ \frac{dy}{dt} &= y(d + ex - fy) \end{aligned}$$

donde vemos que se sigue teniendo la limitación logística (términos $-bx$ y $-fy$) en el crecimiento intrínseco de cada especie. En este caso las ecuaciones de las isoclinas son:

$$\begin{aligned} x\text{-isoclina:} \quad y &= -\frac{a}{c} + \frac{b}{c}x \\ y\text{-isoclina:} \quad x &= \frac{d}{f} + \frac{e}{f}x \end{aligned}$$

Es decir, que ambas tienen pendiente positiva. La x -isoclina tiene una ordenada en el origen negativa, y la y -isoclina la tiene positiva. Ambas isoclinas pueden cortarse o no en C_1 , lo cual nos lleva a distinguir dos casos posibles:

Caso 1: Las isoclinas no se cortan en el interior del primer cuadrante

En este caso no hay un punto crítico en C_1 , por lo que según el teorema demostrado anteriormente, todas las trayectorias deben tender necesariamente a infinito. Visualizamos este resultado en el gráfico de pendientes y trayectorias para $a = 2$, $b = 0,04$, $c = 0,75$, $d = 1,5$, $e = 0,012$, $f = 0,1$:

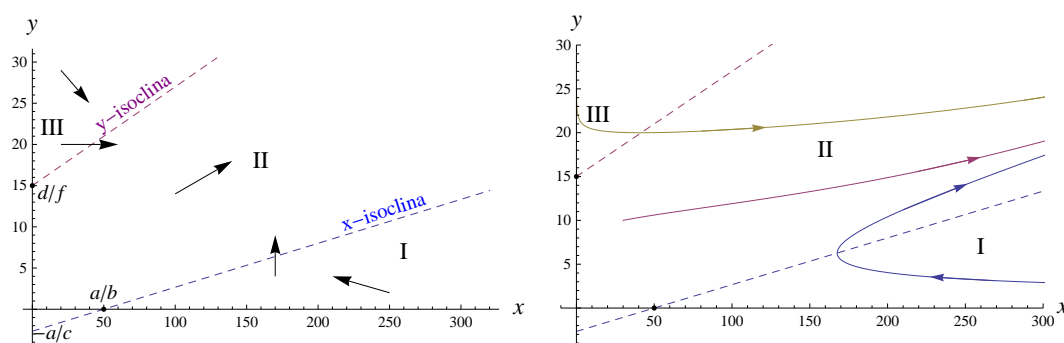


Figura 2.12: Las isoclinas no se cortan

Caso 2: Las isoclinas se cortan en el interior del primer cuadrante

En este caso tenemos un punto crítico en C_1 de coordenadas:

$$\bar{x} = \frac{cd + af}{bf - ce}; \quad \bar{y} = \frac{ae + bd}{bf - ce}$$

Sabemos entonces que toda trayectoria, o bien converge a (\bar{x}, \bar{y}) o bien tiende a infinito. Del análisis de pendientes concluimos que en este caso todas las trayectorias convergen al punto crítico, es decir, que (\bar{x}, \bar{y}) es globalmente estable, tal como se comprueba en la representación gráfica con $b = 0,1$, $e = 0,002$ y resto de valores sin cambio:

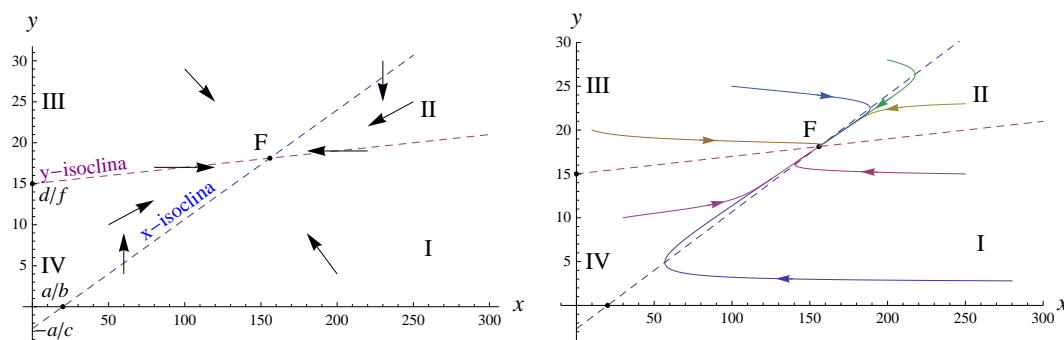


Figura 2.13: Las isoclinas se cortan

Podemos interpretar ambos comportamientos en función de los coeficientes. En efecto, vemos que los numeradores de \bar{x} y de \bar{y} siempre son positivos, así que las dos situaciones que se pueden dar son:

- Si $bf \leq ce$ entonces no hay punto de corte de las isoclinas en C_1 y se produce la explosión de población. Esto ocurre cuando c y e (los coeficientes que representan la cooperación interespecie) tienen un producto más grande que el de b y f (los coeficientes de limitación logística de cada especie). Por tanto este modelo carece

de significado físico, al predecir poblaciones ilimitadas para ambas especies. Sería necesario introducir un término adicional limitador, sin alterar el comportamiento logístico (estabilización de una población en caso de extinción de la otra), ni el hecho de que exista una interacción interespecie significativa.

- Si $bf > ce$ entonces hay punto de corte de las isoclinas en C_1 , que como hemos visto es un punto crítico globalmente estable. Esto ocurre cuando los términos intraespecie, b y f , predominan sobre los interespecie, c y e , lo cual es una consecuencia similar a la obtenida en el caso de especies competidoras. En este caso el modelo sí prevé un comportamiento a largo plazo compatible con las limitaciones físicas, como es la coexistencia de ambas especies en el punto de equilibrio. Es importante observar que en el punto de equilibrio, las poblaciones de x e y son superiores a sus respectivas capacidades de soporte, K_1 y K_2 , como consecuencia del refuerzo mutuo que supone el término cooperativo en el modelo.

El siguiente resultado resume las conclusiones obtenidas sobre la estabilidad del punto crítico de los sistema de Lotka-Volterra que hemos obtenido a lo largo de este capítulo.

Teorema (Goh): Sea el sistema de Lotka-Volterra en 2 dimensiones, en su forma más general:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a + bx + cy) \\ \dot{y} &= y(d + ex + fy)\end{aligned}\tag{2.15}$$

donde a, b, c, d, e, f pueden a priori ser positivos, negativos o cero. Supongamos que el sistema posee un punto crítico $F(\bar{x}, \bar{y})$, que es único, en el interior del primer cuadrante, C_1 . Sea A la matriz jacobiana:

$$A = \begin{pmatrix} b & c \\ e & f \end{pmatrix}$$

Entonces si $b < 0$, $f < 0$ y $\det A > 0$, el punto crítico $F(\bar{x}, \bar{y})$ es globalmente estable.

Demostración: Se puede consultar en la referencia [Baigent 1], pág. 19 y siguientes. \square

El teorema de Poincaré-Bendixson

El teorema de Poincaré-Bendixson es uno de los resultados más potentes de la teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales en dimensión 2. Su aplicación se extiende a la ecuación diferencial general:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f_1(x, y) \\ \dot{y} &= f_2(x, y)\end{aligned}\tag{2.16}$$

aunque, como veremos más adelante, lo utilizaremos en primera instancia para completar la caracterización cualitativa del sistema de Lotka-Volterra en 2 dimensiones, dado por el sistema (2.15).

El teorema de la curva de Jordan impone restricciones muy fuertes a las trayectorias de (2.16). Puesto que cualquier curva cerrada γ divide el plano en dos regiones conexas y disjuntas, si existe una trayectoria cerrada, que corresponde a una solución periódica de (2.16), el resto de trayectorias deben estar íntegramente en una región u otra, pero no pueden “cruzar” desde la región interna hasta la externa o viceversa. Una consecuencia de este hecho es el siguiente teorema:

Teorema (Poincaré-Bendixson): Sea $\dot{x} = f(x)$ una ecuación diferencial en dimensión 2, definida en un abierto $G \subset \mathbb{R}^2$. Sea $\omega(x_0)$ el ω -límite correspondiente a la solución $x(t)$ con $x(0) = x_0$. Supongamos que $\omega(x_0)$ es no vacío y acotado (por tanto compacto, pues el ω -límite siempre es cerrado). Si $\omega(x_0)$ no contiene ningún punto crítico, entonces debe ser una órbita periódica.

Demostración: Ver la referencia [Verhulst], pág. 49. \square

El teorema de Poincaré-Bendixson no nos permite extraer una conclusión cuando $\omega(x_0)$ es vacío o no acotado. También es importante resaltar que $\omega(x_0)$ no tiene porqué consistir en un solo punto crítico, o en una sola órbita periódica, puede haber distintas combinaciones, tal como se evidenciará más adelante.

Corolario 1: Si $K \subset G$ es no vacío, compacto e invariante hacia adelante, es decir, invariante para $t \geq 0$, entonces debe contener un punto crítico o una órbita periódica.

Demostración: Si el conjunto de puntos $x(t)$ donde $x(0) = x_0 \in K$ no se repiten periódicamente, deben tener un punto de acumulación $z \in \omega(x_0)$, pues K es compacto. Este punto de acumulación z es por tanto un punto crítico de (2.16).

Recíprocamente, si el conjunto de puntos $x(t)$ no tiene puntos de acumulación, es decir que $\omega(x_0)$ no contiene puntos críticos, entonces por el teorema de Poincaré-Bendixson, $\omega(x_0) \subset K$ debe ser una órbita periódica, pues $K \neq \emptyset$. \square

Corolario 2: Sea γ una trayectoria cerrada en el mapa de fase de (2.16) y sea Γ el interior de γ . Si $\gamma \cup \Gamma \subset G$, entonces Γ debe contener un punto crítico.

Demostración: Se puede consultar en la referencia [Hartman], pág. 151. \square

El método de Bendixson-Dulac proporciona un modo de probar que una ecuación dada no tiene soluciones periódicas.

Teorema (Bendixson-Dulac): Sea $\dot{x} = f(x)$ una ecuación diferencial en dimensión 2, definida en un conjunto $G \subset \mathbb{R}^2$ simplemente conexo, es decir, sin agujeros. Sea $\operatorname{div} f$ el operador divergencia dado por:

$$\operatorname{div} f(x) = \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x) + \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x)$$

que coincide con la traza de la matriz jacobiana. Si $\operatorname{div} f$ no se anula ni cambia de signo en G , es decir que $\operatorname{div} f(x) > 0$ o bien $\operatorname{div} f(x) < 0$ para todo $x \in G$, entonces la ecuación diferencial no tiene soluciones periódicas.

Demostración: Sea γ una órbita periódica y Γ su interior. Por el teorema de Green, conjuntamente con la regla de la cadena, se tiene:

$$\int_{\Gamma} \operatorname{div} f(x) d(x_1, x_2) = \pm \int_0^T [f_2(x(t))\dot{x}_1(t) - f_1(x(t))\dot{x}_2(t)] dt$$

y dado que $\dot{x}_1(t) = f_1$ y $\dot{x}_2(t) = f_2$ se tiene:

$$\int_{\Gamma} \operatorname{div} f(x) d(x_1, x_2) = 0$$

lo cual es una contradicción, pues o bien $\operatorname{div} f > 0$ o bien $\operatorname{div} f < 0$ en todo G por hipótesis. Por tanto tal trayectoria cerrada γ no puede existir. \square

Corolario: Si existe una función positiva B en G tal que el campo vectorial Bf tiene divergencia positiva en todo punto de G , entonces $\dot{x} = f(x)$ no admite órbitas periódicas.

Demostración: Se puede consultar en la referencia [Perko], págs. 246 y 247. \square

Órbitas periódicas en ecuaciones de Lotka-Volterra en dimensión 2

Los resultados que acabamos de exponer nos permiten obtener un resultado totalmente general para los sistemas de Lotka-Volterra.

Teorema: La ecuación de Lotka-Volterra en 2 dimensiones:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a + bx + cy) \\ \dot{y} &= y(d + ex + fy)\end{aligned}$$

donde todos los coeficientes pertenecen a \mathbb{R} , no admite órbitas periódicas aisladas.

Demostración: Se puede consultar en la referencia [Hofbauer], pág. 33. \square

2.7. Conclusión del capítulo

En este estudio de los sistemas con dos especies y término de interacción lineal, hemos empezado considerando el modelo básico de Lotka-Volterra introducido en los años 1920. Del estudio cualitativo y numérico del mismo hemos extraído como conclusión algunos comportamientos que se observan en la naturaleza, y que justificaron el éxito inicial del modelo, tal como el comportamiento cíclico de las soluciones con periodos constantes. Sin embargo también se dan situaciones carentes de significado físico o biológico, tales como la nula estabilidad estructural, o la explosión de población en determinadas circunstancias.

Por ello resulta inmediato perfeccionar el modelo añadiendo términos (siempre lineales) de competencia intraespecie, para prevenir que las soluciones puedan diverger a infinito. El hecho de introducir estos términos aumenta la estabilidad estructural de las ecuaciones en las tres situaciones con relevancia biológica que hemos escogido: modelo depredador-presa, modelo competitivo y modelo cooperativo.

No obstante, las ecuaciones con este término pierden la posibilidad de presentar órbitas periódicas, resultado totalmente general al que hemos llegado aplicando las potentes herramientas analíticas obtenidas por Poincaré, Bendixson y Dulac, entre otros. Dado que las órbitas periódicas con estabilidad estructural sí se presentan en la naturaleza, es claro que resulta necesaria una sofisticación mayor del modelo, por medio de términos de interacción no lineales, lo cual se aborda en el siguiente capítulo.

En definitiva, estos resultados nos permiten una caracterización completa de los sistemas lineales con dos especies. Veremos más adelante que la situación es mucho más abierta en problemas con interacción no lineal y/o no autónoma, y en especial en sistemas donde el número de especies es mayor que 2.

Capítulo 3

Ecuaciones ecológicas no lineales para dos especies

En el capítulo anterior se ha estudiado el modelo de Lotka-Volterra para dos especies:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a + bx + cy) \\ \dot{y} &= y(d + ex + fy)\end{aligned}$$

donde a, b, c, d, e, f son números reales (pueden ser positivos, negativos o cero).

Este modelo se caracteriza porque los términos de interacción, $a + bx + cy$ y $d + ex + fy$ son lineales en x y en y . En este capítulo extenderemos el estudio a modelos más generales en los que los términos de interacción son funciones arbitrarias. Este modelo recibe el nombre de **ecuación ecológica para dos especies**:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f_1(x, y) \\ \dot{y} &= f_2(x, y)\end{aligned}\tag{3.1}$$

donde $f_1(x, y)$ y $f_2(x, y)$ deben cumplir condiciones adecuadas de buen comportamiento que se irán especificando en los momentos oportunos. Este capítulo está dedicado al estudio de propiedades cualitativas de (3.1) tales como existencia de puntos críticos, estabilidad de los mismos, ciclos límite y otras.

3.1. Modelo general

Vamos a caracterizar un modelo de depredador-presa para dos especies lo más realista posible, partiendo de suposiciones totalmente generales sobre el comportamiento de las funciones que gobiernan la interacción entre ambas especies.

En primer lugar, en ausencia de depredadores, parece razonable suponer que la población de presas tienda a estabilizarse en un determinado valor K , que denominamos capacidad de soporte, igual que en el modelo logístico ya estudiado en capítulos anteriores. Así:

$$\dot{x} = xg(x) \quad \text{si } y = 0$$

donde la función g debe cumplir:

- $g(x) > 0$ si $x < K$

- $g(K) = 0$
- $g'(K) < 0$ si $x > K$, lo cual en particular significa que $g'(K) < 0$

Estas condiciones garantizan que $x = 0$ es un punto de equilibrio inestable y que $x = K$ es globalmente estable, como fácilmente se comprueba por análisis de la recta de fase.

Por otro lado, en ausencia de presas, los depredadores experimentan un decaimiento exponencial en su número que conduce a su extinción:

$$\dot{y} = -dy \quad \text{si } x = 0$$

siendo d una constante positiva.

Analizamos ahora las interacciones entre ambas especies. Está claro que la presencia de depredadores influye negativamente en la tasa de crecimiento per capita de las presas. Denotamos por $\phi(x, y)$ la tasa de disminución per capita de las presas debida a la depredación, de forma que la ecuación para las presas toma la forma:

$$\dot{x} = x(g(x) - \phi(x, y))$$

Las condiciones que debe cumplir la función ϕ son:

- $\phi(x, 0) = 0$ para todo $x \geq 0$: sin depredadores no puede haber depredación
- $\frac{\partial \phi}{\partial y} > 0$: para una densidad de presas dada, un aumento de los depredadores conlleva un aumento en la depredación.
- $\frac{\partial \phi}{\partial x} \leq 0$: a mayor número de presas, menor es la probabilidad de que una de ellas muera por depredación.

Para los depredadores, la presencia de presas significa un crecimiento en su número, cuya tasa per capita denotamos por $q(x)$. Así, la ecuación para los depredadores queda:

$$\dot{y} = y(-d + q(x))$$

Las condiciones para q son las siguientes:

- $q(0) = 0$: en ausencia de presas, no hay depredación
- $\frac{dq}{dx} > 0$ para todo $x > 0$: a mayor número de presas, mayor depredación. Esta condición de que $q(x)$ sea una función creciente se puede dividir en dos casos: que $q(x)$ tenga un crecimiento ilimitado, o que $q(x)$ tienda asintóticamente hacia una cota superior q_∞ . En este segundo caso se habla de respuesta saturada.

El sistema así modelado es la **ecuación ecológica depredador-presa**, y toma la forma:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(g(x) - \phi(x, y)) \\ \dot{y} &= y(-d + q(x)) \end{aligned} \tag{3.2}$$

donde g , ϕ y q reciben el nombre de funciones de respuesta. Vamos a proceder al estudio de los puntos críticos de este sistema.

Ante todo, el origen $(0, 0)$ y el punto $P(K, 0)$ son puntos críticos de (3.2) como trivialmente se comprueba. Si x e y son distintos de cero, estudiamos la existencia de puntos

críticos en el interior del primer cuadrante, C_1 . Para ello se deben cumplir simultáneamente las siguientes condiciones:

$$\begin{aligned}g(x) - \phi(x, y) &= 0 \\ -d + q(x) &= 0\end{aligned}$$

Considerando la segunda ecuación, ya que $q(0) = 0$ y $q'(x) > 0$, existirá a lo sumo un valor de x , que denotamos por \bar{x} , tal que $q(\bar{x}) = d$. Si $q(x)$ presenta un crecimiento saturado con $q_\infty \leq d$, entonces la ecuación $q(x) = d$ no tiene solución. Si $q(x)$ presenta un crecimiento ilimitado, o si presenta un crecimiento saturado con $q_\infty > d$, entonces \bar{x} existe y es único. Esto nos lleva a resolver la primera ecuación cuando $x = \bar{x}$, es decir a encontrar un valor de y que denotamos por \bar{y} , que satisfaga:

$$g(\bar{x}) = \phi(\bar{x}, \bar{y})$$

Dado que ϕ es una función no negativa debe ser $g(\bar{x}) > 0 \Rightarrow \bar{x} < K$. Ya que $q(\bar{x}) = d$ y q es monótona creciente y por tanto invertible, podemos poner $\bar{x} = q^{-1}(d)$ de forma que $q^{-1}(d) < K \Rightarrow d < q(K)$. Esto nos impone una condición necesaria de existencia más restrictiva que la condición $d < q_\infty$ que acabamos de deducir.

Por otro lado, fijado un valor de x , sabemos que $\phi(x, 0) = 0$ y que $\frac{\partial \phi(x, y)}{\partial y} > 0$. En particular, $\phi(\bar{x}, 0) = 0$ y $\frac{\partial \phi(\bar{x}, y)}{\partial y} > 0$, es decir que $\phi(\bar{x}, y)$, como función de y , es monótona creciente partiendo de cero. Al igual que ocurría con $q(x)$, el crecimiento puede ser ilimitado o saturarse en un determinado valor ϕ_∞ . Si $\phi_\infty \leq g(\bar{x})$ no existe punto crítico en C_1 , pero si el crecimiento es ilimitado o si $\phi_\infty > g(\bar{x})$, entonces existe un único valor positivo de y , que denotamos por \bar{y} , tal que:

$$g(\bar{x}) = \phi(\bar{x}, \bar{y})$$

El punto crítico interior así hallado se denota por F :

$$F(\bar{x}, \bar{y}) \in C_1$$

A continuación, supuesta la existencia de F , vamos a estudiar las isoclinas de (3.2). Para la y -isoclina tenemos:

$$q(x) = d \Rightarrow x = \bar{x} = q^{-1}(d)$$

que es la recta vertical de abscisa $x = \bar{x}$. Para la x -isoclina tenemos:

$$g(x) = \phi(x, y)$$

que es una curva definida de forma implícita en el plano (x, y) . Puesto que los puntos $(0, g(0))$ y $(K, 0)$ están sobre la curva, y $K > \bar{x}$, es claro que la curva $g(x) = \phi(x, y)$ corta a la recta vertical $x = \bar{x}$ en el punto $F(\bar{x}, \bar{y})$, tal como se representamos gráficamente en la figura 3.1.

Las isoclinas dividen al primer cuadrante en 4 regiones que denominamos I, II, III y IV. Para estudiar la pendiente de las trayectorias en cada una de las 4 regiones observamos que $q(x)$ es una función creciente tal que $q(0) = 0$, así que $q(x) > d$ si $x > \bar{x}$ (regiones I y II) y $q(x) < d$ si $x < \bar{x}$ (regiones III y IV).

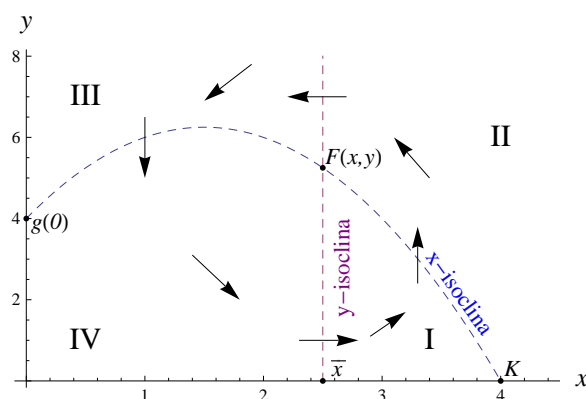


Figura 3.1: Isoclinas y campo de pendientes

Por otro lado, a la izquierda de la curva $g(x) = \phi(x, y)$, p.ej. en el origen, se tiene $g(0) > 0$ y $\phi(0, 0) = 0$, así que $g(x) > \phi(x, y)$ (regiones I y IV). Sin embargo, a la derecha de la curva, p.ej. en puntos con $x > K$, se tiene $g(x) < 0$ y $\phi(x, y) \geq 0$, así que $g(x) < \phi(x, y)$ (regiones II y III)

Recordamos que $\dot{x} = \frac{dx}{dt} = x(g(x) - \phi(x, y))$, por lo que el signo de \dot{x} coincide con el de $g(x) - \phi(x, y)$. Análogamente, el signo de $\dot{y} = \frac{dy}{dt}$ coincide con el de $q(x) - d$. De esta forma se tiene para las distintas regiones:

- Región I: $\frac{dx}{dt} > 0$ y $\frac{dy}{dt} > 0 \Rightarrow \frac{dy}{dx} > 0$ (trayectorias con pendiente positiva)
- Región II: $\frac{dx}{dt} < 0$ y $\frac{dy}{dt} > 0 \Rightarrow \frac{dy}{dx} < 0$ (trayectorias con pendiente negativa)
- Región III: $\frac{dx}{dt} < 0$ y $\frac{dy}{dt} < 0 \Rightarrow \frac{dy}{dx} > 0$ (trayectorias con pendiente positiva)
- Región IV: $\frac{dx}{dt} > 0$ y $\frac{dy}{dt} < 0 \Rightarrow \frac{dy}{dx} < 0$ (trayectorias con pendiente negativa)

Es claro a partir de este análisis que las trayectorias rodean al punto crítico F en sentido contrario al de las agujas del reloj, pero el análisis de pendientes en el mapa de fase no basta para determinar si las trayectorias son periódicas (ciclos) o espirales.

Para obtener más información a este respecto vamos a linealizar el sistema (3.2). Calculamos para ello la matriz jacobiana:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(x) - \phi(x, y) + xg'(x) - x\frac{\partial\phi(x, y)}{\partial x} & -x\frac{\partial\phi(x, y)}{\partial y} \\ yq'(x) & q(x) - d \end{pmatrix}$$

Particularizamos la matriz jacobiana para cada uno de los puntos críticos.

En el origen $(0, 0)$ se tiene que $\phi(0, 0) = 0$ y $q(0) = 0$ así que:

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

y como hay un autovalor real de cada signo, tenemos que el origen $(0, 0)$ es un punto de silla (inestable) para el sistema linealizado y también para (3.2). La variedad estable del sistema linealizado es el eje y (en ausencia de presas los depredadores tienden a la extinción) y la

variedad inestable es el eje x (en ausencia de depredadores las presas no se extinguen sino que tienden hacia su capacidad de soporte K). Por tanto, las variedades estable e inestable del sistema (3.2) han de ser tangentes a ambos ejes coordenados, y es posible demostrar que en este caso particular, ambas variedades son precisamente los ejes coordenados.

En el punto $P(K, 0)$ se tiene que $g(K) = 0$, $\phi(K, 0) = 0$ y $\frac{\partial \phi}{\partial x}(K, 0) = \frac{d\phi(x, 0)}{dx} \Big|_{x=K} = 0$, así que:

$$A(K, 0) = \begin{pmatrix} Kg'(K) & -K \frac{\partial \phi}{\partial y}(K, 0) \\ 0 & q(K) - d \end{pmatrix}$$

sabemos que $g'(K) < 0$, por lo que se presentan dos casos. Si $q(K) < d$, es decir, que no existe punto crítico interior, el punto P es un nodo estable para el sistema linealizado y para (3.2). Si $q(K) > d$, en cuyo caso sí hay punto crítico interior, entonces P es un punto de silla, tanto para el sistema linealizado como para (3.2). Su variedad estable es el eje x (en ausencia de depredadores las presas tienden a su capacidad de soporte K), y su variedad inestable es una trayectoria separatriz que parte de P y divide el interior del cuadrante C_1 en dos regiones, de forma que ninguna otra trayectoria puede cruzar esta separatriz.

En el punto $F(\bar{x}, \bar{y})$ se tiene $g(\bar{x}) = \phi(\bar{x}, \bar{y})$ y $q(\bar{x}) = d$, así que:

$$A(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} \bar{x} \left[g'(\bar{x}) - \frac{\partial \phi}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \right] & -\bar{x} \frac{\partial \phi}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \\ \bar{y} q'(\bar{x}) & 0 \end{pmatrix}$$

El polinomio característico es:

$$P(\lambda) = \lambda^2 - \lambda \bar{x} \left(g'(\bar{x}) - \frac{\partial \phi}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \right) + \bar{x} \bar{y} q'(\bar{x}) \frac{\partial \phi}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})$$

de forma que los autovalores son:

$$\lambda_{\pm} = \frac{\bar{x} \left(g'(\bar{x}) - \frac{\partial \phi}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \right) \pm \sqrt{\left[\bar{x} \left(g'(\bar{x}) - \frac{\partial \phi}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \right) \right]^2 - 4 \bar{x} \bar{y} q'(\bar{x}) \frac{\partial \phi}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})}}{2}$$

Vamos a interpretar el término $\bar{x} \left(g'(\bar{x}) - \frac{\partial \phi}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \right)$ en función de la pendiente de la y -isoclina. En efecto, partimos de la ecuación de la y -isoclina:

$$g(x) = \phi(x, y)$$

y derivamos con respecto a x :

$$g'(x) = \frac{\partial \phi}{\partial x} + \frac{\partial \phi}{\partial y} \frac{dy}{dx} \Rightarrow \frac{dy}{dx} = \frac{g'(x) - \frac{\partial \phi}{\partial x}}{\frac{\partial \phi}{\partial y}}$$

Es decir, que el signo de la pendiente de la y -isoclina en el punto de corte (\bar{x}, \bar{y}) coincide con el signo del término $\bar{x} \left(g'(\bar{x}) - \frac{\partial \phi}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \right)$. Ponemos $m = \frac{dy}{dx}(\bar{x}, \bar{y})$ de forma que se presentan tres posibles casos:

- Si $m < 0$ ambos autovalores tienen parte real negativa, por lo que $F(\bar{x}, \bar{y})$ es un nodo estable del sistema linealizado y también de (3.2). En nuestro caso, y dado el análisis realizado del campo de pendientes, se tiene que las trayectorias tienden asintóticamente a F en espiral.

- Si $m > 0$ ambos autovalores tienen parte real positiva, por lo que $F(\bar{x}, \bar{y})$ es un nodo inestable del sistema linealizado y también de (3.2). Esto quiere decir que todas las trayectorias suficientemente próximas a F se alejan en espiral del punto crítico. En este caso puede ocurrir que aparezca un nuevo atractor cíclico, es decir, una trayectoria periódica que rodea a F y que atrae a todas las trayectorias que empiezan en cualquier punto del primer cuadrante excluidos los tres puntos críticos. Este comportamiento, en el cual un punto crítico estable para $m < 0$ se desdobra en un punto crítico inestable más un atractor cíclico para $m > 0$ se denomina bifurcación de Hopf, y lo estudiaremos más adelante.
- Si $m = 0$ los autovalores son imaginarios puros, por lo que F es un centro para el sistema linealizado, pero no podemos determinar su naturaleza para el sistema (3.2), ya que el teorema de Hartman y Grobman no es aplicable en este caso.

3.2. Un ejemplo de atractor periódico

En la naturaleza existe abundante evidencia empírica de la existencia de atractores periódicos, es decir, de soluciones periódicas que son asintóticamente estables. Tal como hemos visto en el capítulo anterior, este tipo de soluciones no se dan en los sistemas de tipo Lotka-Volterra, en los cuales las soluciones periódicas no son estructuralmente estables. Para obtener unas trayectorias cerradas más robustas desde el punto de vista de la estabilidad, resulta necesario extender el estudio a los modelos no lineales generales que se tratan en este capítulo.

Fijamos antes de continuar las definiciones de los términos usados a este respecto:

Atractor: Una órbita periódica γ es un **atractor** si $\omega(x_0) = \gamma$ para todas las condiciones iniciales x_0 en algún entorno de γ .

Ciclo límite: Una órbita periódica γ es un **ciclo límite** si $\omega(x_0) = \gamma$ para al menos un $x_0 \notin \gamma$. Obviamente, la primera condición es más fuerte que la segunda, así que todo atractor es un ciclo límite.

Para ilustrar la existencia de atractores periódicos procedemos al estudio del siguiente sistema no lineal:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f_1(x, y) \equiv x - y - x(x^2 + y^2) \\ \dot{y} &= f_2(x, y) \equiv x + y - y(x^2 + y^2)\end{aligned}$$

definido en $G = \mathbb{R}^2$. Cambiamos a coordenadas polares por medio de:

$$\left. \begin{aligned}x &= r \cos \theta \\ y &= r \operatorname{sen} \theta\end{aligned} \right\} \Rightarrow \begin{aligned}\dot{r} &= \frac{1}{r}(x\dot{x} + y\dot{y}) \\ \dot{\theta} &= \frac{1}{r^2}(-y\dot{x} + x\dot{y})\end{aligned}$$

con lo cual el sistema toma la forma:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r - r^3 \\ \dot{\theta} &= 1\end{aligned}$$

Tomamos la función $V(r, \theta) = (r - 1)^2$, que es continuamente diferenciable. Vamos a comprobar que es una función de Lyapunov. Para ello evaluamos su derivada temporal:

$$\dot{V} = \frac{dV(x(t))}{dt} = 2(r - 1)\dot{r} = 2(r - 1)(r - r^3) = -2r(1 + r)(1 - r)^2 \leq 0$$

lo cual ocurre para toda órbita en el plano (r, θ) . Aplicamos el teorema de Lyapunov y obtenemos que para todo $x_0 \in \mathbb{R}^2$ se tiene:

$$\omega(x_0) \cap G \subset \dot{V}^{-1}(0) \text{ para todo } x_0 \in \mathbb{R}^2$$

siendo

$$\dot{V}^{-1}(0) = \{(0, 0)\} \cup \mathbb{S}^1 \text{ y } \mathbb{S}^1 \text{ la circunferencia unidad}$$

Tenemos entonces que la circunferencia unidad atrae a todas las órbitas que comienzan en su exterior, ya que dichas órbitas no pueden cortar a $r = 1$, que es una solución del sistema, y por tanto no pueden tener al origen como punto de acumulación. No podemos determinar a priori si las trayectorias que empiezan en el interior de \mathbb{S}^1 tenderán a \mathbb{S}^1 , al origen o a ambos.

Para obtener esta información debemos estudiar el carácter del origen como punto crítico, es decir, si es estable o inestable. Para ello linealizamos el sistema dado en coordenadas cartesianas. La matriz jacobiana es:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 3x^2 - y^2 & -1 - 2xy \\ 1 - 2xy & 1 - x^2 - 3y^2 \end{pmatrix}$$

Evaluando la matriz jacobiana en el origen se tiene:

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

cuyos autovalores son:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= 1 + i \\ \lambda_2 &= 1 - i \end{aligned}$$

Como la parte real de los autovalores es positiva, el origen es un punto crítico inestable para el sistema linealizado, y por tanto también para el sistema no lineal. Así pues, las trayectorias que comienzan en el interior de \mathbb{S}^1 se alejan del origen, y necesariamente, por el teorema de Poincaré-Bendixson, tienden de forma asintótica hacia la solución $r = 1$. Con esto queda probada la existencia de un atractor periódico para el sistema originalmente formulado.

Representamos por separado las órbitas exteriores, las interiores y finalmente el campo de pendientes completo:

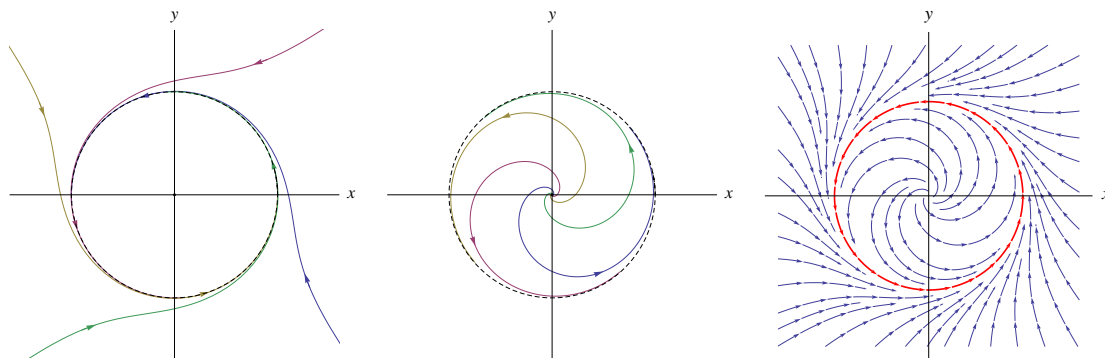


Figura 3.2: Trayectorias exteriores, interiores y campo de pendientes

Es interesante mencionar que existe una forma alternativa de probar la no estabilidad del origen en este ejemplo, por medio del Principio de invariancia de LaSalle. Ante todo, es inmediato comprobar que $f(0) = 0$.

A continuación, para el sistema expresado en polares tomamos la función:

$$V(r, \theta) = r$$

definida en el disco abierto de centro el origen y radio $s < 1$: $G = D(0, s)$. Verificamos que se cumple:

- $V(0, 0) = 0$
- $V(x, y) > 0$ para todo $(x, y) \neq (0, 0)$

Ahora calculamos la derivada de V con respecto del tiempo:

$$\frac{dV(x(t))}{dt} = \dot{r} = r - r^3 > 0$$

pues $r < 1$ para toda órbita que comience en el disco $D(0, s)$. Aplicando el Principio de invariancia de LaSalle concluimos inmediatamente que el origen es un punto crítico inestable del sistema.

3.3. Bifurcaciones de Hopf

Formalizamos en este apartado el comportamiento esbozado en los ejemplos precedentes, por el cual un punto crítico estable se desdobra (bifurca) en un punto crítico inestable y una trayectoria periódica, que puede tener o no carácter de atractor, ante el cambio continuo en los valores de un parámetro.

Teorema (Hopf): Sea G un subconjunto abierto de \mathbb{R}^2 y

$$\dot{x} = f_\mu(x)$$

una familia de ecuaciones diferenciales (en 2 dimensiones), definida en G y dependiente de un parámetro real $\mu \in (-\varepsilon, \varepsilon)$. Sea P_μ un punto crítico de la ecuación diferencial, trasladado al origen por medio de un cambio de coordenadas. Supongamos que las componentes de $f_\mu(x)$ admiten desarrollo en serie de potencias en torno al origen al menos hasta orden 3:

$$A(\mu)x + F(\mu, x); \quad \text{con } F(\mu, x) \in C^3$$

Sean $\alpha(\mu) \pm i\beta(\mu)$ los autovalores de $A(\mu)$. Supongamos que se cumplen las condiciones $F(\mu, 0) = 0$, $D_x F(\mu, 0) = 0$ y además $\alpha(0) = 0$, $\frac{d\alpha}{d\mu}(0) \neq 0$ y $\beta(0) \neq 0$.

Entonces, para todo entorno del origen en \mathbb{R}^2 , U y para todo $\mu_0 > 0$ existe $\bar{\mu}$ con $|\bar{\mu}| < \mu_0$ tal que la ecuación

$$\dot{x} = A(\bar{\mu})x + F(\bar{\mu}, x)$$

tiene una órbita periódica no trivial, es decir, no constante, en el entorno U .

Demostración: Se puede consultar la referencia [Hale-Koçak], pág. 344 y siguientes. \square

Nótese que este resultado no garantiza que la órbita exista para $\bar{\mu} > 0$ ni para $\bar{\mu} < 0$. De hecho puede ocurrir una bifurcación de Hopf “vertical” tal como ocurre en el siguiente ejemplo:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \mu(\mu + 1)r - \mu r^3 \\ \dot{\theta} &= 1\end{aligned}$$

Pasando a coordenadas cartesianas (x, y) es fácil ver que en $\mu = 0$ se cumplen todas las condiciones del teorema. Sin embargo, para los entornos U con radio R menor que 1, no existen órbitas periódicas para $\mu > 0$. Las órbitas de la bifurcación de Hopf aparecen instantáneamente en $\mu = 0$ y desaparecen para cualquier otro $\mu \neq 0$ suficientemente pequeño, tanto si es $\mu > 0$ como si es $\mu < 0$. Gráficamente tendríamos:

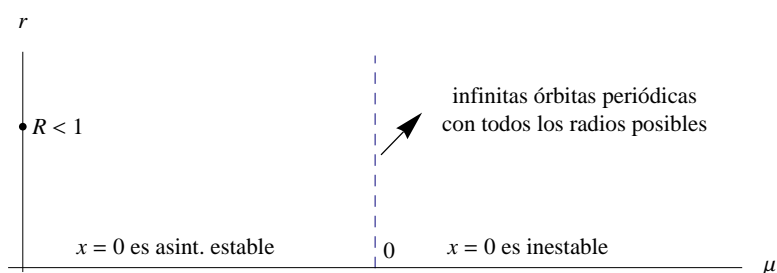


Figura 3.3: Bifurcación de Hopf vertical

Asimismo, el punto de equilibrio P_μ no tiene porqué ser inestable en $\mu = 0$ (en general en el valor de μ correspondiente a la bifurcación). En el ejemplo anterior, $P_{\mu=0}$ deja de ser asintóticamente estable pero permanece estable.

Resulta posible dar una versión más fuerte del teorema exigiendo condiciones más restrictivas:

Teorema (Hopf, versión fuerte)

Sea G un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n y

$$\dot{x} = f_\mu(x)$$

una familia de ecuaciones diferenciales (en n dimensiones) dependientes de un parámetro real $\mu \in (-\varepsilon, \varepsilon)$. Sea P_μ un punto crítico de la ecuación diferencial, y supongamos que todos los autovalores de la matriz jacobiana en μ , J_μ , tienen parte real negativa con la excepción de un par de autovalores complejos conjugados

$$\alpha(\mu) \pm i\beta(\mu)$$

tales que el signo de $\alpha(\mu)$ es el mismo que el de μ , y $\beta(0) \neq 0$. En particular, esto significa que P_μ es un nodo estable (y por tanto asintóticamente estable) para $\mu < 0$, e inestable para $\mu > 0$.

Supongamos que se cumplen tres condiciones adicionales:

1. Las componentes de $f_\mu(x)$ son analíticas (desarrollables en serie de potencias)
2. $\frac{d\alpha}{d\mu}(\mu = 0) > 0$
3. P_0 es asintóticamente estable

Entonces, para valores positivos y suficientemente pequeños del parámetro μ , el punto de equilibrio inestable P_μ está rodeado por un atractor periódico, que típicamente depende del valor de μ . El periodo del ciclo es aproximadamente igual a:

$$T = \frac{2\pi}{\beta(0)}$$

siendo $\beta(0)$ la parte imaginaria de los autovalores cuando $\mu = 0$.

Demostración

Se puede consultar la traducción inglesa al artículo original de Hopf en la referencia [Marsden], pág. 63 y siguientes. El teorema de Hopf en esta formulación fuerte se puede consultar en la referencia [Hofbauer], págs. 38 y 39. \square .

El significado del teorema en su versión fuerte es que, bajo las condiciones dadas, un punto crítico, inicialmente estable, se convierte en inestable y además da lugar a una solución periódica que lo rodea, si el parámetro μ supera un determinado nivel umbral. El atractor, que al principio es el punto crítico, pasa a ser la solución periódica. En otras palabras, el punto de equilibrio estable se transforma en una oscilación estable.

En dimensión 2, se puede desarrollar la función f_μ en serie de Taylor de orden 3, puesto que sus componentes son funciones analíticas. Expresando el sistema en forma normal (ver [Hofbauer], pág. 39, [Verhulst], pág. 201 y [Murdock], pág. 3 y siguientes) se obtiene:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (d\mu + a(x^2 + y^2))x - (\omega + c\mu + b(x^2 + y^2))y \\ \dot{y} &= (\omega + c\mu + b(x^2 + y^2))x + (d\mu + a(x^2 + y^2))y \end{aligned}$$

donde los coeficientes a, b, c, d, ω provienen del desarrollo en serie y μ es el parámetro de la familia f_μ . Cambiando a coordenadas polares se obtiene:

$$\begin{aligned} \dot{r} &= (d\mu + ar^2)r \\ \dot{\theta} &= \omega + c\mu + br^2 \end{aligned}$$

de donde es fácil deducir que las órbitas periódicas, si existen, son círculos de radio

$$r = \sqrt{\frac{-d\mu}{a}}$$

Asumimos sin pérdida de generalidad que $d \geq 0$, ya que como μ es un número real, si $d < 0$ se realiza el cambio $d \rightarrow -d > 0$ y se sigue produciendo la bifurcación en el cambio de signo de μ . Entonces se pueden presentar los siguientes casos:

- Si $a < 0$ las órbitas periódicas ocurren para $\mu > 0$ y se comportan como atractores. La transición, que recibe el nombre de bifurcación de Hopf **supercrítica**, ocurre cuando μ pasa de valores negativos a positivos.

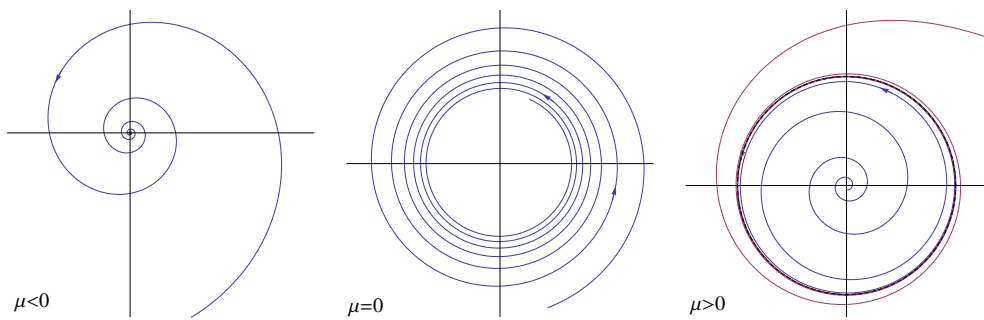


Figura 3.4: Bifurcación de Hopf supercrítica

- Si $a > 0$ las órbitas periódicas ocurren para $\mu < 0$ y se comportan como repulsores. La transición, que recibe el nombre de bifurcación de Hopf **subcrítica**, ocurre cuando μ pasa de valores positivos a negativos.

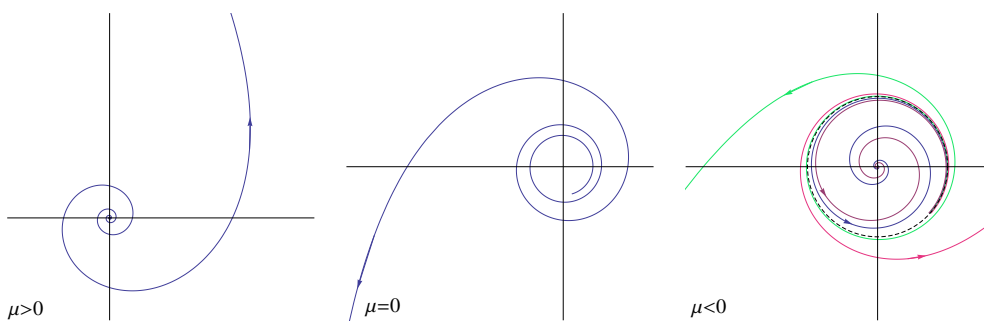


Figura 3.5: Bifurcación de Hopf subcrítica

- Si $a = 0$, con $d \neq 0$, no existen órbitas periódicas salvo para $\mu = 0$, en cuyo caso las órbitas periódicas llenan el plano. Es una bifurcación de Hopf **degenerada**.

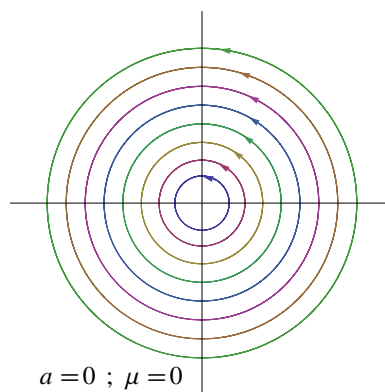


Figura 3.6: Bifurcación de Hopf degenerada

Ilustramos el contenido del teorema de Hopf por medio del siguiente ejemplo, que es una continuación del introducido en el apartado 3.2:

$$\begin{aligned}\dot{x} = f_1(x, y) &\equiv \mu x - y - x(x^2 + y^2) \\ \dot{y} = f_2(x, y) &\equiv x + \mu y - y(x^2 + y^2)\end{aligned}$$

El origen es un punto crítico del sistema. La matriz jacobiana es:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mu - 3x^2 - y^2 & -1 - 2xy \\ 1 - 2xy & \mu - x^2 - 3y^2 \end{pmatrix}$$

y evaluada en el origen $(0, 0)$ se reduce a:

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} \mu & -1 \\ 1 & \mu \end{pmatrix}$$

Los autovalores son por tanto:

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= \mu + i \\ \lambda_2 &= \mu - i\end{aligned}$$

así que se tiene $\alpha(\mu) = \mu$ y $\beta(0) = 1$. Lógicamente μ y $\alpha(\mu)$ tienen el mismo signo. Verificamos el cumplimiento de las tres condiciones adicionales en la versión fuerte del teorema:

1. Las componentes de f_μ son obviamente analíticas, pues son polinómicas
2. $\frac{d\alpha}{d\mu} = 1 > 0$
3. Para comprobar si P_0 es asintóticamente estable debemos comprobar los términos de orden superior al lineal en el sistema, para el caso $\mu = 0$. Pasando a coordenadas polares:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= r(\mu - r^2) \\ \dot{\theta} &= 1\end{aligned}$$

de forma que, cuando $\mu = 0$:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= -r^3 \\ \dot{\theta} &= 1\end{aligned}$$

con lo cual el origen $r = 0$ es claramente un punto crítico asintóticamente estable.

Ya que se cumplen todas las hipótesis del teorema de Hopf, concluimos que para valores positivos y suficientemente pequeños de μ , el origen está rodeado por un atractor periódico de periodo 2π y de radio $r = \sqrt{\mu}$. Representamos gráficamente el campo de pendientes para $\mu = 0$ (que ya vimos que es asintóticamente estable), y 2 valores positivos y pequeños de μ :

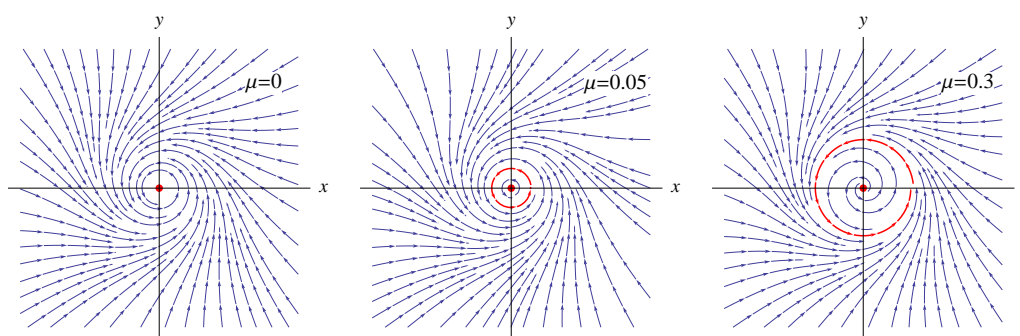


Figura 3.7: Bifurcación de Hopf

3.4. El modelo depredador-presa de Gause

A continuación describiremos diversos casos particulares de modelos ecológicos de depredador-presa. El primero de ellos será el introducido por G. Gause en los años 1930, en el que la función de respuesta $\phi(x, y)$ toma la forma:

$$\phi(x, y) = \frac{y}{x}p(x)$$

donde $p(x)$ representa la cantidad promedio de presa cazada por cada depredador, y debe cumplir $p(0) = 0$ y $p(x) > 0$ si $x > 0$.

El modelo de Gause toma por tanto una forma muy similar a la de (3.2):

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f_1(x, y) \equiv xg(x) - yp(x) \\ \dot{y} &= f_2(x, y) \equiv y(-d + q(x)) \end{aligned} \quad (3.3)$$

Vamos a realizar el análisis de estabilidad de los puntos críticos.

Puesto que $x \equiv 0$ y $y \equiv 0$ son soluciones de (3.3) tenemos que el interior del primer cuadrante, C_1 , es invariante. Además, como q aumenta de forma monótona, existe a lo sumo un valor \bar{x} tal que $q(\bar{x}) = d$. Si tal valor \bar{x} no existe, entonces $-d + q(x) < 0$ por lo que $\dot{y} < 0$ para todo t , y los depredadores terminan por extinguirse. Excluimos este caso y nos centramos en la situación en la que \bar{x} existe. La y -isoclina, en este caso, es la recta vertical $x = \bar{x}$.

Por otro lado, la x -isoclina viene dada por la ecuación:

$$y = \frac{xg(x)}{p(x)}$$

que es una función definida para $x \in (0, \infty)$. Además, $y > 0$ si $x \in (0, K)$, $y = 0$ si $x = K$ y por último $y < 0$ si $x > K$, lo cual significa que y tiene pendiente negativa en $x = K$.

Si $\bar{x} \geq K$ ambas isoclinas no se intersectan en C_1 . Vamos a ver, por medio del análisis de pendientes, que esto también lleva a la extinción de los depredadores. En efecto, representamos la x -isoclina por medio de una curva que atraviesa el eje x en el punto $x = K$ con pendiente negativa, y la y -isoclina es la recta vertical $x = \bar{x}$ a la derecha de K . Se representan también los autovectores, con flechas de color azul, correspondientes a los puntos críticos $(0, 0)$ y $(K, 0)$.

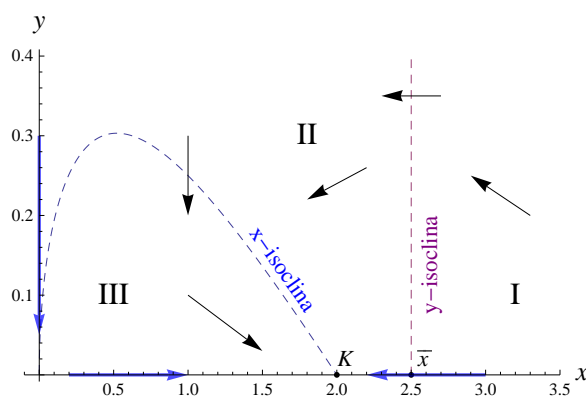


Figura 3.8: Isoclinas y campo de pendientes

- En la región I, en la que $x > \bar{x}$, se tiene $\dot{x} < 0$, pues $g(x) < 0$ y $p(x) > 0$, e $\dot{y} > 0$ ya que $q(x) > d$
- Sobre la y -isoclina se tiene que $\dot{x} < 0$ y, lógicamente, $\dot{y} = 0$
- En la región II se tiene $\dot{x} < 0$ e $\dot{y} < 0$ ya que en este caso $q(x) < d$
- Sobre la x -isoclina se tiene que $\dot{x} = 0$ e $\dot{y} < 0$.
- Por último en la región III se tiene $\dot{x} > 0$, pues es la región en la que $xg(x) - yp(x) > 0$ e $\dot{y} < 0$.

Así que todas las trayectorias con condición inicial suficientemente cercana al punto $P(K, 0)$, tienden asintóticamente a dicho punto, que corresponde a la extinción del depredador, y , y la estabilización de la presa en su máxima capacidad de soporte, K . De hecho no resulta difícil probar que este comportamiento se extiende a cualquier trayectoria, independientemente de las condiciones iniciales, en otras palabras, que $P(K, 0)$ es un atractor global. En efecto, consideramos los conjuntos compactos B_1 y $B_2 = B_1 \cup \Omega$ en forma de caja dados por la figura:

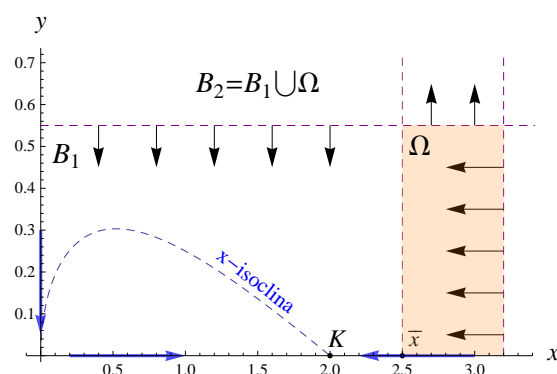


Figura 3.9: Flujo a través de una caja compacta

Ante todo tenemos que los ejes coordenados son conjuntos invariantes, es decir, que una trayectoria que comience en B_2 no puede “escapar” a través de los ejes. Es inmediato probar que en la frontera vertical (derecha) de B_2 el campo de pendientes apunta hacia la izquierda, ya que $x > \bar{x} > K$ y por tanto $\dot{x} < 0$. Por otro lado en la frontera horizontal (superior) de B_2 , el flujo apunta hacia abajo siempre que $x < \bar{x}$, ya que entonces $q(x) < d$ y por tanto $\dot{y} = y(-d + q(x)) < 0$. Sin embargo en el conjunto

$$\Omega = [\bar{x}, x] \times [0, y_1]$$

se tiene que el flujo apunta hacia arriba en la frontera superior. Por tanto en este caso podría ocurrir que la trayectoria “escapara” hacia arriba. Pero podemos acotar la pendiente de la trayectoria de la siguiente forma:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| = \frac{\dot{y}}{-\dot{x}} = \frac{\frac{1}{p(x)}(-d + q(x))}{1 - \frac{xg(x)}{yp(x)}} < \frac{1}{p(x)}(-d + q(x))$$

ya que $g(x) < 0$ y por tanto $1 - \frac{xg(x)}{yp(x)} > 1$. Como la función $\frac{1}{p(x)}(-d + q(x))$ es continua y no negativa en el compacto $[\bar{x}, x]$ alcanza un máximo al que llamamos Q , y por tanto se tiene:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| < Q$$

lo cual significa que la trayectoria no puede escapar, sino que debe cortar la recta vertical $x = \bar{x}$ y por tanto penetrar en la caja B_1 . Una vez dentro de B_1 , no puede haber órbitas periódicas ya que si las hubiera, por el corolario 2 del teorema de Poincaré-Bendixson, también habría un punto crítico interior. Esto significa que toda trayectoria que comience en una caja B_2 (que se puede hacer arbitrariamente grande), debe penetrar en B_1 y finalmente converger de forma asintótica a $P(K, 0)$.

Evidenciamos este comportamiento mediante el dibujo de varias trayectorias, incluyendo también los autovectores en ambos puntos críticos (flechas de color azul):

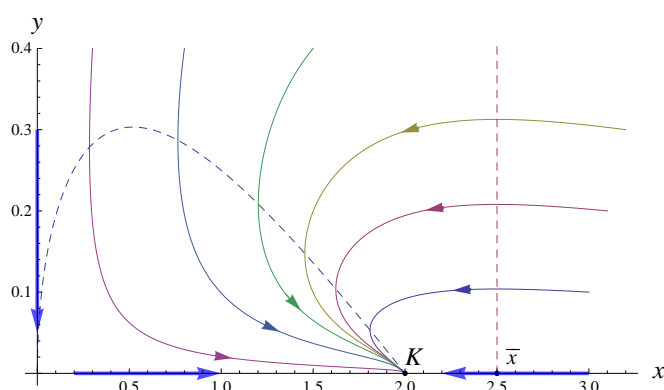


Figura 3.10: Punto crítico estable

Podemos llegar a esta misma conclusión si linealizamos (3.3) en torno a sus puntos críticos en el primer cuadrante. Si $y = 0$ es inmediato ver que estos puntos críticos son el

origen $(0, 0)$ y el punto $P(K, 0)$. Si existiera un punto crítico fuera del eje x , su ordenada valdría:

$$\bar{y} = \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}$$

y ya que $\bar{x} > 0$, $p(\bar{x}) > 0$ pero $g(\bar{x}) < 0$ por ser $\bar{x} > K$, se tiene que $\bar{y} < 0$, que queda fuera del primer cuadrante. La matriz jacobiana es:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g(x) + xg'(x) - yp'(x) & -p(x) \\ yq'(x) & -d + q(x) \end{pmatrix}$$

Evaluamos A en ambos puntos críticos:

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} g(0) & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

que obviamente tiene un autovalor de cada signo. Por tanto el origen es un punto de silla (inestable) para el sistema linealizado y también para (3.3).

$$A(K, 0) = \begin{pmatrix} Kg'(K) & -p(K) \\ 0 & -d + q(K) \end{pmatrix}$$

Dado que $g'(K) < 0$, se tiene que el primer elemento de la diagonal es negativo. Además, como $\bar{x} > K$, se tiene $q(K) < d$, por lo que el segundo elemento de la diagonal también es negativo. Como la matriz A está en forma triangular, concluimos de forma inmediata que $P(K, 0)$ es un punto crítico estable del sistema linealizado y también de (3.3).

Consideramos ahora el caso en el que ambas isoclinas tienen intersección en C_1 , lo cual ocurre cuando $\bar{x} < K$. En este caso el punto de intersección es único y lo denotamos por $F(\bar{x}, \bar{y})$, que lógicamente es un punto crítico de (3.3). En este caso el origen $(0, 0)$ sigue siendo un punto de silla del sistema, pero el punto $P(K, 0)$ deja de ser estable. En efecto, puesto que en este caso $K > \bar{x}$ se tiene que $q(K) > d$ y por tanto el segundo elemento de la diagonal de $A(0, K)$ es positivo. Por ello, en este caso $P(K, 0)$ también es un punto de silla de (3.3).

Para estudiar el carácter de F , evaluamos la matriz jacobiana A en F , teniendo en cuenta que $q(\bar{x}) = d$:

$$A(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \bar{y}p'(\bar{x}) & -p(\bar{x}) \\ \bar{y}q'(\bar{x}) & 0 \end{pmatrix}$$

Por la ecuación de la y -isoclina sabemos que $\bar{y} = \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}$ por lo que el primer elemento de la matriz A se puede expresar como:

$$\begin{aligned} g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x}) - \frac{\bar{x}g(\bar{x})}{p(\bar{x})}p'(\bar{x}) &= \frac{p(\bar{x}) [g(\bar{x}) + \bar{x}g'(\bar{x})] - \bar{x}g(\bar{x})p'(\bar{x})}{p(\bar{x})} \\ &= p(\bar{x}) \frac{d}{dx} \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right]_{x=\bar{x}} \end{aligned}$$

Anteriormente hemos visto que la pendiente de la y -isoclina, $\frac{d}{dx} \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right]_{x=K}$, es negativa pero por lo demás no podemos asegurar que el signo se mantenga negativo en $x = \bar{x}$. Ponemos:

$$m = \frac{d}{dx} \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right]_{x=\bar{x}}$$

y puesto que $p(\bar{x}) > 0$, el signo del primer elemento de A coincide con el signo de m . La matriz jacobiana toma por tanto la forma:

$$A = \begin{pmatrix} p(\bar{x})m & -p(\bar{x}) \\ \bar{y}q'(\bar{x}) & 0 \end{pmatrix}$$

donde $\bar{x}, \bar{y}, p(\bar{x}), q'(\bar{x})$ son cantidades estrictamente positivas, y r puede ser positiva, negativa o cero. Calculamos los autovalores de A :

$$\det(A - \lambda I) = 0 \Rightarrow \lambda^2 - \lambda p(\bar{x})m + \bar{x}g(\bar{x})q'(\bar{x}) = 0$$

de donde se obtiene:

$$\lambda_{\pm} = \frac{p(\bar{x})m \pm \sqrt{[p(\bar{x})r]^2 - 4\bar{y}p(\bar{x})q'(\bar{x})}}{2}$$

En caso de que la pendiente de la y -isoclina sea negativa, $m < 0$, entonces ambos autovalores son negativos (o bien tienen parte real negativa), y por tanto $F(\bar{x}, \bar{y})$ es un punto crítico asintóticamente estable del sistema linealizado, y también de (3.3).

Si la pendiente es cero, $m = 0$, los autovalores son complejos conjugados. Entonces F es un centro del sistema linealizado, pero el teorema de Hartman y Grobman no nos permite extraer ninguna conclusión sobre el sistema (3.3).

Si la pendiente es positiva, $m > 0$, entonces al menos uno de los autovalores tiene parte real positiva, y por tanto F pasa a ser un punto crítico inestable.

Como ya sabemos, el origen $(0, 0)$ y $P(K, 0)$ son puntos de silla. El origen tiene al eje y como variedad estable y al eje x como variedad inestable. En el caso del punto $P(K, 0)$, el eje x es su variedad estable, y su variedad inestable consta de dos trayectorias, una de las cuales se encuentra íntegramente en C_1 . La dirección de estas trayectorias en el punto $P(K, 0)$ viene dada por el autovector inestable de A en P , es decir, el autovector correspondiente al autovalor positivo $q(K) - d$. Calculamos dicho autovector inestable $\begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$:

$$\begin{pmatrix} Kg'(K) & -p(K) \\ 0 & q(K) - d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = (q(K) - d) \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$$

Esto da lugar a las ecuaciones:

$$\begin{aligned} Kg'(K)v_1 - p(K)v_2 &= (q(K) - d)v_1 \\ (q(K) - d)v_2 &= (q(K) - d)v_2 \end{aligned}$$

entonces de la primera ecuación obtenemos:

$$v_2 = \frac{q(K) - d - Kg'(K)}{-p(K)}v_1$$

lo cual nos permite escoger el siguiente autovector:

$$v = \begin{pmatrix} -p(K) \\ q(K) - d - Kg'(K) \end{pmatrix}$$

cuya primera componente es negativa, y la segunda, claramente, es positiva.

en $(K, 0)$. Hay que probar que el campo de direcciones \vec{f}_2 es entrante a B_1 en todo punto arbitrariamente próximo a este tramo de la frontera. En el punto (\tilde{x}, \tilde{y}) la pendiente de \vec{f}_2 (en valor absoluto) vale:

$$m_1 = \left. \frac{\dot{y}}{-\dot{x}} \right|_{(\tilde{x}, \tilde{y})} = \frac{\tilde{y}(-d + q(\tilde{x}))}{\tilde{y}p(\tilde{x}) - \tilde{x}g(\tilde{x})}$$

el denominador de esta expresión se puede poner como:

$$p(\tilde{x}) \left[\tilde{y} - \tilde{x} \frac{g(\tilde{x})}{p(\tilde{x})} \right] = p(\tilde{x}) [\tilde{y} - y^*]$$

que no puede acercarse arbitrariamente a cero, pues podemos escoger δ suficientemente grande de forma que $\tilde{y} - y^*$ sea mayor que una determinada cota. Así pues, m_1 está acotada superiormente, y denominamos M a una cualquiera de sus cotas. Por tanto $m_1 \leq M$ en todo punto del tramo inclinado. Ahora es claro que podemos tomar ε arbitrariamente grande (de forma que la pendiente del tramo inclinado se acerque a la vertical) y se cumpla:

$$\frac{Q(K) + \varepsilon}{p(K)} \geq M \geq m_1$$

con lo que queda probado que el flujo también es entrante a través de este tramo de la frontera. Esto nos permite concluir que toda trayectoria que penetre en la caja B_1 debe permanecer confinada en B_1 .

Aún tenemos que excluir el caso en el que una trayectoria permanece fuera de B_1 pero no escapa hacia infinito. Para ello consideramos una caja B_2 tal que $B_1 \subset B_2$ tal como se muestra en el dibujo:

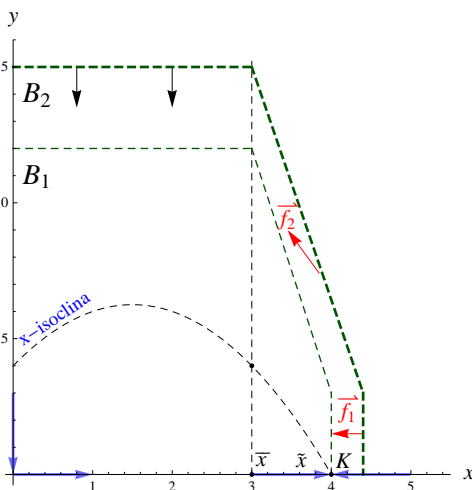


Figura 3.12: Flujo entrante (continuación)

y de forma totalmente análoga probamos que el flujo en cualquier punto de la frontera de $B_2 - B_1$ es entrante hacia B_1 . Como B_2 es una caja de tamaño totalmente arbitrario, concluimos que cualquier trayectoria que comienza en $x_0 \in C_1$ debe penetrar necesariamente en B_1 , con lo cual concluimos que $\omega(x_0) \subset B_1$ es compacto, como queríamos demostrar.

Aplicamos el teorema de Poincaré-Bendixson y obtenemos dos alternativas:

- Si $\omega(x_0)$ contiene un punto crítico, este debe ser F , ya que el origen y P son inestables, y x_0 no pertenece a sus respectivas variedades estables. Del campo de pendientes deducimos que F es globalmente estable. La pendiente de la x -isoclina es negativa en el punto de corte con la y -isoclina: $m < 0$. Representamos el campo de pendientes y varias trayectorias. La separatriz que une P con F es la línea de trazos negros y gruesos. Los autovalores inestables de ambos puntos de silla están en color rojo, y los estables en color azul. Observamos como ninguna trayectoria cruza la separatriz.

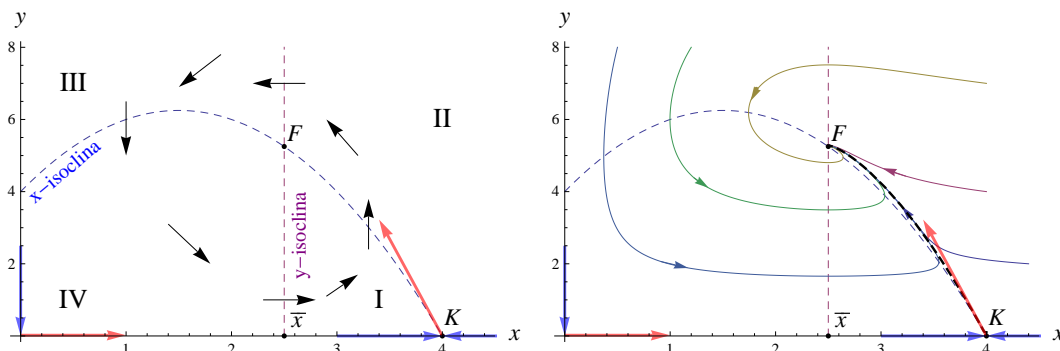


Figura 3.13: Campo de pendientes y trayectorias. Punto crítico estable

- Si $\omega(x_0)$ no contiene puntos críticos, entonces debe ser una órbita periódica que llamamos γ . Esta órbita debe rodear un punto crítico, que necesariamente ha de ser F . Obviamente γ es un ciclo límite, pues ninguna trayectoria puede salir de la caja B_1 , según hemos visto anteriormente. Toda órbita que comienza en puntos suficientemente alejados de γ se aproxima en espiral al ciclo límite sin atravesarlo. Hemos visto antes que si $m > 0$ el punto F es inestable, por tanto las trayectorias que empiezan suficientemente cerca de F se alejan en espiral de F y también se aproximan asintóticamente a γ . Representamos el campo de pendientes, autovectores estables e inestables y las trayectorias representativas:

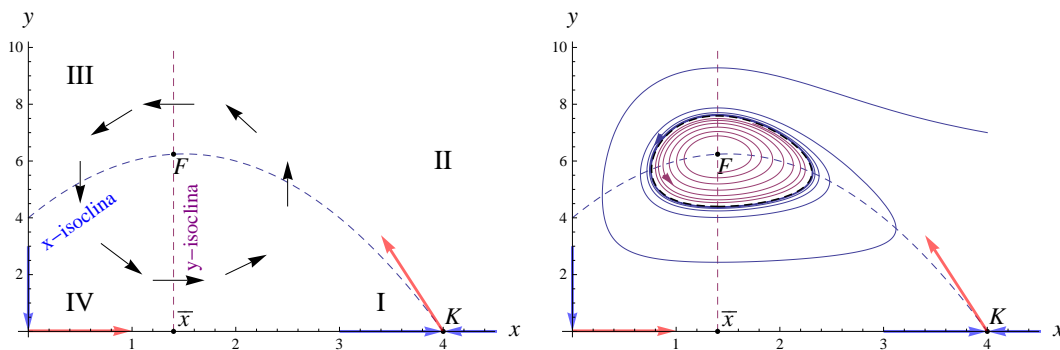


Figura 3.14: Campo de pendientes y trayectorias. Atractor estable

Con lo cual concluimos que en el modelo de Gause se produce una bifurcación de Hopf.

3.5. Respuestas funcionales de Holling

Volviendo a la ecuación (3.2), sabemos que $\phi(x, y)$ representa la tasa de reducción per capita de las presas a causa de la depredación. Es decir, que $x\phi(x, y)$ es la tasa de reducción total de presas debida a la depredación, y la cantidad

$$p(x, y) = \frac{x}{y}\phi(x, y)$$

es la tasa de reducción total de presas debida a cada depredador. Llamaremos tasa alimentaria (*feeding rate*) a la función p .

C.S. Holling, en los años 1950, propuso tres tipos diferentes de forma funcional para la tasa alimentaria p , que dependían exclusivamente de x , es decir, $p = p(x)$. Describimos a continuación cada uno de los tres tipos de respuesta funcional de Holling.

Tipo 1. Respuesta lineal

La tasa alimentaria toma la forma $p(x) = cx$, donde c es una constante de proporcionalidad positiva. Esta tasa alimentaria es la misma que la considerada para el modelo lineal de Lotka-Volterra. La ecuación ecológica para este tipo de interacción toma la forma:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(g(x) - cy) \\ \dot{y} &= y(-d + q(x))\end{aligned}$$

Puesto que su comportamiento cualitativo es el mismo que el de los sistemas lineales de Lotka-Volterra, este caso no se estudiará más en detalle.

Tipo 2. Respuesta saturada

La tasa alimentaria se toma proporcional a $\frac{x}{a+x}$, donde a es una constante positiva:

$$p(x) = \frac{cx}{a+x}$$

La respuesta se denomina saturada ya que para valores muy grandes de x , la tasa alimentaria máxima se estabiliza en un valor igual a c . La saturación significa que una vez que los depredadores están saciados, no aumentan el ritmo de consumo de presas aunque el número de estas se incremente. Este efecto de saturación para valores grandes de x se observa frecuentemente en dinámica poblacional y otros campos como la cinética química.

Si se asume la misma dependencia saturada para $q(x)$ y una dependencia lineal para $g(x)$ se tiene:

$$\begin{aligned}q(x) &= \frac{bx}{a+x} \\ g(x) &= r\left(1 - \frac{x}{K}\right)\end{aligned}$$

y el sistema (3.2) toma la forma:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - y\frac{cx}{a+x} \\ \dot{y} &= y\left(-d + \frac{bx}{a+x}\right)\end{aligned}\tag{3.4}$$

donde todos los parámetros son positivos. Ante todo, si $x = 0$, se tiene $\dot{y} = -dy$, es decir, el decrecimiento exponencial de los depredadores hasta su extinción. Si $y = 0$, se tiene $x = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$, que conduce a la estabilización logística de las presas en $x = K$.

Claramente el origen $(0, 0)$ y $P(K, 0)$ son puntos críticos de (3.4). Vamos a estudiar si existen otros puntos críticos del sistema para $x \neq 0$ e $y \neq 0$. De la segunda ecuación de (3.4) obtenemos:

$$-d + \frac{bx}{a+x} = 0 \Rightarrow \bar{x} = \frac{ad}{b-d}$$

lo cual significa que se debe cumplir $b > d$ para que $\bar{x} > 0$. Por otro lado, de la primera ecuación de (3.4) obtenemos:

$$r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{cy}{a+x} = 0 \Rightarrow y = \frac{a+x}{c} r \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

sustituyendo $x = \bar{x} = \frac{ad}{b-d}$ y simplificando obtenemos:

$$\bar{y} = \frac{rab}{Kc(b-d)} \left(K - \frac{ad}{b-d}\right)$$

y para que sea $\bar{y} > 0$ se debe cumplir que $K > \frac{ad}{b-d}$. Es decir, que para que exista punto crítico interior se debe dar:

$$b > d; \quad K > \frac{ad}{b-d}$$

Consideramos primero el caso en que no hay punto crítico interior y por tanto los únicos puntos críticos son el origen $(0, 0)$ y $P(K, 0)$. Vamos a calcular la matriz jacobiana de (3.4):

$$A = \begin{pmatrix} g(x) + xg'(x) - yp'(x) & -p(x) \\ yq'(x) & -d + q(x) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{rx}{K} - y \frac{ac}{(a+x)^2} & -\frac{cx}{a+x} \\ y \frac{ab}{(a+x)^2} & -d + \frac{bx}{a+x} \end{pmatrix}$$

En el origen se tiene:

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

que tiene un autovalor positivo y otro negativo. Por tanto el origen, en todos los casos, es un punto de silla del sistema linealizado y también de (3.4). Su variedad estable es el eje y y su variedad inestable es el eje x .

En $P(K, 0)$ se tiene:

$$A(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{cK}{a+K} \\ 0 & -d + \frac{bK}{a+K} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -r & -\frac{cK}{a+K} \\ 0 & (b-d) \frac{K - \frac{ad}{b-d}}{a+K} \end{pmatrix}$$

entonces si $b \leq d$ o $K \leq \frac{ad}{b-d}$ se comprueba fácilmente que el segundo elemento de la diagonal es negativo, por lo que ambos autovalores de A son negativos, y $P(K, 0)$ es un punto crítico estable del sistema linealizado y de (3.4).

Vamos a analizar en primer lugar el caso $b \leq d$. Tomamos una caja rectangular en C_1 limitada por los ejes coordenados y las rectas $x = x_1$, $y = y_1$, y la denotamos por $B_1 = [0, x_1] \times [0, y_1]$, de forma que la x -isoclina está íntegramente incluida en B_1 , en particular se tiene $x_1 > K$.

Calculamos \dot{x} en los puntos de la recta $x = x_1$:

$$\dot{x}|_{x=x_1} = \left[rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx}{a+x} \right] \Big|_{x=x_1} < rx_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) < 0$$

pues $x_1 > K$. Así que, independientemente del valor de \dot{y} , el flujo a lo largo de $x = x_1$ es entrante en B_1 . Por otro lado, estudiamos el signo de \dot{y} en cualquier punto de C_1 , en particular en la recta $y = y_1$:

$$\dot{y} = y \left(-d + \frac{bx}{a+x} \right) = y \left(\frac{-ad - x(d-b)}{a+x} \right) < 0$$

por lo que en el caso de $d > b$, la caja B_1 es un conjunto positivamente invariante de (3.4). Representamos gráficamente este comportamiento en la frontera de B_1 . En la recta $x = x_1$ consideramos sólo el signo de \dot{x} , y en la recta $y = y_1$ sólo el signo de \dot{y} :

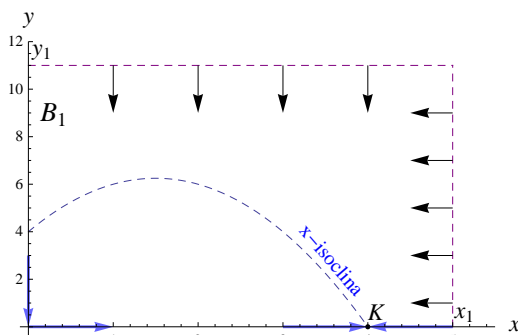


Figura 3.15: Flujo entrante

Puesto que en el interior de B_1 no hay ningún punto crítico, tampoco puede haber órbitas periódicas (por el corolario 2 del teorema de Poincaré-Bendixson), así que a partir de la información obtenida del dibujo, concluimos que todas las trayectorias que entran en B_1 deben converger a $P(K, 0)$. Queda por establecer la cuestión de si una trayectoria puede no entrar en B_1 . Para ello consideramos un punto cualquiera de C_1 tal que $(x_0, y_0) \notin B_1$ y una caja $B_2 = [0, x_2] \times [0, y_2]$ de forma que $(x_0, y_0) \in B_2$ y $B_1 \subset B_2$. De forma gráfica:

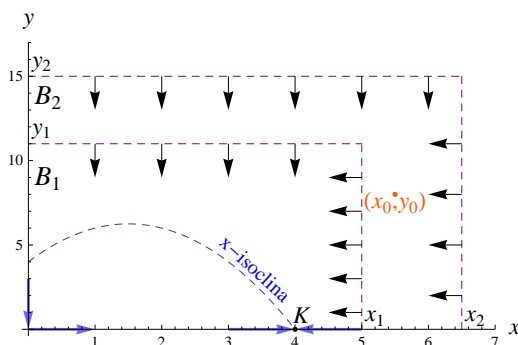


Figura 3.16: Flujo entrante (continuación)

El argumento anterior se puede repetir para B_2 . Ya que no hay puntos críticos en su interior, tampoco puede haber órbitas periódicas, y de la información del flujo en la frontera de B_2 concluimos que una trayectoria que pase por (x_0, y_0) debe entrar en B_1 , y por tanto debe eventualmente converger a $P(K, 0)$. Ya que (x_0, y_0) era un punto arbitrario de C_1 (en el exterior de B_1), esto prueba que toda órbita en C_1 converge a $P(K, 0)$.

Consideramos ahora el caso $b > d$, con $\bar{x} = \frac{ad}{b-d} > K$, en el que sabemos que tampoco hay punto crítico interior. Entonces tenemos:

$$\dot{y} = y \left(-d + \frac{bx}{a+x} \right) = y \frac{x(b-d) - ad}{a+x} = y \frac{b-d}{a+x} \left(x - \frac{ad}{b-d} \right) = y \frac{b-d}{a+x} (x - \bar{x})$$

por tanto el signo de \dot{y} es el mismo que el de $x - \bar{x}$. La representación gráfica del flujo se da a continuación. Hay que tener en cuenta que en las rectas horizontales sólo se representa \dot{y} y en las rectas verticales \dot{x} .

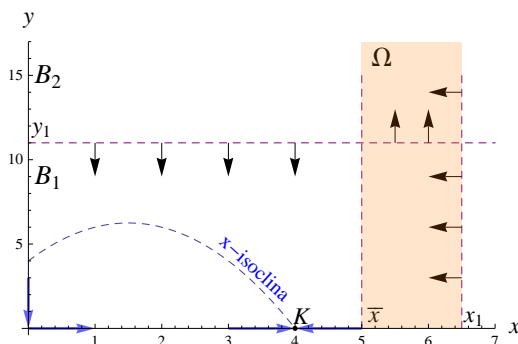


Figura 3.17: Flujo entrante (continuación)

Esto nos muestra que hay un problema potencial en la región $(\bar{x}, x_1) \times (0, y_2)$ pues aparentemente una trayectoria podría “escapar” hacia $y \rightarrow +\infty$ y por tanto no converger a $P(K, 0)$. Para establecer esta cuestión tenemos en cuenta las regiones de la forma:

$$\Omega = [\bar{x}, x_1] \times [0, +\infty)$$

que se ha representado con un sombreado distinto en el gráfico anterior. Para que la trayectoria escape se tiene que dar

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| (t) \rightarrow \infty \text{ cuando } t \rightarrow \infty$$

Los signos de \dot{x} e \dot{y} en Ω se determinan con facilidad:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - y \frac{cx}{a+x} < 0 \text{ pues } x > \bar{x} > K \\ \dot{y} &= y \frac{b-d}{a+x} (x - \bar{x}) > 0 \text{ pues } x > \bar{x} \end{aligned}$$

así que debemos probar que $\left| \frac{dy}{dx} \right| < Q$ para todo $t > 0$ y para alguna constante positiva Q . Aplicando la regla de la cadena tenemos:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\dot{y}}{\dot{x}}$$

y por tanto:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| = \frac{\dot{y}}{-\dot{x}} = \frac{y \frac{b-d}{a+x} (x - \bar{x})}{y \frac{cx}{a+x} - rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)} = \frac{1}{cx} \frac{y(b-d)(x - \bar{x})}{y - \frac{a+x}{c} r \left(1 - \frac{x}{K}\right)}$$

como $x > K$ reordenamos términos en el último paréntesis para que todos los factores sean positivos:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| = \frac{1}{cx} \frac{y(b-d)(x - \bar{x})}{y + \frac{a+x}{c} r \left(\frac{x}{K} - 1\right)} \leq \frac{1}{cx} \frac{y(b-d)(x - \bar{x})}{y} = \frac{1}{cx} (b-d)(x - \bar{x})$$

El término $\frac{1}{cx}$ es una función monótona decreciente, pues su derivada es $-\frac{1}{cx^2} < 0$, de forma que $\frac{1}{cx} \leq \frac{1}{c\bar{x}}$ puesto que $x > \bar{x}$. Por tanto:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| \leq \frac{1}{c\bar{x}} (b-d)(x - \bar{x}) \leq \frac{1}{c\bar{x}} (b-d)(x_1 - \bar{x})$$

así que basta tomar $Q = \frac{1}{c\bar{x}} (b-d)(x_1 - \bar{x})$ para garantizar que $\left| \frac{dy}{dx} \right| \leq Q$ (no obstante, no resulta necesario obtener una cota tan fina para Q , basta observar que las funciones involucradas son continuas y no negativas sobre el compacto $[\bar{x}, x_1]$). Ya que la pendiente de la trayectoria está acotada superiormente, y además es negativa, la trayectoria debe abandonar Ω a través de la frontera izquierda, dada por la recta $x = \bar{x}$, en un determinado tiempo finito $t = t_k$. Para instantes $t > t_k$ la trayectoria está en $[0, \bar{x}] \times [0, y_1]$ y según hemos visto anteriormente, termina convergiendo al punto $P(K, 0)$.

En definitiva, por medio de este análisis del campo de pendientes, hemos llegado a la conclusión de que cuando no hay punto crítico interior, entonces $P(K, 0)$ es globalmente estable. Representamos el campo de pendientes y mapa de fase para una elección particular de los parámetros de (3.4):

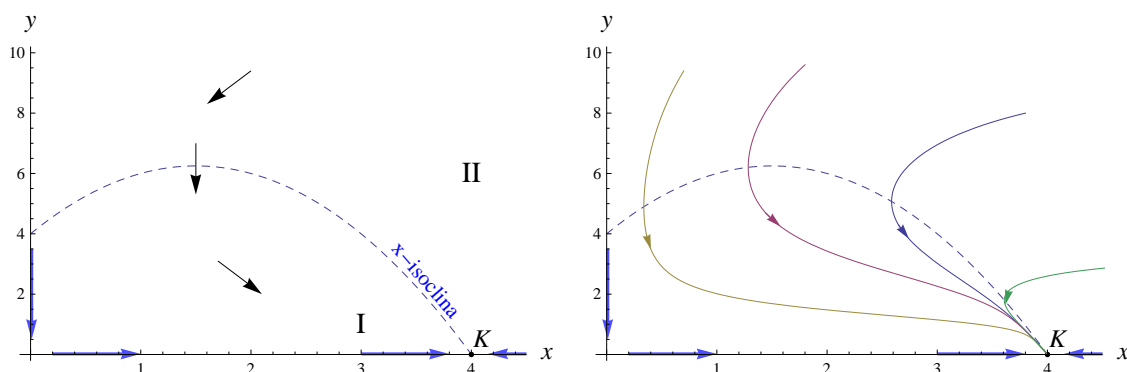


Figura 3.18: Campo de pendientes y punto crítico globalmente estable

Consideramos ahora el caso en el que $b > d$ y $K > \frac{ad}{b-d}$ y por tanto hay un punto crítico $F(\bar{x}, \bar{y}) \in C_1$ con coordenadas:

$$\bar{x} = \frac{ad}{b-d}; \quad \bar{y} = \frac{abr}{(b-d)cK} \left(K - \frac{ad}{b-d} \right)$$

En el apartado anterior se demostró que F es un punto crítico estable si y sólo si la pendiente de la x -isoclina es negativa en el punto de corte:

$$\frac{d}{dx} \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right]_{x=\bar{x}} < 0$$

en nuestro caso:

$$\frac{xg(x)}{p(x)} = \frac{xr \left(1 - \frac{x}{K}\right)}{\frac{cx}{a+x}} = \frac{r}{c}(a+x) \left(1 - \frac{x}{K}\right) \Rightarrow \frac{d}{dx} \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right]_{x=\bar{x}} = K - a - 2\bar{x}$$

Por lo cual F es estable si y sólo si $K < a + 2\bar{x}$. El siguiente teorema nos permite refinar este resultado.

Teorema: El punto crítico F es globalmente estable para (3.4) si y sólo si $K \leq a + 2\bar{x}$.

Demostración: Suponemos $K \leq a + 2\bar{x}$. Consideramos la siguiente función de Dulac:

$$B(x, y) = \frac{a+x}{x} y^{\alpha-1}$$

donde el valor de α se establecerá más adelante. Denotando por f_1 y f_2 los lados derechos de las ecuaciones (3.4) se tiene:

$$\frac{\partial(Bf_1)}{\partial x} + \frac{\partial(Bf_2)}{\partial y} = \frac{y^{\alpha-1}}{x} \left[rx \left(1 - \frac{a+2x}{K}\right) + \alpha(-ad + (b-d)x) \right] \quad (3.5)$$

El corchete del miembro derecho se compone de dos términos, una parábola de ecuación $y_p = rx \left(1 - \frac{a+2x}{K}\right)$ y una recta de ecuación $y_r = \alpha(-ad + (b-d)x)$. Vamos a probar que se puede escoger α de forma que la suma de ambos miembros siempre sea estrictamente menor que cero, es decir:

$$rx \left(1 - \frac{a+2x}{K}\right) + \alpha(-ad + (b-d)x) < 0 \Rightarrow rx \left(1 - \frac{a+2x}{K}\right) < -\alpha(-ad + (b-d)x)$$

o lo que es lo mismo, que la parábola esté siempre por debajo de la recta cambiada de signo.

En $x = \bar{x}$ la ordenada de la parábola es:

$$y_p(\bar{x}) = r\bar{x} \left(1 - \frac{a+2\bar{x}}{K}\right) < 0$$

pues hemos tomado como hipótesis que $K \leq a + 2\bar{x}$. Por otro lado, la ordenada de la recta es:

$$y_r(\bar{x}) = \alpha(-ad + (b-d)\bar{x}) = 0 \text{ para todo valor de } \alpha$$

Los puntos de corte de la parábola con el eje de las abscisas son $x = 0$ y $x = \frac{K-a}{2}$. Nótese que $\frac{K-a}{2}$ puede ser negativo, y por tanto el segundo punto de corte estar a la izquierda del origen. Si $K > a$, la pendiente de la parábola en el punto de corte más a la derecha tiene el valor:

$$m = -r \left(1 - \frac{a}{K}\right) < 0$$

Si $K < a$, el punto de corte más a la derecha es el origen, y la pendiente de la parábola vale:

$$m = r \left(1 - \frac{a}{K}\right) < 0$$

Ahora imponemos que en $x = \bar{x}$, la recta $-\alpha((b-d)x - ad)$ tenga pendiente m , de forma que parábola y recta no tengan puntos de corte:

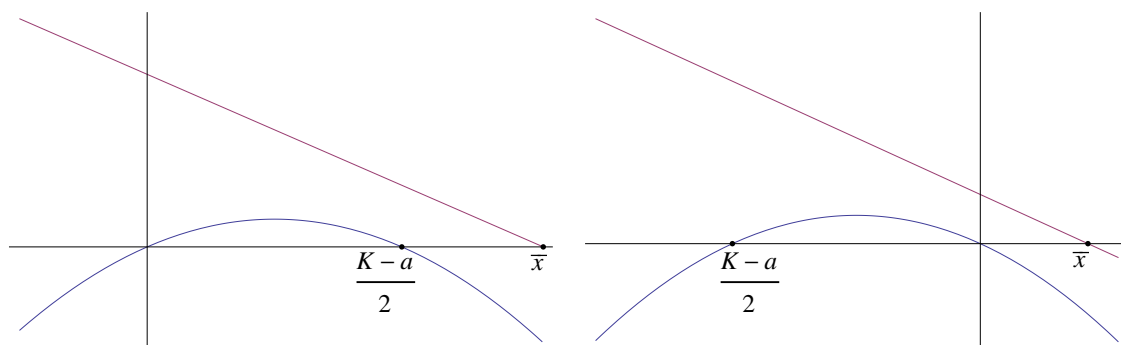


Figura 3.19: Estudio del signo de $\text{div} Bf$

Esto significa que en el caso $K > a$ se tiene:

$$\alpha = \frac{r(K-a)}{K(b-d)}$$

y en el caso $K < a$:

$$\alpha = \frac{r(a-K)}{K(b-d)}$$

Entonces el corchete en el miembro derecho de (3.5) siempre es negativo, y por tanto la divergencia de Bf :

$$\text{div}(Bf) = \frac{\partial(Bf_1)}{\partial x} + \frac{\partial(Bf_2)}{\partial y} < 0$$

para todo $(x, y) \in C_1$. Aplicando el corolario del teorema de Bendixson-Dulac, concluimos que el sistema no admite órbitas periódicas.

Recíprocamente, suponemos $K > a + 2\bar{x}$. Ya hemos visto que, en este caso,

$$\frac{d}{dx} \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right]_{x=\bar{x}} > 0$$

por lo que F ha de ser un nodo inestable, que además está rodeado por un ciclo límite. \square

En resumen, para $K < a + 2\bar{x}$, el punto F es un nodo estable:

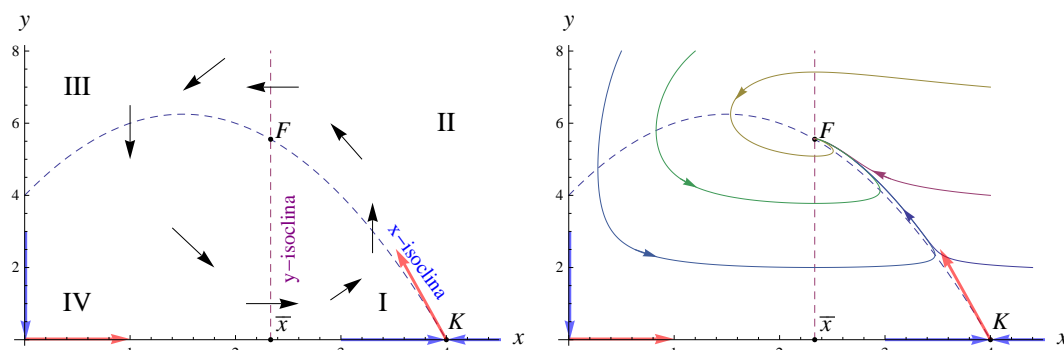


Figura 3.20: Nodo asintóticamente estable

Si $K = a + 2\bar{x}$ el punto F ya no es asintóticamente estable, pero sigue siendo estable:

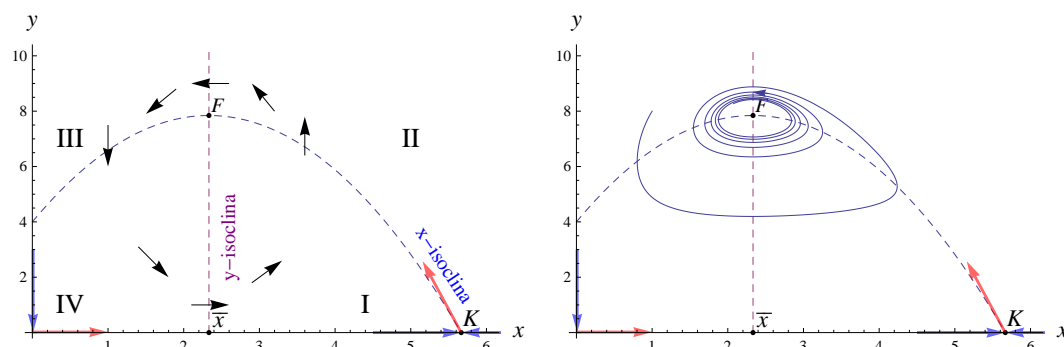


Figura 3.21: Punto crítico estable

Si $K > a + 2\bar{x}$ el punto F es un nodo inestable, y todas las trayectorias que empiezan suficientemente próximas se alejan de él en espiral. Sin embargo, esto no ocurre en trayectorias empezando suficientemente lejos de F , que se acercan, aunque no terminan por converger a F , sino a un ciclo periódico que aparece rodeando a F :

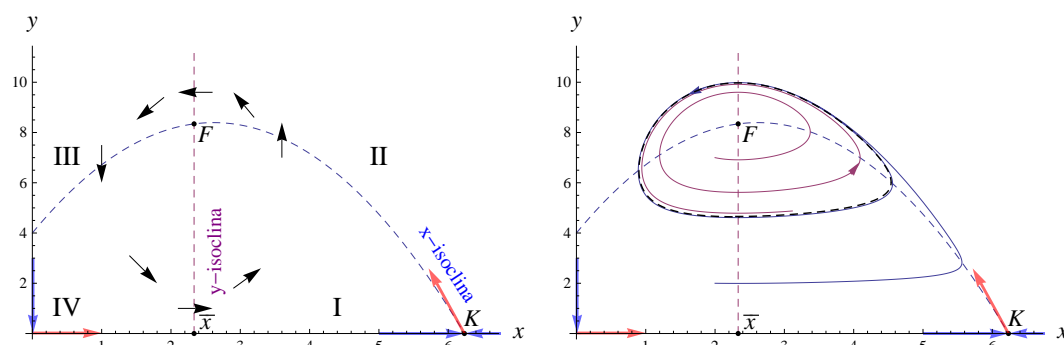


Figura 3.22: Punto crítico inestable y atractor periódico

Por tanto el modelo de respuesta saturada también presenta una bifurcación de Hopf.

Tipo 3. Respuesta sigmoïdal

En este caso la tasa alimentaria toma la forma:

$$p(x) = \frac{cx^2}{a^2 + x^2}$$

que también se satura en el valor c para valores grandes de x . Sin embargo en este caso existe un punto de inflexión en la curva, que tiene la función de modelar una menor tasa alimentaria para densidades pequeñas de presa, dado que en este caso resulta más fácil para las presas esconderse de los depredadores. El nombre de respuesta sigmoïdal viene dado por la forma de letra “S” que adquiere la curva. En el siguiente gráfico se representan los tres tipos de tasa alimentaria: lineal, saturada y sigmoïdal:

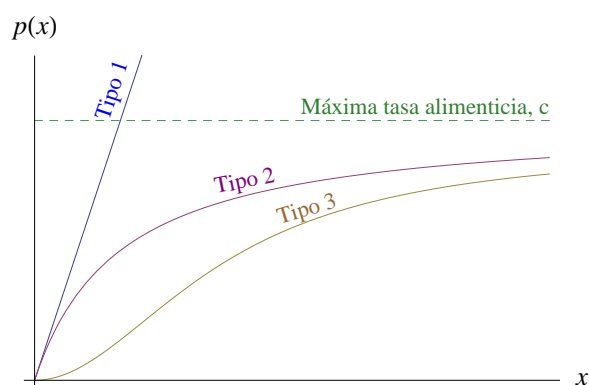


Figura 3.23: Funciones de respuesta

Asumimos un comportamiento sigmoïdal para $q(x)$ y lineal para $g(x)$, es decir:

$$\begin{aligned} q(x) &= \frac{bx^2}{a^2 + x^2} \\ g(x) &= r \left(1 - \frac{x}{K} \right) \end{aligned}$$

de manera que el sistema (3.2) toma la forma:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - y \frac{cx^2}{a^2 + x^2} \\ \dot{y} &= y \left(-d + \frac{bx^2}{a^2 + x^2} \right) \end{aligned} \quad (3.6)$$

Vamos a proceder al estudio de la estabilidad de los puntos críticos de (3.6). Ante todo, el origen $(0, 0)$ y el punto $P(K, 0)$ son puntos críticos. Para determinar si existen puntos

críticos en el interior del primer cuadrante, C_1 , suponemos $x \neq 0$ e $y \neq 0$ y vemos bajo qué condiciones existe solución al sistema:

$$\begin{aligned} r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - y \frac{cx}{a^2 + x^2} &= 0 \\ -d + \frac{bx^2}{a^2 + x^2} &= 0 \end{aligned}$$

Despejando x de la segunda ecuación obtenemos:

$$\bar{x} = a \sqrt{\frac{d}{b-d}}$$

que sólo existe si $b > d$. En otras palabras, $b > d$ es condición necesaria para la existencia de un punto crítico interior. Despejando y de la segunda ecuación obtenemos:

$$\bar{y} = \frac{abr}{c\sqrt{d(b-d)}} \left(1 - \frac{a}{K} \sqrt{\frac{d}{b-d}}\right)$$

Obsérvese que la existencia de \bar{y} está garantizada por el hecho de que $b > d$. Pero como debe ser $\bar{y} > 0$, el término entre paréntesis también debe ser positivo, es decir:

$$1 - \frac{a}{K} \sqrt{\frac{d}{b-d}} > 0 \Rightarrow K > a \sqrt{\frac{d}{b-d}}$$

o lo que es lo mismo, $K > \bar{x}$. En resumen las dos condiciones $b > d$ y $K > \bar{x}$ garantizan la existencia de un punto crítico interior, que además es único.

Vamos a estudiar la estabilidad de los puntos críticos por medio de la matriz jacobiana:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{2x}{K}\right) - 2ca^2 \frac{xy}{(a^2+x^2)^2} & -\frac{cx^2}{a^2+x^2} \\ 2ba^2 \frac{xy}{(a^2+x^2)^2} & -d + \frac{bx^2}{a^2+x^2} \end{pmatrix}$$

En el origen $(0, 0)$ la matriz jacobiana se reduce a:

$$A(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix}$$

que obviamente tiene un autovalor real de cada signo. De esta forma, el origen es un punto de silla (inestable) para el sistema linealizado y también para el sistema (3.6). La variedad estable, tanto para el sistema linealizado como para (3.6) es el eje y , y la variedad inestable, para ambos sistemas, es el eje x .

En el punto $P(K, 0)$ se obtiene por medio de cálculos directos:

$$A(K, 0) = \begin{pmatrix} -r & -\frac{cK^2}{a^2+K^2} \\ 0 & -d + \frac{bK^2}{a^2+K^2} \end{pmatrix}$$

El segundo término de la diagonal lo podemos expresar como:

$$\frac{(b-d)K^2 - da^2}{a^2 + K^2} = \frac{b-d}{a^2 + K^2} \left(K^2 - \frac{da^2}{b-d}\right)$$

y se presentan dos casos posibles:

- Si $b < d$ o si $K^2 < \frac{da^2}{b-d}$, en cuyo caso no existe punto crítico interior, entonces ambos autovalores son negativos y $P(K, 0)$ es un nodo estable del sistema linealizado y de (3.6).
- Si $b > d$ y $K^2 > \frac{da^2}{b-d}$, en cuyo caso sí existe dicho punto crítico, entonces hay un autovalor real de cada signo y $P(K, 0)$ es un punto de silla para el sistema linealizado y para (3.6). La variedad estable para ambos sistemas es el eje x . La variedad inestable del sistema linealizado es la recta que pasa por $P(K, 0)$ y cuya pendiente viene dada por el autovector inestable. En el caso del sistema completo, la variedad inestable es tangente a dicha recta en $P(K, 0)$, y en el primer cuadrante consiste en una trayectoria separatriz.

Asumimos ahora que existe el punto crítico interior $F(\bar{x}, \bar{y})$. Evaluando la matriz jacobiana en $F(\bar{x}, \bar{y})$ y simplificando se obtiene:

$$A(\bar{x}, \bar{y}) = \begin{pmatrix} r \left(\frac{2d}{b} - 1 - \frac{2ad}{bK} \sqrt{\frac{d}{b-d}} \right) & -\frac{cd}{b} \\ \frac{2(b-d)^2}{ba^2} \bar{x} \bar{y} & 0 \end{pmatrix}$$

El polinomio característico es:

$$P(\lambda) = \lambda^2 - \lambda r \left(\frac{2d}{b} - 1 - \frac{2ad}{bK} \sqrt{\frac{d}{b-d}} \right) + \frac{2cd(b-d)^2}{a^2 b^2} \bar{x} \bar{y}$$

de forma que los autovalores son:

$$\lambda_{\pm} = \frac{r \left(\frac{2d}{b} - 1 - \frac{2ad}{bK} \sqrt{\frac{d}{b-d}} \right) \pm \sqrt{r^2 \left(\frac{2d}{b} - 1 - \frac{2ad}{bK} \sqrt{\frac{d}{b-d}} \right)^2 - \frac{8cd(b-d)^2}{a^2 b^2} \bar{x} \bar{y}}}{2}$$

Vamos a estudiar el signo del término entre paréntesis, que denotamos por M :

$$M = \frac{2d}{b} - 1 - \frac{2ad}{bK} \sqrt{\frac{d}{b-d}}$$

Ante todo, si $b \geq 2d$ es evidente que M es negativo, por lo cual ambos autovalores son negativos (o bien tienen partes reales negativas, dependiendo del signo del radicando) y F es un punto crítico estable (nodo o espiral).

Si $b < 2d$, entonces M podría tomar valores positivos. Como ha de ser $b > d$ para que exista punto crítico interior, se debe cumplir $d < b < 2d$. Ponemos $b = hd$, donde $h \in (1, 2)$. Sustituyendo en la expresión para M se tiene:

$$M = \frac{2d}{hd} - 1 - \frac{2ad}{hdK} \sqrt{\frac{d}{hd-d}} = \frac{2}{h} - 1 - \frac{2}{h} \frac{a}{K} \sqrt{\frac{1}{h-1}}$$

Es claro que si h está muy próximo a 1, M toma valores negativos, y lo mismo ocurre si h está muy próximo a 2. Vamos a estudiar si M es mayor que cero para valores intermedios de h . Esto ocurre si y sólo si $h\sqrt{h-1}M$ toma valores positivos, siendo:

$$h\sqrt{h-1}M = \sqrt{h-1}(2-h) - \frac{2a}{K}$$

Buscamos los máximos de $h\sqrt{h-1}M$ derivando con respecto a h e igualando a cero:

$$\frac{d}{dh} \left(h\sqrt{h-1}M \right) = \frac{2-h}{2\sqrt{h-1}} - \sqrt{h-1} = 0 \Rightarrow h = \frac{4}{3} \in (1, 2)$$

Hallamos el valor de $M(\frac{4}{3})$ e imponemos que sea mayor que cero:

$$M\left(\frac{4}{3}\right) = \frac{1}{2} - \frac{3\sqrt{3}}{2} \frac{a}{K} > 0 \Rightarrow \frac{a}{K} < \frac{1}{3\sqrt{3}}$$

Es decir, que con la condición adicional $\frac{a}{K} < \frac{1}{3\sqrt{3}}$ garantizamos que M toma valores positivos. En concreto lo que ocurre es:

- Para valores de h próximos a 1 (por la derecha) se tiene $M(h) < 0$, por lo que ambos autovalores tienen parte real negativa y F es un nodo estable
- Al ir creciendo el valor de h , en un entorno de $h = \frac{4}{3}$ se tiene $M(h) > 0$. Al menos un autovalor tiene parte real positiva y el punto crítico F se hace inestable. En estas circunstancias, existe la posibilidad de que se produzca una bifurcación de Hopf y F esté rodeado por un atractor cíclico.
- Al seguir creciendo el valor de h y aproximarse a 2 (por la izquierda), $M(h)$ vuelve a ser negativo y F recupera su carácter estable. Es decir, en caso de que se hubiera producido una bifurcación de Hopf, el comportamiento oscilatorio desaparece al incrementarse h .

Podemos refinar esta información por medio del estudio de la pendiente de la x -isoclina, que volvemos a denotar por m . Esta es la curva de ecuación:

$$y = \frac{r}{c} \frac{a^2 + x^2}{x} \left(1 - \frac{x}{K} \right)$$

Como ya vimos al comienzo de este capítulo, el signo de m en el punto de corte entre la x -isoclina y la y -isoclina determina el carácter de F . En efecto, si $m < 0$ entonces F es estable, y si $m > 0$ es inestable. Para que la x -isoclina alterne pendientes negativas y positivas en la región con $x > 0$ es necesario que su pendiente valga cero en exactamente dos puntos, es decir, $y'(x) = 0$ debe tener exactamente dos soluciones x_1 y x_2 positivas: $0 < x_1 < x_2$. Estudiamos por tanto la derivada de la x -isoclina:

$$y' = \frac{r}{c} \left(1 - \frac{2x}{K} - \frac{a^2}{x^2} \right)$$

Entonces $y' = 0 \Rightarrow 2x^3 - Kx^2 - Ka^2 = 0$. Para determinar el número de raíces de esta ecuación polinómica aplicamos el criterio de Sturm. Ponemos:

$$\begin{aligned} P_0(x) &= 2x^3 - Kx^2 - Ka^2 \\ P_1(x) = P_0'(x) &= 6x^2 - 2Kx \end{aligned}$$

y construimos la sucesión de Sturm por medio de división larga. Así, tenemos:

$$\frac{P_0(x)}{P_1(x)} = \frac{x}{3} - \frac{K}{18} - \frac{K}{9} \frac{Kx - 9a^2}{P_1(x)}$$

Tomamos $P_2(x) = Kx - 9a^2$ y volvemos a dividir:

$$\frac{P_1(x)}{P_2(x)} = \frac{6x}{K} + \frac{54a^2}{K^2} - 2 - \frac{18a^2}{K^2} \frac{K^2 - 27a^2}{P_2(x)}$$

Tomamos $P_3(x) = K^2 - 27a^2$ y formamos la tabla de signos:

	P_0	P_1	P_2	P_3	Variación de signos
0	+	0	-	+, 0, -	2, 1, 1
∞	+	+	+	+, 0, -	0, 0, 1

Por tanto se presentan los casos:

- Si $K^2 - 27a^2 > 0 \Rightarrow \frac{a}{K} < \frac{1}{3\sqrt{3}}$ la ecuación $y'(x) = 0$ tiene $2 - 0 = 2$ raíces positivas
- Si $K^2 - 27a^2 = 0 \Rightarrow \frac{a}{K} = \frac{1}{3\sqrt{3}}$ la ecuación $y'(x) = 0$ tiene $1 - 0 = 1$ raíz positiva
- Si $K^2 - 27a^2 < 0 \Rightarrow \frac{a}{K} > \frac{1}{3\sqrt{3}}$ la ecuación $y'(x) = 0$ tiene $1 - 1 = 0$ raíces positivas

Es decir que hemos llegado a la misma condición para $\frac{a}{K}$ que cuando hicimos el análisis de los autovalores. Imponiendo $\frac{a}{K} < \frac{1}{3\sqrt{3}}$ garantizamos que la x -isoclina tiene un tramo de pendiente negativa en $(0, x_1)$, a continuación un tramo de pendiente estrictamente positiva en (x_1, x_2) , y por último otro tramo, que se extiende en (x_2, K) , de pendiente negativa.

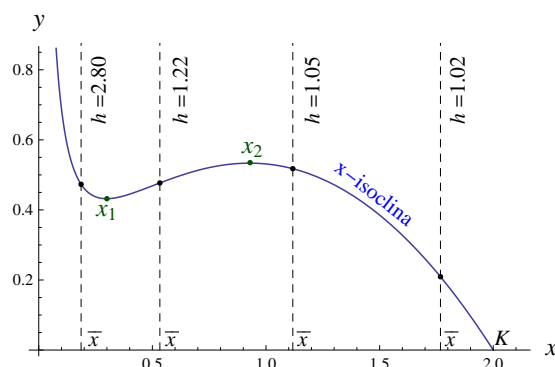


Figura 3.24: Puntos de corte de ambas isoclinas con distintas pendientes

Consideramos ahora la ecuación de la y -isoclina:

$$x = \bar{x} = a\sqrt{\frac{d}{b-d}}$$

Ya que $b = hd$ tenemos:

$$\bar{x} = a\sqrt{\frac{1}{h-1}}$$

Es claro que para valores suficientemente pequeños de \bar{x} la pendiente de la x -isoclina es negativa, y lo mismo ocurre para valores suficientemente grandes de \bar{x} . Vamos a comprobar

que existen valores de $h \in (1, 2)$ tales que la pendiente es positiva. En efecto, recordamos que para $h = \frac{4}{3}$ los autovalores tienen parte real positiva. En este caso, $\bar{x} = a\sqrt{3}$, para el cual la pendiente de la x -isoclina es:

$$y'(a\sqrt{3}) = \frac{r}{c} \left(1 - \frac{2a\sqrt{3}}{K} - \frac{a^2}{3a^2} \right) = \frac{r}{c} \left(\frac{2}{3} - \frac{2a\sqrt{3}}{K} \right) = \frac{2\sqrt{3}r}{c} \left(\frac{1}{3\sqrt{3}} - \frac{a}{K} \right) > 0$$

de acuerdo a la condición que hemos establecido para $\frac{a}{K}$.

Ilustramos este resultado representando la x -isoclina junto a 4 posibilidades para la y -isoclina, de forma que en los puntos de corte se alterna $m < 0$, $m > 0$ y $m < 0$, tal como se ve en la figura 3.24.

Vamos a comprobar que efectivamente se cumplen todas las hipótesis del teorema de Hopf al producirse el cambio de signo en la parte real de los autovalores. Recordamos el valor del término M entre paréntesis al calcular los autovalores:

$$M = \frac{2}{h} - 1 - \frac{2}{h} \frac{a}{K} \sqrt{\frac{1}{h-1}}$$

siendo $h = \frac{b}{a} \in (1, 2)$. Sabemos que si $\frac{a}{K} < \frac{1}{3\sqrt{3}}$ entonces $M(h)$ tiene exactamente dos raíces positivas y distintas en el intervalo $(1, 2)$:

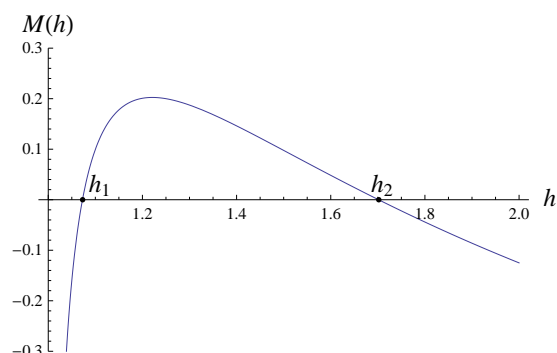


Figura 3.25: Signo de la parte real de los autovalores

Denotamos por h_1 la menor de estas raíces y ponemos $\mu = h - h_1$ con lo cual se tiene $M(\mu) = \frac{2}{\mu+h_1} - 1 - \frac{2}{\mu+h_1} \frac{a}{K} \sqrt{\frac{1}{\mu+h_1-1}}$ y por tanto:

- Si $\mu < 0$ entonces $M(\mu) < 0$
- Si $\mu = 0$ entonces $M(\mu) = 0$
- Si $\mu > 0$ entonces $M(\mu) > 0$

Puesto que $\frac{b}{a} = \mu + h_1$ podemos expresar el sistema (3.6) como:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - y \frac{cx^2}{a^2 + x^2} \\ \dot{y} &= dy \left[-1 + \frac{(\mu+h_1)x^2}{a^2+x^2} \right] \end{aligned} \quad (3.7)$$

donde a, c, d, r y K están fijados y cumplen las condiciones suficientes de existencia de un punto crítico interior. Por tanto h_1 existe y también está fijado. Esto significa que (3.7) es una familia de ecuaciones diferenciales dependientes del parámetro μ , donde $\mu \in (-\varepsilon, \varepsilon)$ para un determinado $\varepsilon > 0$.

Los autovalores de la matriz jacobiana de (3.7) en F se pueden expresar como:

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= \alpha(\mu) + i\beta(\mu) \\ \lambda_2 &= \alpha(\mu) - i\beta(\mu)\end{aligned}$$

siendo $\alpha(\mu) = \frac{r}{2}M(\mu)$. Entonces es claro que el signo de $\alpha(\mu)$ es el mismo que el de μ , y que $\beta(0) \neq 0$, pues cuando $\mu = 0$, es decir $h = h_1$, el radicando toma el valor:

$$-\frac{8cd(b-d)^2}{a^2b^2}\bar{x}\bar{y} < 0$$

Verificamos por último las tres condiciones adicionales exigidas por el teorema de Hopf en su versión fuerte:

1. Las componentes de (3.7) son funciones analíticas en las variables x e y , pues se trata de funciones racionales en las que no se anula el denominador.
2. $\left. \frac{d\alpha(\mu)}{d\mu} \right|_{\mu=0} > 0$: ya que $\alpha(\mu)$ tiene el mismo signo que $M(\mu)$, e imponiendo que $M(h_1) = 0 \Rightarrow \frac{a}{K} = \sqrt{h_1 - 1} \left(1 - \frac{h_1}{2}\right)$. Además $h_1 < \frac{4}{3}$ pues sabemos que $M\left(\frac{4}{3}\right) > 0$.
3. $F_{\mu=0}$ es asintóticamente estable. Cuando $\mu = 0$ se tiene $M = 0$ y los autovalores son imaginarios puros:

$$\lambda_{\pm} = \pm i \frac{2(b-d)}{ab} \sqrt{2cd\bar{x}\bar{y}}$$

que como sabemos indica un centro para el sistema linealizado pero no nos informa sobre el carácter del punto crítico del sistema (3.7).

Para analizar este comportamiento seguiremos el procedimiento expuesto en [Chen]. Introducimos el siguiente cambio de variables:

$$\begin{aligned}x &= a\sqrt{\frac{d}{b-d}}x' \\ y &= \frac{a}{c}\sqrt{d(b-d)}y' \\ t &= \frac{dx'^2 + b - d}{d(b-d)}t'\end{aligned}$$

sustituyendo en el sistema (3.6) obtenemos:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \frac{dx}{dt} = \frac{dx}{dt'} \frac{dt'}{dt} = \frac{d(b-d)}{dx'^2 + b - d} \frac{d}{dt'} \left(a\sqrt{\frac{d}{b-d}}x' \right) = \frac{ad\sqrt{d(b-d)}}{dx'^2 + b - d} \frac{dx'}{dt'} \\ &= ra\sqrt{\frac{d}{b-d}}x' \left(1 - \frac{a\sqrt{\frac{d}{b-d}}x'}{K} \right) - \frac{a}{c}\sqrt{d(b-d)}y' \frac{ca^2\frac{d}{b-d}x'^2}{a^2 + a^2\frac{d}{b-d}x'^2} \\ &= ra\sqrt{\frac{d}{b-d}}x' \left(1 - \frac{a}{K}\sqrt{\frac{d}{b-d}}x' \right) - \frac{a}{c}\sqrt{d(b-d)}y' \frac{cdx'^2}{dx'^2 + b - d}\end{aligned}$$

y simplificando, obtenemos para la primera ecuación:

$$\frac{dx'}{dt'} = x' \left[\underbrace{\frac{r}{d}}_{A_0} - \underbrace{\frac{ar}{dK} \sqrt{\frac{d}{b-d}}}_{A_1} x' + \underbrace{\frac{r}{b-d}}_{A_2} x'^2 - \underbrace{\frac{ar}{(b-d)K} \sqrt{\frac{d}{b-d}}}_{A_3} x'^3 \right] - x'^2 y'$$

Análogamente, para la segunda ecuación:

$$\begin{aligned} \dot{y} &= \frac{dy}{dt} = \frac{dy}{dt'} \frac{dt'}{dt} = \frac{d(b-d)}{dx'^2 + b-d} \frac{a}{c} \sqrt{d(b-d)} \frac{dy'}{dt'} \\ &= \frac{a}{c} \sqrt{d(b-d)} y' \left(-d + \frac{ba^2 \frac{d}{b-d} x'^2}{a^2 + a^2 \frac{d}{b-d} x'^2} \right) = \frac{a}{c} \sqrt{d(b-d)} y' \left(-d + \frac{bdx'^2}{dx'^2 + b-d} \right) \end{aligned}$$

que una vez simplificada se reduce a:

$$\frac{dy'}{dt'} = y' (x'^2 - 1)$$

Renombrando las variables x', y', t' como x, y, t se obtiene el sistema:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x (A_0 + A_1 x + A_2 x^2 + A_3 x^3) - x^2 y \equiv x \phi_1(x, y) \\ \dot{y} &= y (x^2 - 1) \equiv y \phi_2(x, y) \end{aligned} \quad (3.8)$$

siendo $A_0 > 0$, $A_1 < 0$, $A_2 > 0$, $A_3 < 0$. El punto crítico interior $F(\bar{x}, \bar{y})$ de (3.6) toma la forma $S(1, y^*)$ para (3.8), siendo $y^* = A_0 + A_1 + A_2 + A_3 = \frac{br}{d(b-d)} \left(1 - \frac{a}{K} \sqrt{\frac{d}{b-d}} \right)$, que es mayor que cero, pues al principio de este apartado establecimos que $1 - \frac{a}{K} \sqrt{\frac{d}{b-d}} > 0$ si existe $F \in C_1$. La matriz jacobiana de (3.8) evaluada en $(1, y^*)$ toma la forma:

$$A = \begin{pmatrix} 2A_3 + A_2 - A_0 & -1 \\ 2y^* & 0 \end{pmatrix}$$

siendo sus autovalores:

$$\lambda_{\pm} = \frac{2A_3 + A_2 - A_0 \pm \sqrt{(2A_3 + A_2 - A_0)^2 - 8y^*}}{2}$$

Es fácil comprobar que

$$\begin{aligned} 2A_3 + A_2 - A_0 &= -\frac{2ar}{(b-d)K} \sqrt{\frac{d}{b-d}} + \frac{r}{b-d} - \frac{r}{d} \\ &= \frac{rb}{d(b-d)} \left(\frac{2d}{b} - 1 - \frac{2ad}{bK} \sqrt{\frac{d}{b-d}} \right) = \frac{rb}{d(b-d)} M \end{aligned}$$

siendo M el término definido al principio de este apartado. Así pues las siguientes condiciones son equivalentes:

$$2A_3 + A_2 - A_0 = 0 \Leftrightarrow M = 0 \Leftrightarrow \frac{b}{d} = h = h_1 \Leftrightarrow \mu = h - h_1 = 0$$

Probaremos a continuación que si $2A_3 + A_2 - A_0 = 0$, entonces $S(1, y^*)$ es un punto crítico estable de (3.8). En efecto, para ello tomamos la siguiente función de Dulac:

$$B = x^{-2} y^{\beta-1}$$

donde β es una constante que se determinará más adelante. Calculamos la divergencia de Bf , siendo $f = (x\phi_1, y\phi_2)$:

$$\begin{aligned} \operatorname{div} Bf &= \frac{\partial}{\partial x} (x^{-1}y^{\beta-1}\phi_1) + \frac{\partial}{\partial y} (x^{-2}y^{\beta}\phi_2) \\ &= y^{\beta-1} \left(-\frac{1}{x^2}\phi_1 + \frac{1}{x} \frac{\partial\phi_1}{\partial x} \right) + x^{-2} \left(\beta y^{\beta-1}\phi_2 + \underbrace{y^{\beta} \frac{\partial\phi_2}{\partial y}}_{=0} \right) \\ &= x^{-2}y^{\beta-1} [2A_3x^3 + (A_2 + \beta)x^2 - (A_0 + \beta)] \end{aligned}$$

Ponemos $\delta(x) = 2A_3x^3 + (A_2 + \beta)x^2 - (A_0 + \beta)$, que es una cúbica con coeficiente dominante negativo, es decir, que $\delta(x) \rightarrow -\infty$ cuando $x \rightarrow \infty$. Vemos que si $x = 1$ entonces $\delta(x) = 0$. Vamos a escoger β de forma que $x = 1$ sea precisamente el máximo relativo de la función $\delta(x)$. Derivando e igualando a cero:

$$\delta'(x) = 6A_3x^2 + 2(A_2 + \beta)x = 0$$

La solución $x_1 = 0$ es un mínimo relativo de δ , como fácilmente se comprueba evaluando $\delta''(x_1)$. La otra solución es:

$$x_2 = -\frac{A_2 + \beta}{3A_3}$$

que es un máximo relativo de δ , lo cual se comprueba sin más que evaluar $\delta''(x_2)$. Imponiendo $x_2 = 1$ obtenemos:

$$\beta = -3A_3 - A_2$$

con lo que la función δ toma la forma:

$$\delta(x) = 2A_3x^3 + (A_2 - 3A_3 - A_2)x^2 + 3A_3 + A_2 - A_0 = 2A_3x^3 - 3A_3x^2 + A_3$$

y según el análisis que acabamos de hacer, $\delta(x) \leq 0$ para todo $x \geq 0$. Gráficamente:

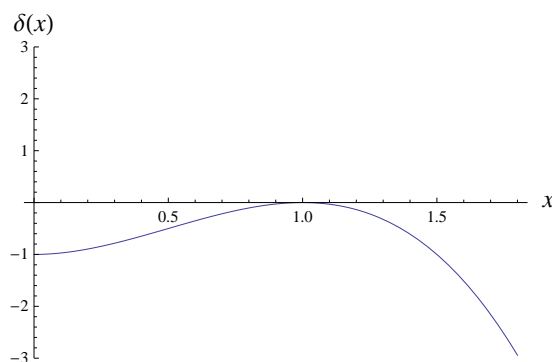


Figura 3.26: Estudio de las condiciones de Bendixson-Dulac

Aplicamos el corolario al teorema de Bendixson-Dulac y concluimos que el sistema (3.8) no tiene órbitas periódicas para $2A_3 + A_2 - A_0 = 0$, y por tanto tampoco las tiene el sistema (3.6) en el caso particular de $\mu = 0$. Falta verificar que las órbitas en este caso tienden asintóticamente hacia el punto crítico interior, para lo cual analizamos el flujo del campo de pendientes en la frontera de una caja que contiene a $S(1, y^*)$.

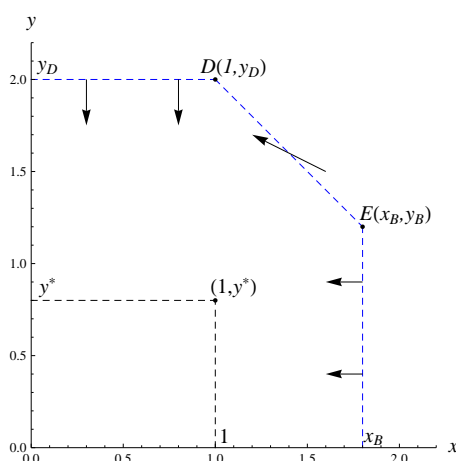


Figura 3.27: Flujo entrante a una caja (conjunto compacto)

En primer lugar se escoge un valor para $x_B > 1$ tal que $A_0 + A_1x_B + A_2x_B^2 + A_3x_B^3$ sea negativo. Esto puede hacerse siempre, puesto que el coeficiente del término dominante, A_3 , es negativo. Por tanto es inmediato que sobre los puntos de la recta $x = x_B$ se cumple $\dot{x} = x(A_0 + A_1x_B + A_2x_B^2 + A_3x_B^3) - x^2y < 0$, lo cual está representado en el gráfico por medio de flechas entrantes (hacia la izquierda) a la caja.

El tramo DE es el segmento de la recta $y = y_B - x + x_B$, de pendiente -1 . Vamos a calcular el valor absoluto de la pendiente del campo de vectores en cualquier punto del segmento:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| = \frac{\dot{y}}{-\dot{x}} = \frac{y(x^2 - 1)}{yx^2 - x(A_0 + A_1x_B + A_2x_B^2 + A_3x_B^3)}$$

tomamos un valor y_B tal que:

$$y_B > \max_{x \in [0, x_B]} \{x(A_0 + A_1x_B + A_2x_B^2 + A_3x_B^3)\}$$

de forma que:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| < \frac{y(x^2 - 1)}{yx^2 - y_B}$$

y ya que en el segmento DE se tiene $y > y_B$ podemos poner:

$$\left| \frac{dy}{dx} \right| < \frac{y(x^2 - 1)}{yx^2 - y} = 1$$

así que el flujo será siempre entrante en el segmento DE , que precisamente tiene pendiente -1 .

Por último, en el tramo horizontal (frontera superior de la caja) se tiene que $x \leq 1$ por lo que $\dot{y} < 0$. Esto se ha representado por medio de flechas verticales hacia abajo.

Dado que los ejes coordenados son conjuntos invariantes de la ecuación (3.8), se concluye que la caja representada también es positivamente invariante para (3.8). Como se puede tomar una caja arbitrariamente grande, se concluye que cualquier trayectoria en C_1 converge asintóticamente hacia $(1, y^*)$. Y ya que el sistema (3.8) se obtuvo a partir de (3.6)

por medio de un cambio de variables suave, se concluye que $F(\bar{x}, \bar{y})$ también es un punto crítico asintóticamente estable, en el caso de autovalores imaginarios puros ($\mu = 0$), para la ecuación (3.6).

Una vez verificadas todas las condiciones del teorema de Hopf, hay que tener en cuenta que este es un teorema de naturaleza **local**. Efectivamente, lo que hemos probado es que para valores positivos y suficientemente pequeños de μ , el punto crítico inestable $F(\bar{x}, \bar{y})$ está rodeado por (al menos) un atractor periódico. El teorema de Hopf no nos proporciona información de carácter **global**, por ejemplo sobre la unicidad de este atractor periódico, o sobre su comportamiento para valores de μ arbitrariamente grandes.

La **existencia** del atractor, en nuestro caso particular de respuesta de Holling tipo 3, para valores arbitrariamente grandes de μ , es decir, suficientemente lejos del punto de bifurcación, se puede consultar en la referencia [Chen], en la pág. 83. A grandes rasgos, la demostración exige como hipótesis que $2A_3 + A_2 - A_0 > 0$. En nuestro caso se tiene:

$$2A_3 + A_2 - A_0 = \frac{rb}{d(b-d)}M(h) = \frac{rh}{d(h-1)}M(h) > 0$$

en este caso recordamos que hay dos puntos críticos estables en $(0, 0)$ y en $R(x_+, 0)$ para cierto valor $x_+ > 0$, y un punto crítico inestable en $S(1, y^*)$. Construimos una región anular G que rodea a S , no contiene puntos críticos y que es positivamente invariante, es decir, el flujo es entrante a través de todas las fronteras de G . Entonces, como consecuencia del teorema de Poincaré-Bendixson, se concluye que debe haber al menos una curva cerrada que es un ciclo límite comprendido en la región anular G .

Para probar la **unicidad** del atractor global en este caso particular nos remitimos de nuevo a la referencia [Chen], en las págs. 84 y 85. En esencia el procedimiento consiste en realizar un nuevo cambio de variable en la ecuación (3.8), que la transforma en una ecuación de Lienard (ver [Verhulst], pág. 51). Entonces se aplica un teorema de unicidad probado en [Zhang] y se obtiene la unicidad de nuestro atractor global.

Una vez probadas la existencia y unicidad “globales”, la consecuencia necesaria es que el atractor periódico existe y es único, sólo para valores de $h \in (h_1, h_2)$ en los cuales el punto crítico interior F es inestable. En $h = h_1$ aparece el atractor periódico ya que se cumplen las hipótesis del teorema de Hopf. En $h = h_2$ los autovalores del sistema linealizado satisfacen $\frac{d\alpha}{d\mu} < 0$ y se tiene una bifurcación de Hopf en “secuencia inversa”, lo que también se denomina bifurcación de Hopf **subcrítica**. El término subcrítica no tiene que ver con el hecho de que la órbita periódica que rodea al punto crítico sea estable o inestable, sino con que la órbita periódica exista para valores del parámetro μ mayores (supercrítica) o menores (subcrítica) que el valor que toma en el punto de bifurcación. El diagrama de bifurcación toma la forma:

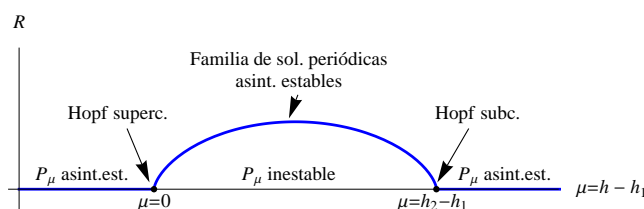


Figura 3.28: Diagrama de bifurcación

En esta figura el eje vertical representa el “tamaño” de las órbitas periódicas que surgen, p.ej. sería el máximo de las distancias entre dos puntos distintos de la órbita, es un concepto análogo al de eje mayor de una elipse, aunque nuestras órbitas periódicas, claro está, no tienen porqué ser elipses.

A la derecha de h_2 el punto crítico F recupera su estabilidad global (hablamos de “colisión” de la órbita periódica con el punto crítico F) y no existen por tanto órbitas periódicas para la ecuación (3.6).

Para finalizar este capítulo presentamos un ejemplo numérico a partir de los siguientes valores: $a = 0,25$; $c = 1$; $d = 1$; $r = 1$; $k = 2$; $b = hd$. En este caso M toma la forma:

$$M = \frac{2}{h} - 1 - \frac{0,25}{h} \sqrt{\frac{1}{h-1}}$$

que se anula en los puntos $h_1 = 1,07268$ y $h_2 = 1,70152$. Por otro lado, el radicando de los autovalores, que denotamos con la letra N , toma la forma:

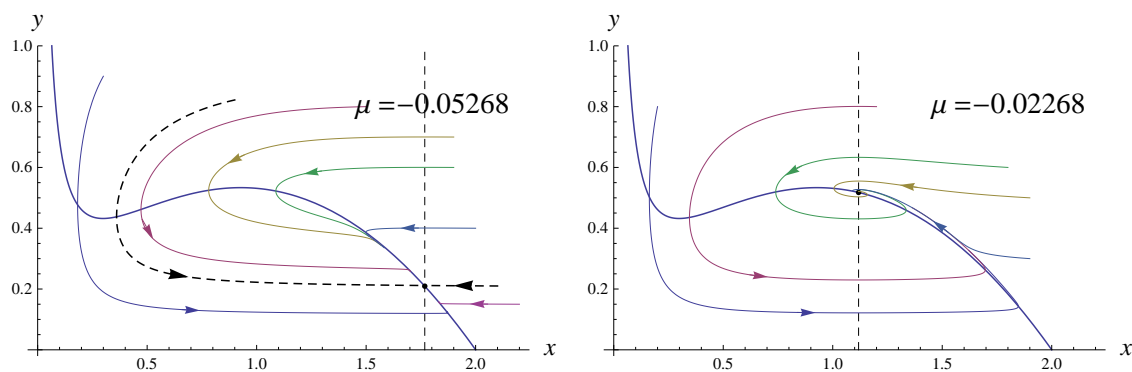
$$N = M^2 - \frac{h-1}{h} \left(8 - \frac{1}{\sqrt{h-1}} \right) = \left(\frac{2}{h} - 1 - \frac{0,25}{h} \sqrt{\frac{1}{h-1}} \right)^2 - \frac{h-1}{h} \left(8 - \frac{1}{\sqrt{h-1}} \right)$$

que se anula para $h_0 = 1,03735$. Es inmediato comprobar que $N > 0$ si $h < h_0$ y $N < 0$ si $h > h_0$. La expresión de los autovalores queda reducida a:

$$\lambda_{\pm} = \frac{rM \pm \sqrt{N}}{2}$$

Representamos el mapa de fase para distintas elecciones del parámetro h , o lo que es lo mismo, para distintas elecciones del parámetro $\mu = h - h_1$:

- Para $h = 1,02$ ($\mu = -0,05268$) los dos autovalores son reales y negativos, ya que $h < h_0$ y por tanto el radicando de los autovalores, N , es positivo. Esto quiere decir que F es un nodo y las trayectorias convergen sin describir espirales.
- Para $h = 1,05$ ($\mu = -0,02268$) los autovalores son complejos, ya que $h > h_0$ y por consiguiente $N < 0$. Sin embargo, como se sigue cumpliendo $h < h_1$, todavía no se ha producido la bifurcación de Hopf. Los autovalores tienen partes reales negativas, el punto F es una espiral estable, y las trayectorias convergen en espiral hacia él.



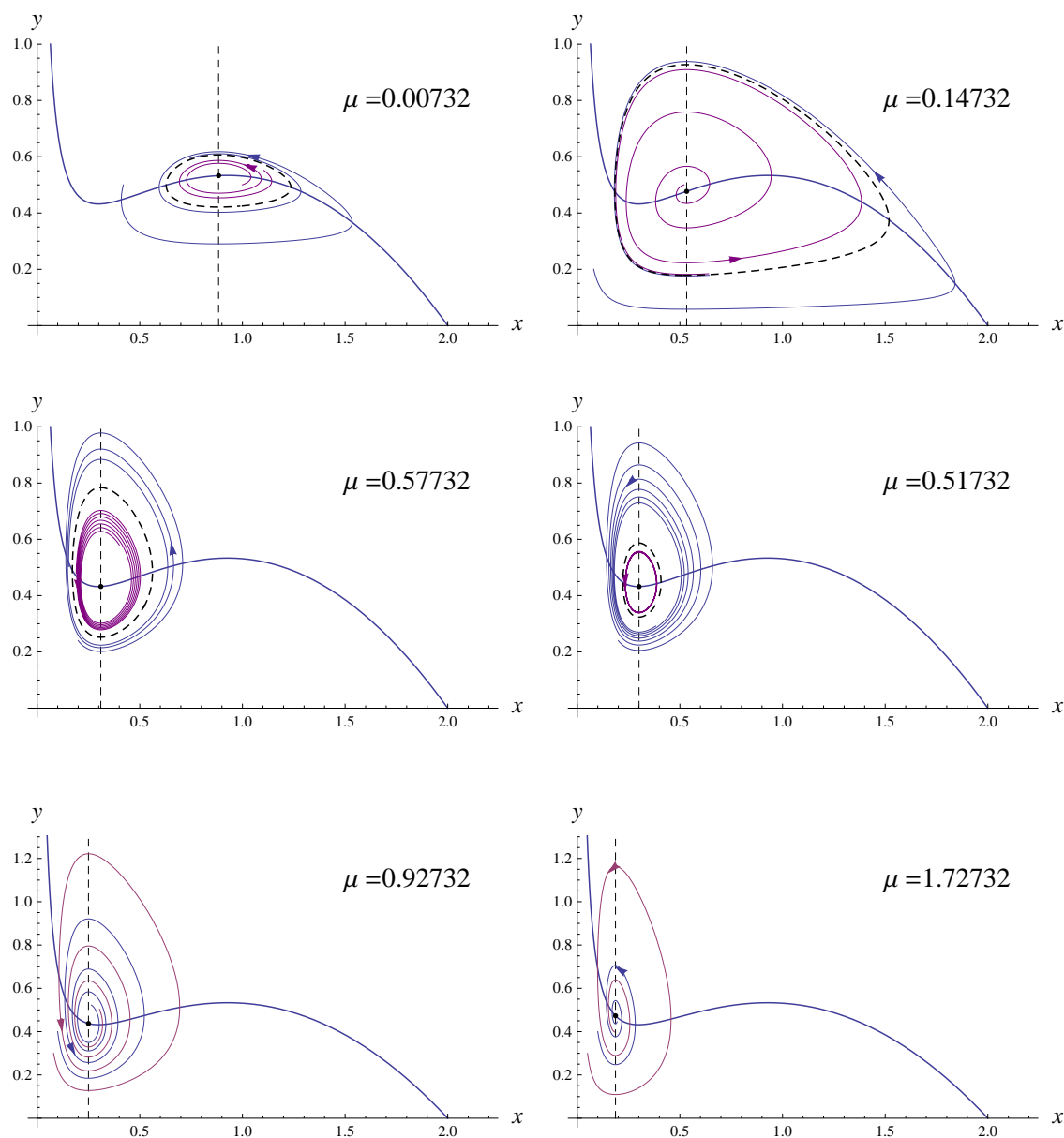


Figura 3.29: Doble bifurcación de Hopf (supercrítica y subcrítica) en el modelo de respuesta funcional de Holling tipo 3

- En $h = 1,22$ ($\mu = 0,14732$) se ha producido la bifurcación de Hopf y aparece un nodo inestable rodeado por un atractor cíclico.
- Para $h = 1,65$ ($\mu = 0,57732$), valor relativamente próximo a h_2 , el atractor cíclico ve reducido su tamaño.
- Para $h = 1,69$ ($\mu = 0,61732$), la trayectoria circular está a punto de colapsar en el punto crítico.

- Para $h = 2,80$ ($\mu = 1,72732$) el comportamiento cíclico se ha desvanecido ya que $h > h_2$ y los autovalores vuelven a tener parte real negativa. Por ello el punto crítico F es estable. Además, como el radicando N también es negativo, los autovalores son complejos y F es una espiral estable. En otras palabras, todas las trayectorias tienden en espiral a F .

Es importante hacer notar que este efecto en el cual el comportamiento periódico aparece y luego se desvanece para valores crecientes de μ , no puede ocurrir en la respuesta funcional de tipo 2 (saturada), y se presenta solamente en la respuesta de tipo 3.

3.6. Conclusión del capítulo

En este capítulo hemos concluido el estudio de sistemas autónomos en 2 especies. Al considerar términos de interacción no lineales hemos obtenido comportamientos en las soluciones que no se pueden dar en el caso lineal de Lotka-Volterra, tales como atractores cíclicos y bifurcaciones de Hopf (supercríticas, subcríticas y degeneradas). También se ha estudiado el caso en el que se producen dos bifurcaciones de Hopf, una supercrítica y otra subcrítica, de forma que el atractor estable sólo existe para valores del parámetro comprendidos en un determinado intervalo.

Además se mantienen las situaciones ya estudiadas en el caso lineal: puntos críticos interiores y en la frontera, estables e inestables, etc. No obstante, en el caso no lineal, se ha refinado el estudio de la estabilidad global de los puntos críticos por medio del estudio del flujo entrante a una caja compacta (*flowbox analysis* en inglés), así como de los autovectores estables e inestables del punto crítico.

Los términos de interacción no lineal se han modelado por medio de funciones de respuesta, de las cuales se han estudiado las más conocidas (Gause, Holling,...). Es necesario comentar de todas formas que existen otras respuestas funcionales en la literatura, que serían merecedoras de un estudio detallado en un trabajo de mayor extensión. Entre las principales (ver [Brauer], pág. 182) se encuentran las estudiadas por:

- Ivlev
- Rosenzweig
- Rosenzweig-McArthur

En general podemos afirmar que asumiendo hipótesis razonables sobre las funciones de respuesta, de forma que tengan consistencia física y biológica, se obtiene una idea bastante precisa de cuál puede ser el comportamiento a largo plazo de las soluciones de un sistema con 2 especies. En el próximo capítulo veremos que la situación es muy distinta cuando consideramos un número de especies $n > 2$.

Capítulo 4

Ecuaciones de Lotka-Volterra para más de dos especies

Hasta el momento se han estudiado las propiedades y comportamiento de sistemas con a lo sumo dos especies distintas. En este capítulo abordamos el estudio de sistemas con n poblaciones, en el caso en el que las interacciones entre ellas son lineales. Se trata por tanto de una generalización de las ecuaciones de Lotka-Volterra al caso de dimensión n .

4.1. La ecuación general de Lotka-Volterra

La ecuación general de Lotka-Volterra para n poblaciones toma la forma:

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right); \quad i = 1, \dots, n \quad (4.1)$$

Donde x_i representa el número (o densidad) de individuos de cada especie, r_i son las tasas intrínsecas de crecimiento o decrecimiento y los coeficientes a_{ij} describen el efecto que produce la especie j -ésima sobre la i -ésima. Se tiene que $a_{ij} > 0$ si la presencia de la especie j favorece el crecimiento de la especie i , y $a_{ij} < 0$ si lo inhibe. Si $a_{ij} = 0$, significa que la especie j no tiene ningún efecto sobre la i . Esto no implica la afirmación recíproca, es decir, se podría tener $a_{ji} \neq 0$. La matriz

$$A = (a_{ij})$$

recibe el nombre de **matriz de interacción**.

En el caso n -dimensional no hablamos de plano de fase sino de espacio de fase. Puesto que ninguna especie puede tener un número negativo de individuos, el espacio de fase es el conjunto:

$$\{x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0 \text{ para } i = 1, \dots, n\}$$

La frontera del espacio de fase está incluida en el conjunto de (hiper)planos coordenados, cada uno de ellos de ecuación $x_i = 0$. Este plano corresponde a los estados en los que la especie i está ausente. Cada plano es un conjunto invariante de (4.1), ya que si $x_i(t_0) = 0$, entonces $x_i(t) = 0$ para todo t (no se permite la “inmigración” en el modelo de Lotka-Volterra). Como consecuencia, la frontera del espacio de fases es un conjunto invariante

de (4.1), y por tanto también lo es el interior del mismo, que recibe el nombre de primer hiperoctante u ortante, y que denotamos por C_1 :

$$C_1 = \{x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n : x_i > 0 \text{ para } i = 1, \dots, n\}$$

Se tiene por tanto que si $x_i(t_0) > 0$, entonces $x_i(t) > 0$ para todo valor de t , aunque $x_i(t)$ puede aproximarse asintóticamente a cero lo cual a efectos prácticos significa la extinción de la especie x_i .

A diferencia de las ecuaciones de Lotka-Volterra en 2 dimensiones, de las cuales se ha dado una clasificación completa en capítulos anteriores, existen numerosas cuestiones abiertas en sistemas de dimensión superior. Incluso en el caso de 3 dimensiones se encuentran ejemplos de evolución caótica en el sistema. Esto significa que se dan situaciones en las cuales el comportamiento asintótico consiste en oscilaciones muy irregulares, extremadamente sensibles a las condiciones iniciales, e imposibles de predecir.

No obstante existen algunos resultados generales para la ecuación (4.1) que describiremos a continuación.

4.2. Puntos críticos interiores

Los puntos críticos de (4.1) en C_1 son las soluciones positivas del sistema lineal de n ecuaciones con n incógnitas:

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j = 0 \quad (4.2)$$

Nótese que los puntos críticos que se encuentran sobre los planos frontera se pueden encontrar resolviendo el mismo sistema, ya que la restricción de (4.1) a una o varias ecuaciones del tipo $x_i = 0$ sigue siendo un sistema de Lotka-Volterra.

Teorema: C_1 contiene puntos de α -límite u ω -límite si y sólo si (4.1) tiene un punto crítico interior.

Demostración: Obviamente, si el sistema tiene un punto crítico interior, dicho punto crítico coincide con su α -límite y ω -límite. Queda por probar la implicación en el otro sentido. Suponemos por tanto que no existe ningún punto crítico interior, es decir, que (4.2) no tiene ninguna solución estrictamente positiva.

Definimos la aplicación $x \mapsto L(x)$ dada por:

$$y_i = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \quad i = 1, \dots, n$$

Es claro que el conjunto $K = L(C_1)$ no corta al origen, pues hemos supuesto por hipótesis que no hay puntos críticos interiores. Además K es abierto, pues C_1 lo es, y L es una aplicación abierta, ya que es compuesta de una aplicación lineal en dimensión finita y una traslación. Veamos también que K es convexo. En efecto, sean $y, z \in K$. Es decir que

existen $(\alpha_1, \dots, \alpha_n) \in C_1$ y $(\beta_1, \dots, \beta_n) \in C_1$ tales que:

$$y_i = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \alpha_j$$

$$z_i = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \beta_j$$

hay que probar que $\lambda y + (1 - \lambda)z \in K$, con $\lambda \in (0, 1)$. Para cada componente tenemos:

$$\begin{aligned} \lambda y_i + (1 - \lambda)z_i &= \lambda r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \lambda \alpha_j + (1 - \lambda)r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} (1 - \lambda)\beta_j \\ &= r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} [\lambda \alpha_j + (1 - \lambda)\beta_j] \end{aligned}$$

y como λ y $1 - \lambda$ son estrictamente positivos se tiene que $\lambda \alpha_j + (1 - \lambda)\beta_j \equiv \gamma_j > 0$, es decir, $(\gamma_1, \dots, \gamma_n) \in C_1$ y por tanto $\lambda y_i + (1 - \lambda)z_i = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \gamma_j \Rightarrow \lambda y + (1 - \lambda)z \in K$.

Como se cumplen todas las hipótesis, aplicamos el teorema de Hahn-Banach en su forma geométrica [Valdivia 2], pág. 167 y siguientes, y hallamos un hiperplano H que contiene al origen pero es disjunto con K . Esto significa que para cada $y \in K$ existe un vector $c \in H^\perp$ tal que $c \cdot y > 0$ donde \cdot denota el producto escalar convencional (euclídeo) en dimensión n . Para que el signo sea positivo hay que escoger c de forma que esté situado en el mismo lado del hiperplano (ver [Valdivia 2], pág. 183), que el conjunto K .

Ponemos

$$V(x) = \sum c_i \log x_i$$

que está bien definida en C_1 y es continuamente diferenciable. Si $x(t)$ es una solución de (4.1) en C_1 se tiene:

$$\begin{aligned} V(x(t)) &= \sum c_i \log x_i(t) \\ \frac{dV(x(t))}{dt} &= \sum c_i \frac{\dot{x}_i(t)}{x_i(t)} = \sum c_i y_i = c \cdot y > 0 \end{aligned}$$

Entonces podemos aplicar el teorema de Lyapunov y obtenemos:

$$\omega(x) \cap C_1 \subset \{z \in C_1 : \dot{V}(z) = 0\} = \emptyset$$

es decir, $\omega(x) = \emptyset$, lo cual finaliza la demostración. \square

Como consecuencia tenemos que si (4.1) no tiene puntos críticos interiores, entonces es de tipo gradiente en C_1 , ya que $V(x)$, tal como se acaba de definir, es estrictamente positiva. Esto quiere decir que toda solución del sistema describe una trayectoria ascendente a través de $V(x)$.

Por la teoría elemental de sistemas de ecuaciones lineales sabemos que (4.2) tiene a lo sumo una solución en C_1 , salvo en el caso degenerado (compatible indeterminado) con $\det A = 0$, en el cual el conjunto solución es el trasladado de un subespacio de \mathbb{R}^n . En este caso puede ocurrir que haya un conjunto infinito (continuo) de soluciones en C_1 .

Supongamos que existe un único punto crítico en C_1 , al que llamamos p . Vamos a probar que si $x(t)$ es una solución en C_1 , que no tiende asintóticamente hacia la frontera ni hacia el infinito, entonces su promedio temporal converge hacia p .

Teorema: Si existen constantes positivas a y A tales que $a < x_i(t) < A$ para todo i y todo $t > 0$, y p es el único punto crítico de (4.1) en C_1 , entonces

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = p_i \quad i = 1, \dots, n$$

Demostración: Puesto que $y_i = \frac{\dot{x}_i}{x_i} = \frac{d}{dt}(\log x_i)$ podemos escribir (4.2) de la forma:

$$\frac{d}{dt}(\log x_i) = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$$

Integramos respecto a t entre 0 y T :

$$\begin{aligned} \int_0^T \frac{d}{dt}(\log x_i) dt &= [r_i t]_0^T + \sum_{j=1}^n a_{ij} \int_0^T x_j(t) dt \\ \log x_i(T) - \log x_i(0) &= r_i T + \sum_{j=1}^n a_{ij} \int_0^T x_j(t) dt \\ \frac{\log x_i(T) - \log x_i(0)}{T} &= r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt \end{aligned}$$

Ponemos $z_j(T) = \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt$. Vamos a comprobar que $a < z_j(T) < A$ para todo j y todo $T > 0$. En efecto, ya que $x_j(t) > a$ y $x_j(t) < A$ se tiene:

$$\begin{aligned} z_j(T) &= \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt > \frac{1}{T} \int_0^T a dt = a \Rightarrow z_j(T) > a \\ z_j(T) &= \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt < \frac{1}{T} \int_0^T A dt = A \Rightarrow z_j(T) < A \end{aligned}$$

Consideramos ahora una sucesión $T_k \rightarrow \infty$. Puesto que la sucesión $z_1(T_k)$ es acotada su cierre es un compacto, y por tanto podemos extraer una subsucesión T_k^1 tal que $z_1(T_k^1)$ es convergente a \bar{z}_1 (este límite es único por ser C_1 , con la topología usual, un espacio topológico de Hausdorff). Entonces $z_2(T_k^1)$ es una sucesión acotada, por lo que podemos extraer una subsucesión de T_k^1 , que llamamos T_k^2 , tal que $z_2(T_k^2)$ es convergente a \bar{z}_2 . Procedemos por recurrencia y finalmente hallamos una subsucesión, que volvemos a llamar T_k , tal que

$$z_j(T_k) \rightarrow \bar{z}_j$$

para todo j .

Entonces la sucesión $\log x_i(T_k) - \log x_i(0)$ también es acotada para todo i , pues recordamos que $x_i(t)$ no tiende ni a cero (frontera de C_1) ni a infinito. Puesto que habíamos deducido:

$$\frac{\log x_i(T_k) - \log x_i(0)}{T_k} = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} z_j(T_k)$$

si tomamos el límite cuando $T_k \rightarrow \infty$ en ambos miembros obtenemos:

$$0 = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{z}_j$$

así que $\bar{z} = (\bar{z}_1, \dots, \bar{z}_n)$ es un punto crítico de (4.1). Como $\bar{z}_j \geq a > 0$ para cada j , el punto \bar{z} ha de estar en C_1 , y como p era por hipótesis el único punto crítico de (4.1), se concluye que $\bar{z} = p$, es decir:

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = p_i$$

lo cual concluye la demostración. \square

Respecto a la estabilidad global del punto crítico interior p , podemos generalizar al caso de n dimensiones el teorema de Goh dado en el capítulo 3:

Teorema (Goh): Supongamos que el sistema de Lotka-Volterra en n dimensiones (4.1) tiene un único punto crítico interior $p = -A^{-1}r \in C_1$. El punto crítico p es globalmente estable en C_1 si existe una matriz diagonal D , con todos sus elementos positivos, tal que $AD + DA^T$ es definida negativa, es decir que todos sus autovalores tienen parte real negativa.

Demostración: Ver la referencia [Baigent 1], pág. 21. \square

4.3. Las ecuaciones de Lotka-Volterra para cadenas tróficas

Estudiamos en este apartado las cadenas tróficas (*food chains*) de n especies, en las cuales la primera especie es presa de la segunda, la segunda de la tercera, y así sucesivamente hasta llegar a la n -ésima especie, situada en la cima de la pirámide alimenticia, que depreda a la $(n-1)$ -ésima sin ser depredada ella misma. En la naturaleza existen ejemplos de cadenas tróficas de hasta $n = 6$ especies.

Considerando que existe competencia interespecie de cada población con su depredador o presa inmediata, que además existe competencia intraespecie para cada población, y asumiendo coeficientes de interacción constantes, el conjunto de ecuaciones toma la forma:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1(r_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2) \\ \dot{x}_j &= x_j(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}) \quad j = 2, \dots, n-1 \\ \dot{x}_n &= x_n(-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{nn}x_n) \end{aligned} \quad (4.3)$$

Con todos los coeficientes r_j y a_{ij} estrictamente positivos. El modelo con $n = 2$ no es más que la ecuación depredador-presa de Lotka-Volterra para dos especies, ya estudiada en el capítulo 2. En dicho caso $n = 2$ se probó por el método de Lyapunov que si existe un punto crítico interior, éste es globalmente estable. Veremos que en el caso general de n poblaciones se verifica el mismo resultado.

Teorema: Si (4.3) tiene un punto crítico interior, p , entonces p es globalmente estable, es decir, toda trayectoria en C_1 converge a p cuando $t \rightarrow \infty$.

Demostración: Reescribimos (4.3) de la forma

$$\dot{x}_i = x_i w_i \quad i = 1, \dots, n$$

Consideramos la función

$$V(x) = \sum_i c_i (x_i - p_i \log x_i)$$

donde las constantes c_i se determinarán más adelante, de forma que V sea una función de Lyapunov. Calculamos su derivada temporal:

$$\dot{V} = \sum_i c_i \left(\dot{x}_i - p_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} \right) = \sum_i c_i (x_i w_i - p_i w_i) = \sum_i c_i (x_i - p_i) w_i$$

Puesto que p es un punto crítico de (4.3) se cumple:

$$\begin{aligned} r_1 &= a_{11}p_1 + a_{12}p_2 \\ r_j &= a_{j,j-1}p_{j-1} - a_{jj}p_j - a_{j,j+1}p_{j+1} \quad j = 2, \dots, n-1 \\ r_n &= a_{n,n-1}p_{n-1} - a_{nn}p_n \end{aligned}$$

lo cual nos permite expresar las w_j como:

$$\begin{aligned} w_1 &= -a_{11}(x_1 - p_1) - a_{12}(x_2 - p_2) \\ w_j &= a_{j,j-1}(x_{j-1} - p_{j-1}) - a_{jj}(x_j - p_j) - a_{j,j+1}(x_{j+1} - p_{j+1}) \\ w_n &= a_{n,n-1}(x_{n-1} - p_{n-1}) - a_{nn}(x_n - p_n) \end{aligned}$$

Escribiendo $y_j = x_j - p_j$ se tiene:

$$\begin{aligned} w_1 &= -a_{11}y_1 - a_{12}y_2 \\ w_j &= a_{j,j-1}y_{j-1} - a_{jj}y_j - a_{j,j+1}y_{j+1} \quad j = 2, \dots, n-1 \\ w_n &= a_{n,n-1}y_{n-1} - a_{nn}y_n \end{aligned}$$

de forma que:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \sum_{j=1}^n c_j y_j w_j \\ &= c_1 y_1 w_1 + \sum_{j=2}^{n-1} c_j y_j w_j + c_n y_n w_n \\ &= -c_1 a_{11} y_1^2 - c_1 a_{12} y_1 y_2 + \sum_{j=2}^{n-1} c_j a_{j,j-1} y_{j-1} y_j - \sum_{j=2}^{n-1} c_j a_{jj} y_j^2 \\ &\quad - \sum_{j=2}^{n-1} c_j a_{j,j+1} y_j y_{j+1} + c_n a_{n,n-1} y_{n-1} y_n - c_n a_{nn} y_n^2 \\ &= -\sum_{j=1}^n c_j a_{jj} y_j^2 - \sum_{j=1}^{n-1} c_j a_{j,j+1} y_j y_{j+1} + \sum_{j=2}^n c_j a_{j,j-1} y_{j-1} y_j \\ &= -\sum_{j=1}^n c_j a_{jj} y_j^2 - \sum_{j=1}^{n-1} c_j a_{j,j+1} y_j y_{j+1} + \sum_{j=1}^{n-1} c_{j+1} a_{j+1,j} y_j y_{j+1} \end{aligned}$$

Ahora escogemos las constantes c_j de forma que cumplan:

$$c_j a_{j,j+1} = c_{j+1} a_{j+1,j}$$

así que:

$$\dot{V} = -\sum_{j=1}^n c_j a_{jj} y_j^2 = -\sum_{j=1}^n c_j a_{jj} (x_j - p_j)^2 \leq 0$$

Como la derivada temporal es no positiva en todo punto, aplicamos el teorema de Lyapunov y obtenemos que para cualquier órbita $x(t)$ en C_1 :

$$\omega(x) \cap C_1 = \omega(x) \subset \left\{ z \in C_1 : \dot{V}(z) = 0 \right\} = \{p\}$$

y ya que $x = p$ es solución de (4.3) concluimos que para toda órbita del primer hiperoctante, C_1 , se tiene que $\omega(x) = \{p\}$. \square

4.4. El principio de exclusión

El principio de exclusión establece que si n poblaciones dependen linealmente de m recursos, con $m < n$, entonces al menos una de las poblaciones debe extinguirse. Es decir, que si hay más poblaciones que recursos (nichos ecológicos), dicha situación no puede mantenerse en el largo plazo. Vamos a justificar este hecho.

Denotamos por R_1, \dots, R_m los recursos disponibles. Al ser lineal la dependencia de las poblaciones con respecto a los recursos, la tasa de crecimiento per capita de cada especie es:

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = b_{i1}R_1 + \dots + b_{im}R_m - \alpha_i \quad i = 1, \dots, n \quad (4.4)$$

donde la constante α_i es la tasa de decrecimiento intrínseca de cada especie (en ausencia de recursos). R_k es la abundancia del k -ésimo recurso, y el coeficiente b_{ik} da cuenta de la eficiencia con la que la i -ésima especie saca provecho del k -ésimo recurso.

La abundancia de los recursos, R_k , depende de la densidad de cada población, pues a más individuos consumiendo el recurso, menos cantidad habrá disponible. Si esta dependencia también es lineal, se tiene:

$$R_k = \bar{R}_k - \sum_i x_i a_{ki}$$

siendo \bar{R}_k y a_{ki} constantes positivas. En este caso la ecuación (4.4) es un caso particular de la ecuación de Lotka-Volterra (4.1). Sin embargo, no es necesario asumir una dependencia lineal de los recursos con respecto a las densidades de población, basta con postular que los recursos no son ilimitados (pueden agotarse) y por tanto las densidades x_i no pueden crecer hasta el infinito.

Construimos el siguiente sistema (lineal homogéneo) de ecuaciones:

$$\sum_{i=1}^n c_i b_{ij} = 0 \quad j = 1, \dots, m$$

Puesto que $n > m$, tenemos menos ecuaciones que incógnitas, así que existirá al menos una solución no trivial (c_1, \dots, c_n) . Ponemos:

$$\alpha = \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i$$

Excluimos el caso $\alpha = 0$ y asumimos sin pérdida de generalidad que $\alpha > 0$, ya que si $\alpha < 0$, basta tomar el vector $(-c_1, \dots, -c_n)$, que también es solución del sistema homogéneo, para

obtener $\alpha > 0$. Partimos de las ecuaciones (4.4) y razonamos de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \frac{\dot{x}_i}{x_i} &= b_{i1}R_1 + \cdots + b_{im}R_m - \alpha_i \\ c_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} &= c_i b_{i1}R_1 + \cdots + c_i b_{im}R_m - c_i \alpha_i \\ \sum_i c_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} &= \sum_i c_i b_{i1}R_1 + \cdots + \sum_i c_i b_{im}R_m - \sum_i c_i \alpha_i \\ &= R_1 \underbrace{\sum_i c_i b_{i1}}_{=0} + \cdots + R_m \underbrace{\sum_i c_i b_{im}}_{=0} - \alpha \\ &= -\alpha \end{aligned}$$

Entonces tenemos:

$$\sum_i c_i \frac{d}{dt} [\log x_i] = -\alpha$$

Integrando respecto al tiempo entre 0 y T :

$$\begin{aligned} \int_0^T \sum_i c_i \frac{d}{dt} [\log x_i] dt &= \sum_i c_i \int_0^T \frac{d}{dt} [\log x_i] dt = \sum_i c_i [\log(x_i)]_0^T \\ &= \sum_i c_i \log \frac{x_i(T)}{x_i(0)} = \sum_i \left[\log \frac{x_i(T)}{x_i(0)} \right]^{c_i} = \\ &= \log \prod_i \left[\frac{x_i(T)}{x_i(0)} \right]^{c_i} = -\alpha T \end{aligned}$$

Por tanto:

$$\prod_i \left[\frac{x_i(T)}{x_i(0)} \right]^{c_i} = e^{-\alpha T}$$

y haciendo $C = \prod_i [x_i(0)]^{c_i}$ se tiene:

$$\prod_i [x_i(T)]^{c_i} = C e^{-\alpha T}$$

Al tomar el límite cuando $T \rightarrow \infty$, el miembro de la derecha se hace cero. Recordando que en el miembro de la izquierda todas las $x_i(T)$ están acotadas (pues hemos partido de esa hipótesis), la única posibilidad es que para algún índice i se tenga:

$$\liminf_{T \rightarrow \infty} x_i(T) = 0$$

es decir, que la especie correspondiente al índice i termina por extinguirse, tal como afirma el principio de exclusión. El hecho de que tomemos $\liminf x_i(T) = 0$, y no $\lim x_i(T) = 0$, significa que la evolución de la especie podría no ser uniforme hacia el cero, sino constar de ciclos con máximos y mínimos, donde los mínimos cada vez decrecen más. En uno de los ciclos, la especie no es capaz de recuperarse de su mínimo y termina por extinguirse.

4.5. Sistemas Lotka-Volterra competitivos

Consideramos ahora la ecuación de Lotka-Volterra:

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) = F_i(x); \quad i = 1, \dots, n \quad (4.5)$$

con la condición $a_{ij} > 0$ para $1 \leq i, j \leq n$. Esto significa que cada especie compite con todas las demás, incluida ella misma, por los recursos del sistema.

En primer lugar si existe un índice i para el cual $r_i \leq 0$, entonces necesariamente $x_i(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$ puesto que

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \leq -a_{ii} x_i^2 \leq 0$$

donde la igualdad se cumple si y sólo si $x_i = 0$. Y, como sabemos, una órbita que comienza en la clausura de C_1 , no puede abandonar dicho conjunto.

En lo sucesivo supondremos que $r_i > 0$ para todo i , es decir, que en ausencia de competidores, cada especie evoluciona hasta estabilizarse en su correspondiente capacidad de soporte $K_i = \frac{r_i}{a_{ii}} > 0$. Como consecuencia inmediata tenemos que, en esta situación, el origen es un nodo inestable.

Lema: Si $a_{ij} > 0$ y $r_i > 0$, entonces todas las trayectorias de (4.5) están acotadas.

Demostración: Sabemos que la clausura de C_1 es invariante y además:

$$\dot{x}_i = r_i x_i - x_i \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \leq r_i x_i - a_{ii} x_i^2 = x_i (r_i - a_{ii} x_i) < 0 \quad \text{si } x_i > \frac{r_i}{a_{ii}}$$

es decir, que el crecimiento de x_i se vuelve negativo si x_i supera un determinado valor umbral, por lo cual x_i está acotado para cada $i = 1, \dots, n$. \square

Recordamos del modelo competitivo de Lotka-Volterra en dos especies, que si no existía un punto crítico interior, entonces necesariamente una especie se extinguía y la otra (la especie dominante) alcanzaba su capacidad de soporte. Vamos a generalizar este argumento para el caso de n especies.

Lema: Si en el sistema (4.5) los coeficientes cumplen las condiciones

$$\begin{aligned} \text{A) } & \frac{r_j}{a_{jj}} < \frac{r_i}{a_{ij}}, \quad 1 \leq i < j \leq n \\ \text{B) } & \frac{r_j}{a_{jj}} > \frac{r_i}{a_{ij}}, \quad n \geq i > j \geq 1 \end{aligned}$$

entonces el sistema (4.5) no tiene ningún punto crítico interior.

Demostración: Un punto crítico interior p debe satisfacer

$$\frac{a_{i1}}{r_i} p_1 + \cdots + \frac{a_{in}}{r_i} p_n = 1, \quad i = 1, \dots, n$$

así que tenemos las $n - 1$ relaciones siguientes:

$$\left(\frac{a_{11}}{r_1} - \frac{a_{i1}}{r_i} \right) p_1 + \cdots + \left(\frac{a_{1n}}{r_1} - \frac{a_{in}}{r_i} \right) p_n = 0, \quad i = 2, \dots, n$$

entonces, si $i = n$:

$$\left(\frac{a_{11}}{r_1} - \frac{a_{n1}}{r_n} \right) p_1 + \cdots + \left(\frac{a_{1n}}{r_1} - \frac{a_{nn}}{r_n} \right) p_n = 0$$

Cada uno de los términos entre paréntesis es negativo, por hipótesis, así que se debe tener necesariamente $p_i = 0$ para todo i , es decir $p = 0$, que no es un punto interior, lo cual concluye la demostración. \square

El siguiente resultado generaliza el ya probado para dos especies, es decir, que en ausencia de puntos críticos interiores, todas las especies se extinguen necesariamente menos una de ellas (la dominante) que alcanza su capacidad de soporte.

Teorema: Suponiendo que se cumplen las condiciones A) y B) establecidas en el lema anterior, el punto $\left(\frac{r_1}{a_{11}}, 0, \dots, 0 \right)$ es globalmente estable en C_1 , es decir, toda trayectoria tiende asintóticamente hacia dicho punto crítico.

Demostración: Ver referencia [Baigent 1], págs. 38 a 40. \square

Es conveniente aclarar que el hecho de que la especie dominante sea x_1 viene motivado por la elección de coeficientes que se ha hecho en las condiciones A) y B). Obviamente se puede construir un modelo en el que la especie x_k sea la dominante, para cualquier índice $k = 1, \dots, n$, sin más que realizar una permutación de índices.

También es interesante constatar es que no todo sistema competitivo en n variables, tiene una dinámica “simple” a largo plazo, es decir, no todos los sistemas evolucionan hacia un punto crítico o una órbita estacionaria. S. Smale mostró, en los años 1970, ejemplos de sistemas con interacción no lineal (es decir, no de tipo Lotka-Volterra), en los cuales el comportamiento asintótico puede ser arbitrariamente complejo. Los estudios de Smale demostraron que esto es especialmente patente en los casos con $n \geq 4$.

4.6. Un modelo de competición cíclica

Hemos visto más arriba que si en un modelo de cadena trófica de Lotka-Volterra existe un punto crítico interior, entonces este punto es globalmente estable. Vamos a ver que esto no se cumple para modelos lineales de interacción competitiva, es decir, cuando n especies no se depredan entre sí, pero compiten por uno o varios recursos comunes.

Cuando hay dos especies implicadas, recordamos que podía darse el caso biestable, en el cual una especie prevaecía (la dominante) sobre otra que se extinguía, aunque existiera un punto crítico interior.

Para tres o más especies puede darse un comportamiento radicalmente diferente, de carácter cíclico. Al principio parece como si la especie 1 fuera a ser la única superviviente,

pero su densidad desciende bruscamente y su papel lo asume la especie 2, que domina el ecosistema durante algún tiempo, hasta que su población colapsa y emerge la población 3, que aparentemente será el ganador final de la competición. Sin embargo la población 3 también cede su lugar a la 1, y así comienza un nuevo ciclo. Los periodos de tiempo durante los cuales una especie domina se van haciendo cada vez más grandes, pero de repente, y sin que se produzca influencia del exterior, la especie dominante pierde su lugar privilegiado y lo cede a una de sus competidoras.

Vamos a modelar este comportamiento cíclico para una interacción entre tres especies dada por la ecuación:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3) \\ \dot{x}_2 &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3) \\ \dot{x}_3 &= x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3) \end{aligned} \quad (4.6)$$

donde $0 < \beta < 1 < \alpha$ y $\alpha + \beta > 2$. Estas restricciones de los parámetros son muy artificiales en el sentido de que no encontramos un modelo real en la naturaleza que se ajuste a esta ecuación. Sin embargo, esta primera aproximación nos introduce en el tipo de cálculos, y nos muestra algunos resultados que se dan en modelos más realísticos. Ante todo, es inmediato comprobar que la ecuación (4.6) es cíclica ya que si realizamos una permutación (positiva) de índices entre x_1 , x_2 y x_3 , la ecuación no cambia. Este hecho simplifica enormemente los cálculos, y lo utilizaremos también más adelante.

Definición: Una matriz $n \times n$ se llama circulante si es de la forma:

$$\begin{pmatrix} c_1 & c_2 & c_3 & \cdots & c_n \\ c_n & c_1 & c_2 & \cdots & c_{n-1} \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ c_2 & c_3 & c_4 & \cdots & c_1 \end{pmatrix}$$

es decir, que la permutación cíclica de los elementos de una fila origina los elementos de la fila siguiente.

Teorema: Denotamos por $r = e^{\frac{2\pi i}{n}}$ la raíz n -ésima de la unidad. Los autovalores de la matriz cíclica tienen la forma:

$$\lambda_k = \sum_{j=1}^n c_j r^{(j-1)k} \quad k = 0, \dots, n-1$$

y los autovectores son:

$$y_k = \left(1, r^k, r^{2k}, \dots, r^{(n-1)k} \right)$$

Demostración: Basta comprobar que $Ay_k = \lambda_k y_k$. En efecto se tiene:

$$\begin{pmatrix} c_1 & c_2 & c_3 & \cdots & c_n \\ c_n & c_1 & c_2 & \cdots & c_{n-1} \\ c_{n-1} & c_n & c_1 & \cdots & c_{n-2} \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ c_2 & c_3 & c_4 & \cdots & c_1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1 \\ r^k \\ r^{2k} \\ \vdots \\ r^{(n-1)k} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_1 + c_2 r^k + c_3 r^{2k} + \cdots + c_n r^{(n-1)k} \\ c_n + c_1 r^k + c_2 r^{2k} + \cdots + c_{n-1} r^{(n-1)k} \\ c_{n-1} + c_n r^k + c_1 r^{2k} + \cdots + c_{n-2} r^{(n-1)k} \\ \vdots \\ c_2 + c_3 r^k + c_4 r^{2k} + \cdots + c_1 r^{(n-1)k} \end{pmatrix}$$

Según hemos visto, $c_1 + c_2 r^k + c_3 r^{2k} + \dots + c_n r^{(n-1)k} = \lambda_k$. Como además $r^{nk} = 1$, reordenando términos tenemos:

$$Ay_k = \begin{pmatrix} \lambda_k \\ r^k \lambda_k \\ r^{2k} \lambda_k \\ \vdots \\ r^{(n-2)k} \lambda_k \end{pmatrix} = \lambda_k \begin{pmatrix} 1 \\ r^k \\ r^{2k} \\ \vdots \\ r^{(n-1)k} \end{pmatrix}$$

como queríamos demostrar. \square

Volviendo al sistema (4.6), vemos que existe un único punto crítico interior m dado por:

$$m = \left(\frac{1}{1 + \alpha + \beta}, \frac{1}{1 + \alpha + \beta}, \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \right)$$

La matriz jacobiana de (4.6) es:

$$\begin{aligned} A &= \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} & \frac{\partial f_1}{\partial x_3} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} & \frac{\partial f_2}{\partial x_3} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_1} & \frac{\partial f_3}{\partial x_2} & \frac{\partial f_3}{\partial x_3} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 1 - 2x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3 & -\alpha x_1 & -\beta x_1 \\ -\beta x_2 & 1 - \beta x_1 - 2x_2 - \alpha x_3 & -\alpha x_2 \\ -\alpha x_3 & -\beta x_3 & 1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - 2x_3 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Particularizando en el punto m y simplificando:

$$A(m) = -\frac{1}{1 + \alpha + \beta} \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix}$$

La matriz jacobiana es circulante, así que sus autovalores son:

$$\begin{aligned} \lambda_0 &= -\frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left(1 + \alpha e^{\frac{0\pi i}{3}} + \beta e^{\frac{0\pi i}{3}} \right) = -\frac{1 + \alpha + \beta}{1 + \alpha + \beta} = -1 \\ \lambda_1 &= -\frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left(1 + \alpha e^{\frac{2\pi i}{3}} + \beta e^{\frac{4\pi i}{3}} \right) \\ &= \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left[-1 + \frac{\alpha + \beta}{2} + i \frac{\sqrt{3}}{2} (\alpha - \beta) \right] \\ \lambda_2 &= -\frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left(1 + \alpha e^{\frac{4\pi i}{3}} + \beta e^{\frac{8\pi i}{3}} \right) \\ &= \frac{1}{1 + \alpha + \beta} \left[-1 + \frac{\alpha + \beta}{2} - i \frac{\sqrt{3}}{2} (\alpha - \beta) \right] \end{aligned}$$

Como por hipótesis $\alpha + \beta > 2$, se tiene que las partes reales de λ_1 y λ_2 son mayores que cero, con lo cual el punto crítico m es un punto de silla. Cabe indicar también que el autovector correspondiente al autovalor $\lambda_0 = -1$ es $v_0 = (1, 1, 1)$.

Con respecto a los puntos críticos situados en la frontera de C_1 , determinamos que sobre los ejes coordenados están situados los siguientes: $P_0(0, 0, 0)$, $P_1(1, 0, 0)$, $P_2(0, 1, 0)$,

$P_3(0, 0, 1)$. Estudiamos la estabilidad de cada uno de ellos por medio de la matriz jacobiana:

$$A(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

con lo que el origen es un nodo inestable (fuente). Por otro lado:

$$A(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ 0 & 1 - \beta & 0 \\ 0 & 0 & 1 - \alpha \end{pmatrix}$$

que tiene 2 autovalores negativos ($\lambda_0 = -1$ y $\lambda_2 = 1 - \alpha$) y uno positivo ($\lambda_1 = 1 - \beta$, pues $\beta < 1$ por hipótesis), así que $(1, 0, 0)$ es un punto de silla de (4.6).

De forma totalmente análoga se prueba que $(0, 1, 0)$ y $(0, 0, 1)$ son también puntos de silla.

Además existen otros tres puntos críticos de (4.6), situados cada uno de ellos en uno de los planos coordenados, fuera de los ejes, pero se comprueba fácilmente que ninguno de ellos tiene sus tres coordenadas positivas (es decir, no pertenecen al primer octante), por lo que carecen de significado físico.

Si $x_3 = 0$ el sistema (4.6) se reduce a:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2) \\ \dot{x}_2 &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2) \end{aligned}$$

que es la ecuación para dos especies competidoras ya estudiada en el capítulo 2. Las ecuaciones de las isoclinas son:

- x_1 -isoclina: $x_2 = \frac{1}{\alpha} - \frac{1}{\alpha}x_1$
- x_2 -isoclina: $x_2 = 1 - \beta x_1$

El punto de corte de las isoclinas es:

$$\bar{x}_1 = \frac{\alpha - 1}{\alpha\beta - 1}; \quad \bar{x}_2 = \frac{\beta - 1}{\alpha\beta - 1}$$

que no puede estar en el primer cuadrante (como ya se ha mencionado más arriba) pues $\alpha - 1$ y $\beta - 1$ tienen signos opuestos. Así pues, estamos en el caso en que las isoclinas **no** se cortan en el primer cuadrante. Más específicamente, la x_2 -isoclina está por encima de la x_1 -isoclina (pues $\frac{1}{\alpha} < 1$), por lo que x_2 es la especie dominante, y x_1 la especie que se extingue. Es decir, que para toda trayectoria comenzando en la parte positiva del plano $x_3 = 0$, el sistema converge al punto crítico $P_2(0, 1, 0)$, en otras palabras, la variedad estable de P_2 es el conjunto:

$$\{(x_1, x_2, x_3) \in \mathbb{R}^3 : x_1 \geq 0, x_2 > 0, x_3 = 0\}$$

Por otro lado, la variedad inestable del punto $P_1(1, 0, 0)$ es una única trayectoria t_{12} que parte de P_1 y converge a P_2 , tal como ya se estudió en el caso de competencia entre dos especies. Otra forma de expresarlo es que el α -límite de t_{12} es P_1 , y su ω -límite es P_2 .

En los otros planos frontera la situación es totalmente análoga. Si $x_1 = 0$, la competencia entre x_2 y x_3 da lugar a la extinción de x_2 y la supervivencia de x_3 . Existe por tanto una trayectoria t_{23} que parte de P_2 y converge a $P_3(0, 0, 1)$.

Si $x_2 = 0$ la especie dominante es x_1 y x_3 se termina existiendo. La variedad inestable de P_3 es una trayectoria t_{31} que parte de P_3 y converge a P_1 .

Denotamos por F al conjunto formado por los tres puntos de silla, P_1, P_2 y P_3 y las tres trayectorias que los conectan, t_{12}, t_{23}, t_{31} . Obviamente F es un conjunto invariante de (4.6) que recibe el nombre de **ciclo heteroclínico**. Representamos gráficamente el conjunto F , y por separado una trayectoria que comienza en un punto arbitrario. Observamos como la trayectoria arbitraria (en verde) tiende asintóticamente hacia el conjunto F :

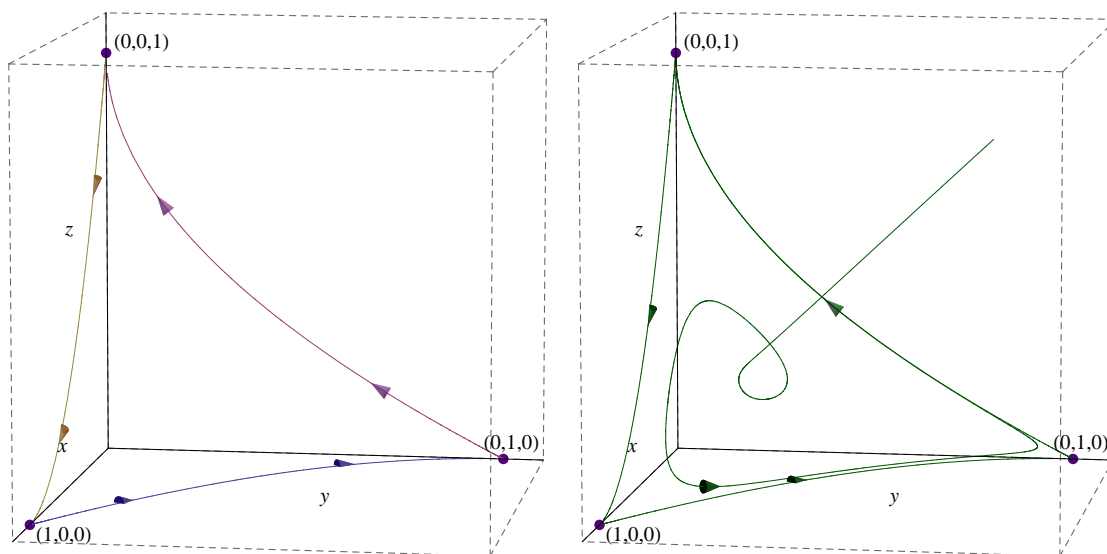


Figura 4.1: Conjunto límite y trayectoria

Representando las tres coordenadas con respecto al tiempo observamos como cada especie parece ser dominante durante un tiempo, pero termina siendo relevada de su papel dominante por la siguiente especie. Además, el tiempo que cada especie permanece como dominante se incrementa progresivamente:

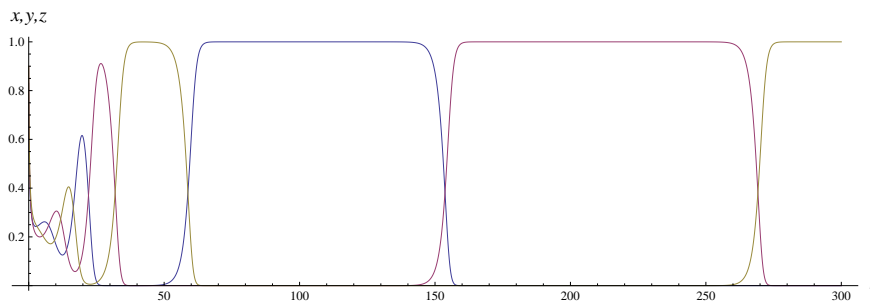


Figura 4.2: Trayectorias en función del tiempo

Sin embargo, las trayectorias que comienzan justo en la diagonal del primer octante, es decir, puntos con coordenadas (s, s, s) , no presentan un comportamiento cíclico sino que parecen converger al punto crítico m :

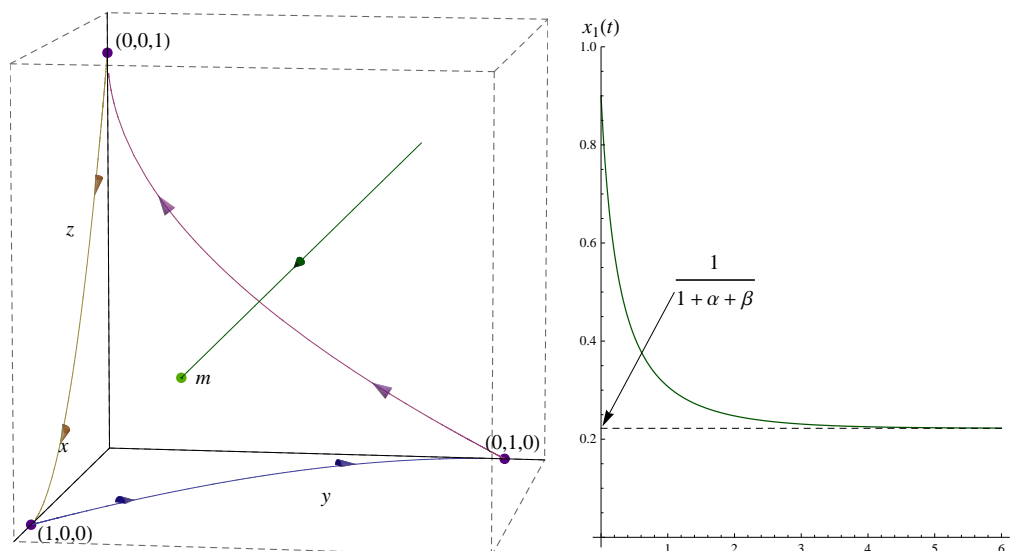


Figura 4.3: Trayectoria con condición inicial en la diagonal del primer octante

A continuación vamos a dar una demostración del hecho de que toda trayectoria que comienza en C_1 (salvo las que empiezan justo en la diagonal) tienen a F como ω -límite. Para ello introducimos las funciones:

$$\begin{aligned} S &= x_1 + x_2 + x_3 \\ P &= x_1 x_2 x_3 \end{aligned}$$

de forma que:

$$\begin{aligned} \dot{S} &= \dot{x}_1 + \dot{x}_2 + \dot{x}_3 \\ &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3) + x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3) + x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3) \\ &= x_1 + x_2 + x_3 - [x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + (\alpha + \beta)(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_3 x_1)] \\ &< x_1 + x_2 + x_3 - [x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + 2(x_1 x_2 + x_2 x_3 + x_3 x_1)] \quad (\text{pues } \alpha + \beta > 2) \\ &= S - S^2 = S(1 - S) \end{aligned}$$

y, análogamente:

$$\begin{aligned} \dot{P} &= \dot{x}_1 x_2 x_3 + x_1 \dot{x}_2 x_3 + x_1 x_2 \dot{x}_3 \\ &= x_1 x_2 x_3 [(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3) + (1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3) + (1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3)] \\ &= x_1 x_2 x_3 [3 - (x_1 + x_2 + x_3) - \alpha(x_1 + x_2 + x_3) - \beta(x_1 + x_2 + x_3)] \\ &= x_1 x_2 x_3 [3 - (x_1 + x_2 + x_3)(1 + \alpha + \beta)] \\ &= P [3 - (1 + \alpha + \beta)S] \end{aligned}$$

A partir de $\dot{S} < S(1 - S)$ deducimos inmediatamente que ninguna especie puede explotar en número, pues la suma de los individuos de las tres especies está acotada por una ley de tipo logístico.

Por otro lado consideramos la función:

$$V(x_1, x_2, x_3) = \frac{P}{S^3}$$

de forma que:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \frac{d}{dt} \left(\frac{P}{S^3} \right) = \frac{\dot{P}S - 3P\dot{S}}{S^4} = \frac{P[3 - (1 + \alpha + \beta)S]S - 3P\dot{S}}{S^4} \\ &= \frac{P}{S^4} [3S - (1 + \alpha + \beta)S^2 - 3\dot{S}] \\ &= \frac{P}{S^4} [3(x_1 + x_2 + x_3) - (1 + \alpha + \beta)(x_1 + x_2 + x_3)^2 - 3\dot{S}] \end{aligned}$$

sustituyendo $\dot{S} = x_1 + x_2 + x_3 - [x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 + (\alpha + \beta)(x_1x_2 + x_2x_3 + x_3x_1)]$ y simplificando:

$$\dot{V} = \frac{P}{S^4} \left(1 - \frac{\alpha + \beta}{2} \right) [(x_1 - x_2)^2 + (x_2 - x_3)^2 + (x_3 - x_1)^2] < 0$$

ya que $\alpha + \beta > 2$. Así pues $V(x_1, x_2, x_3)$ es una función de Lyapunov. Aplicamos el teorema de Lyapunov a las órbitas que **no** están en la diagonal del primer octante, es decir, a las órbitas donde no se cumple simultáneamente $x_1(t) = x_2(t) = x_3(t)$ para ningún valor de t . En este caso se tiene $(x_1 - x_2)^2 + (x_2 - x_3)^2 + (x_3 - x_1)^2 \neq 0$ y por tanto:

$$\dot{V} = 0 \Rightarrow \frac{P}{S^4} = 0 \Rightarrow P = 0$$

y para que $P = x_1x_2x_3$ se haga cero, es necesario que alguna de las poblaciones se haga cero, es decir, que toda trayectoria que no esté en la diagonal, converge hacia puntos que están en la frontera del primer octante. Y como ya hemos visto al principio de este apartado, el único candidato posible de ω -límite para trayectorias que están en la frontera es el conjunto F .

Es fácil ver que este comportamiento no puede darse, en términos estrictos, en un ecosistema real. Puesto que $\liminf x_i(t) = 0$, tarde o temprano una de las especies se extinguirá, y otra u otras tomarán el papel preponderante. Pero este modelo sugiere alguno de los mecanismos por los cuales se producen variaciones bruscas en poblaciones de un ecosistema, sin causa aparente (externa) que las motive, y que sí se observan en la naturaleza.

A continuación vamos a estudiar los promedios temporales del sistema (4.6). Ya vimos en el teorema probado en una sección anterior de este capítulo que si las órbitas no divergen, ni se acercan asintóticamente a los planos coordenados ($a < x_i(t) < A$ para unas constantes a y A dadas), entonces sus medias temporales convergen al único punto crítico interior. Sin embargo, en el sistema (4.6) las trayectorias fuera de la diagonal no divergen, pero convergen a un ω -límite que está en la frontera de C_1 . De hecho probaremos que en este caso las medias temporales ya no convergen.

Ya que las trayectorias de C_1 fuera de la diagonal pasan la mayor parte del tiempo en un entorno de los puntos críticos $(1, 0, 0)$, $(0, 1, 0)$ y $(0, 0, 1)$, las medias temporales:

$$z(T) = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt$$

convergerán al plano determinado por estos tres puntos, que tiene ecuación $z_1 + z_2 + z_3 = 1$. Ya hemos deducido en este capítulo la fórmula:

$$\frac{\log x_i(T) - \log x_i(0)}{T} = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} z_j(t)$$

siendo $z_j(T) = \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt$. Es claro que el miembro de la izquierda no puede tener puntos de aglomeración estrictamente positivos, pues $x_i(T)$ es acotada como función de T . Es decir, que cualquier punto z que pertenezca al límite de las medias temporales, $z(T)$, debe satisfacer:

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} z_j \leq 0 \quad (4.7)$$

Consideramos una sucesión $T_k \rightarrow \infty$ tal que $z(T_k) \rightarrow z$ y llamamos \bar{x} a cualquiera de los puntos que pertenecen al conjunto límite de $x(T_k)$. Entonces se presentan dos posibilidades:

Caso 1:

\bar{x} está sobre alguna de las tres órbitas t_{12} , t_{23} , t_{31} que conectan los puntos críticos. Entonces una y sólo una de las coordenadas de \bar{x} es cero, supongamos que $\bar{x}_1 = 0$, con lo cual $\bar{x}_2 > 0$ y $\bar{x}_3 > 0$. Separando la ecuación (4.7) en tres componentes y particularizando en z tenemos:

Cuando $x_1 \rightarrow \bar{x}_1 = 0$ se tiene que $\log x_1 \rightarrow -\infty$, así que la cantidad

$$\frac{\log x_1(T_k) - \log x_1(0)}{T_k}$$

tendrá un límite cuando $T_k \rightarrow \infty$ que en general será menor o igual que cero. Entonces la primera ecuación queda $1 - z_1 - \alpha z_2 - \beta z_3 \leq 0$. Por otro lado, como $\bar{x}_2 > 0$ y $\bar{x}_3 > 0$, se tiene que $\log x_2 > -\infty$ y $\log x_3 > -\infty$, por lo que la cantidad

$$\frac{\log x_i(T_k) - \log x_i(0)}{T_k}$$

tiende a cero cuando $T_k \rightarrow \infty$ y para $i = 2, 3$. Así que las dos últimas ecuaciones toman la forma $1 - \beta z_1 - z_2 - \alpha z_3 = 0$ y $1 - \alpha z_1 - \beta z_2 - z_3 = 0$. En resumen, obtenemos el siguiente sistema de (des)igualdades:

$$\begin{aligned} 1 - z_1 - \alpha z_2 - \beta z_3 &\leq 0 \\ 1 - \beta z_1 - z_2 - \alpha z_3 &= 0 \\ 1 - \alpha z_1 - \beta z_2 - z_3 &= 0 \end{aligned}$$

Resolviendo el subsistema de las dos últimas ecuaciones, obtenemos:

$$\begin{aligned} z_1 &= z_1 \\ z_2 &= \frac{z_1(\beta - \alpha^2) + \alpha - 1}{\alpha\beta - 1} \\ z_3 &= \frac{z_1(\alpha - \beta^2) + \beta - 1}{\alpha\beta - 1} \end{aligned}$$

que son las ecuaciones paramétricas de una recta en \mathbb{R}^3 . Nótese que en principio, **no todos** los puntos de esta recta satisfacen la desigualdad de la 1ª ecuación. Si $z_1 = \frac{1}{1+\alpha+\beta}$ se comprueba fácilmente que $z_2 = \frac{1}{1+\alpha+\beta}$ y $z_3 = \frac{1}{1+\alpha+\beta}$, es decir, que el punto crítico interior m pertenece a esta recta. Análogamente, si $z_1 = 0$ se tiene:

$$\begin{aligned} z_2 &= \frac{\alpha - 1}{\alpha\beta - 1} \\ z_3 &= \frac{\beta - 1}{\alpha\beta - 1} \end{aligned}$$

que son las coordenadas del punto de intersección entre la x_2 -isoclina y la x_3 -isoclina (que denotamos por P_{23}), que es un punto crítico de (4.6), aunque z_2 y z_3 tienen signos cambiados, y por tanto este punto no está en el ω -límite de las trayectorias del primer octante.

Esto significa que el punto límite de los promedios temporales, z , pertenece a la recta que une el punto crítico m con el punto crítico P_{23} , en el caso en que $\bar{x}_1 = 0$. Como además el promedio temporal debe cumplir $z_1 + z_2 + z_3 = 1$, que es la ecuación de un plano, hallamos las coordenadas de z calculando la intersección entre recta y plano:

$$\begin{aligned} z_1 &= z_1 \\ z_2 &= \frac{z_1(\beta - \alpha^2) + \alpha - 1}{\alpha\beta - 1} \\ z_3 &= \frac{z_1(\alpha - \beta^2) + \beta - 1}{\alpha\beta - 1} \\ z_1 + z_2 + z_3 &= 1 \end{aligned}$$

que tiene por solución al punto, que denotamos por A_2 :

$$A_2 \left(\frac{\alpha + \beta - \alpha\beta - 1}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2}, \frac{(\alpha - 1)^2}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2}, \frac{(\beta - 1)^2}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2} \right)$$

Comprobamos que el punto A_2 satisface efectivamente la desigualdad de la 1ª ecuación:

$$1 - z_1 - \alpha z_2 - \beta z_3 = 2 - \alpha - \beta < 0$$

En los casos en que $\bar{x}_2 = 0$ y $\bar{x}_3 = 0$ se definen los puntos A_3 y A_1 de forma totalmente análoga. El resultado que se obtiene es:

$$\begin{aligned} A_3 &\left(\frac{(\beta - 1)^2}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2}, \frac{\alpha + \beta - \alpha\beta - 1}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2}, \frac{(\alpha - 1)^2}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2} \right) \\ A_1 &\left(\frac{(\alpha - 1)^2}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2}, \frac{(\beta - 1)^2}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2}, \frac{\alpha + \beta - \alpha\beta - 1}{1 - \alpha\beta - \alpha + \alpha^2 - \beta + \beta^2} \right) \end{aligned}$$

Caso 2:

\bar{x} es uno de los tres puntos críticos de la frontera. Supongamos que $\bar{x} = (1, 0, 0)$. Por un razonamiento similar al del caso anterior obtenemos el siguiente sistema de (des)igualdades:

$$\begin{aligned} 1 - z_1 - \alpha z_2 - \beta z_3 &= 0 \\ 1 - \beta z_1 - z_2 - \alpha z_3 &\leq 0 \\ 1 - \alpha z_1 - \beta z_2 - z_3 &\leq 0 \end{aligned}$$

Resolviendo el sistema formado por:

$$\begin{aligned} 1 - z_1 - \alpha z_2 - \beta z_3 &= 0 \\ z_1 + z_2 + z_3 &= 1 \end{aligned}$$

Obtenemos una recta de ecuaciones paramétricas:

$$\begin{aligned} z_1 &= z_1 \\ z_2 &= \frac{(z_1 - 1)(\beta - 1)}{\alpha - \beta} \\ z_3 &= \frac{(z_1 - 1)(1 - \alpha)}{\alpha - \beta} \end{aligned}$$

Es inmediato comprobar que los puntos A_3 y A_1 están sobre esta recta, por lo que todo punto límite z debe caer en el segmento que une A_3 y A_1 . Como además el conjunto de puntos límites debe ser conexo, tenemos que todo punto en dicho segmento es un punto límite.

Repetimos este mismo razonamiento para $\bar{x} = (0, 1, 0)$ y $\bar{x} = (0, 0, 1)$ y concluimos que el conjunto de todos los puntos límite de los promedios temporales, $z(T)$, es la frontera del triángulo $A_1A_2A_3$, que lógicamente incluye a los tres vértices del triángulo como puntos límite, tal como se acaba de ver en el caso 1. El triángulo $A_1A_2A_3$ no es más que la intersección del plano $z_1 + z_2 + z_3 = 1$ con la región:

$$\begin{aligned} 1 - z_1 - \alpha z_2 - \beta z_3 &\leq 0 \\ 1 - \beta z_1 - z_2 - \alpha z_3 &\leq 0 \\ 1 - \alpha z_1 - \beta z_2 - z_3 &\leq 0 \end{aligned}$$

y cuya representación gráfica damos a continuación:

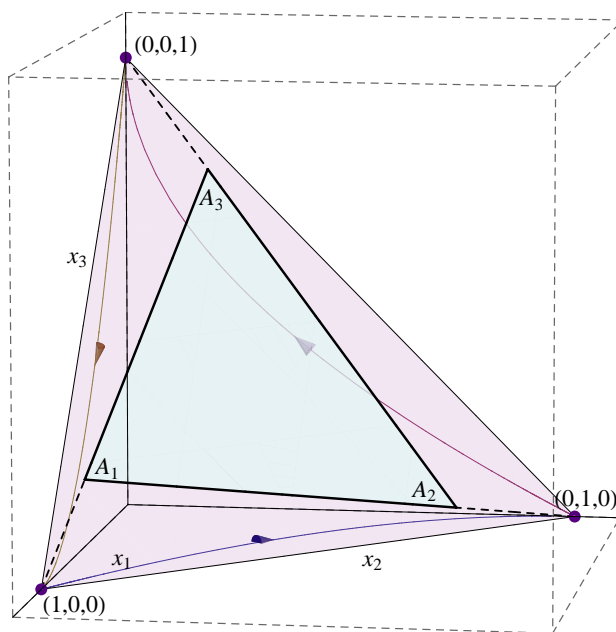


Figura 4.4: Conjunto de promedios temporales

Queda por tanto demostrado que los promedios temporales no convergen a un solo punto como sí ocurría en el caso en que las trayectorias no convergen a la frontera de C_1 .

4.7. Sistemas de Lotka-Volterra cooperativos

A continuación vamos a estudiar qué ocurre cuando cada especie del sistema se beneficia de la presencia de las otras especies. Partimos del sistema de Lotka-Volterra general:

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right); \quad i = 1, \dots, n \quad (4.8)$$

y nos ceñimos al caso en que $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$, es decir, los elementos fuera de la diagonal son no negativos. En este caso se tiene:

$$\frac{\partial(\dot{x}_i)}{\partial x_j} = a_{ij} x_i \geq 0, \quad i \neq j$$

es decir, que la presencia de la especie x_j resulta beneficiosa para la especie x_i para todo $j \neq i$. Este tipo de sistemas se llaman cooperativos, pues son una generalización de los sistemas cooperativos para dos especies estudiados en el capítulo 2.

La matriz jacobiana:

$$J = \left(\frac{\partial(\dot{x}_i)}{\partial x_j} \right), \quad \text{con } \frac{\partial(\dot{x}_i)}{\partial x_j} = a_{ij} x_i$$

es tal que todos los elementos fuera de su diagonal son no negativos. Toda matriz real $n \times n$ con esta propiedad recibe el nombre de matriz cooperativa.

En el caso de dos especies estudiado en un capítulo anterior recordamos que existían dos situaciones distintas. Si no había punto crítico interior, todas las órbitas en C_1 divergían hacia infinito, y si existía punto crítico interior, todas las órbitas en C_1 convergían a dicho punto crítico. Vamos a obtener una generalización de estos resultados para el caso de n especies. Comenzamos dando un resultado previo en el que no se exige que la matriz A tenga ninguna forma especial.

Lema: Si la matriz A tiene un autovector por la izquierda $v \neq 0$ tal que $v_i \geq 0$ para todo i , con autovalor $\lambda > 0$, entonces existen trayectorias de (4.8) en C_1 que no están acotadas cuando $t \rightarrow \infty$.

Demostración: El autovector por la izquierda v cumple

$$vA = \lambda v$$

y además normalizamos sus componentes de forma que $\sum_i v_i = 1$. Consideramos la función

$$P(x) = \prod_{i=1}^n x_i^{v_i}, \quad \text{de forma que:} \quad \log P(x) = \sum_{i=1}^n v_i \log x_i$$

Entonces:

$$\frac{\dot{P}}{P} = \frac{d}{dt} \log P(x) = \sum_{i=1}^n v_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} = \sum_{i=1}^n v_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) = v \cdot (r + Ax) = v \cdot (r + \lambda x)$$

por lo que:

$$\frac{\dot{P}}{P} = v \cdot r + \lambda v \cdot x$$

Aplicamos la desigualdad generalizada para la media aritmética-geométrica, cuya demostración puede encontrarse en la referencia [Steele], pág. 20 y siguientes. Obtenemos:

$$\frac{\dot{P}}{P} \geq v \cdot r + \lambda \prod_i x_i^{v_i} = v \cdot r + \lambda P \Rightarrow \dot{P} \geq P(v \cdot r + \lambda P)$$

así que todas aquellas soluciones $x(t)$ con $x(0) = x_0$ tal que $\lambda P(x_0) > -v \cdot r$ divergen hacia infinito. La existencia de estas soluciones queda garantizada por el hecho de que podemos escoger las componentes de x_0 arbitrariamente grandes, de forma que $P(x_0) = \prod_i x_{0i}^{v_i}$ también se puede hacer arbitrariamente grande. \square

En particular, si $r_i > 0$ para todo i , y el vector v existen, entonces es inmediato que **toda** órbita de C_1 diverge a infinito.

Todavía necesitamos un criterio que nos permita establecer si el vector v existe. En ese sentido, el teorema de Perron-Frobenius, que enunciamos sin demostración, es un resultado fundamental. Recordamos algunas definiciones relativas a la matriz A antes de enunciar el teorema.

Definición: La matriz A es **irreducible** si no es semejante, vía permutaciones de filas y columnas, a una matriz triangular superior por bloques.

Definición: La matriz A es **negativa y diagonalmente dominante** si existe un vector d con $d_i > 0$ para todo i tal que $a_{ii}d_i + \sum_{j \neq i} |a_{ij}|d_j < 0$ para todo i . Si A es una matriz cooperativa, esta condición se transforma en que Ad tiene todas sus componentes menores que cero.

Definición: Una matriz es **estable** si todos sus autovalores tienen parte real menor que cero.

Teorema (Perron-Frobenius): Sea A una matriz real $n \times n$ con elementos no negativos. Entonces:

- Existe un único autovalor no negativo λ que es dominante, es decir, que $\lambda \geq |\mu|$ para cualesquiera otros autovalores μ de A (que pueden ser positivos, negativos o incluso complejos)
- A tiene autovectores no nulos por la izquierda y la derecha, u y v respectivamente, asociados a λ y tales que $u_i \geq 0$ y $v_i \geq 0$, es decir:

$$uA = \lambda u; \quad Av = \lambda v$$

En el caso en que la matriz A sea irreducible, se cumple el mismo teorema con $\lambda > |\mu|$ y $u_i > 0$, $v_i > 0$ para todo i .

Lema: Sea A una matriz cooperativa, es decir que $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$. Entonces A es estable si y sólo si es negativa y diagonalmente dominante.

Demostración: \Leftarrow) Supongamos que A es negativa y diagonalmente dominante. Entonces existe un vector d con todas sus componentes mayores que cero tal que Ad tiene todas sus componentes menores que cero. Para ello es condición necesaria que $a_{ii} < 0$ para todo i , pues $a_{ij} \geq 0$ y $d_i > 0$. Sea λ un autovalor de A con autovector por la derecha x . Sea $y_i = \frac{x_i}{d_i}$ para todo i y $|y_m| = \max_i |y_i| > 0$. Entonces $\lambda d_i y_i = \sum_j a_{ij} d_j y_j$ y en particular:

$$\lambda d_m = d_m a_{mm} + \sum_{j \neq m} d_j a_{mj} \frac{y_j}{y_m}$$

Por tanto

$$|\lambda d_m - d_m a_{mm}| \leq \sum_{j \neq m} d_j a_{mj} \left| \frac{y_j}{y_m} \right| \leq \sum_{j \neq m} d_j a_{mj} < -d_m a_{mm}$$

lo cual se cumple por hipótesis. De esta forma $|\lambda - a_{mm}| < -a_{mm}$ y λ debe estar situado en un disco abierto con centro en el número negativo a_{mm} , y cuya frontera pasa por el origen del plano complejo. Esto demuestra que todos los autovalores λ tienen parte real estrictamente negativa.

\Rightarrow) Recíprocamente, supongamos que A es estable, es decir que todos sus autovalores cumplen $\operatorname{Re} \lambda < 0$, y además todos los elementos fuera de la diagonal son no negativos. Para un $c > 0$ suficientemente grande se tiene que la matriz $B = A + cI$ es no negativa. Aplicamos el teorema de Perron-Frobenius y hallamos un $\lambda \geq 0$ y un autovector $v \neq 0$ con $v_i \geq 0$ tales que $Bv = \lambda v = \rho(B)v$, siendo $\rho(B)$ el radio espectral de B , es decir, el máximo de los módulos de los autovalores. Entonces se tiene:

$$Av = [\rho(B) - c]v$$

y, puesto que A es estable, ha de ser $\rho(B) < c$. Esto significa que la serie

$$A^{-1} = -\frac{1}{c} \left(I + \frac{1}{c}B + \frac{1}{c^2}B^2 + \dots \right)$$

es convergente, y por tanto todos los elementos de A^{-1} son no positivos. Ponemos $d = -A^{-1}(1, \dots, 1)^T$. Entonces $d_i > 0$, ya que A^{-1} no puede tener ninguna fila de ceros, por ser A no singular. Entonces se tiene:

$$Ad = -(1, \dots, 1)^T$$

que tiene todas sus componentes negativas, lo cual concluye la demostración. \square

Corolario: Si A es una matriz cooperativa y r es tal que $r_i > 0$, entonces $Ax + r = 0$ tiene una única solución interior $x \in C_1$ si y sólo si A es estable.

Finalmente obtenemos una condición suficiente para la estabilidad global de p :

Teorema: Supongamos que el sistema (4.8) cumple $r_i > 0$ para todo i y que tiene un único punto crítico interior p . Supongamos que la matriz A tiene elementos no negativos fuera de la diagonal. Entonces p es globalmente asintóticamente estable en C_1 y además las trayectorias en la frontera están uniformemente acotadas cuando $t \rightarrow \infty$.

Demostración: Por el corolario anterior, A es estable, y por el lema anterior, A es negativa y diagonalmente dominante. Por tanto existe un vector d con $d_i > 0$ tal que $a_{ii}d_i + \sum_j |a_{ij}|d_j < 0$. Definimos la función:

$$V(x) = \max_k \frac{|x_k - p_k|}{d_k}$$

con lo cual $V(x) \geq 0$ y $V(x) = 0$ si y sólo si $x = p$. Consideramos un intervalo de tiempo durante el cual $\max_k \frac{|x_k - p_k|}{d_k} = \frac{|x_i - p_i|}{d_i}$. Entonces:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \frac{1}{d_i} \dot{x}_i \operatorname{sgn}(x_i - p_i) = \frac{x_i}{d_i} \left[a_{ii}(x_i - p_i) + \sum_{j \neq i} a_{ij}(x_j - p_j) \right] \operatorname{sgn}(x_i - p_i) \\ &\leq \frac{x_i}{d_i} \left[a_{ii}|x_i - p_i| + \sum_{j \neq i} |a_{ij}| |x_j - p_j| \right] \leq \frac{x_i}{d_i} V(x) \left[a_{ii}d_i + \sum_{j \neq i} |a_{ij}|d_j \right] \leq 0 \end{aligned}$$

para todo $x \in C_1$, cumpliéndose la igualdad si y sólo si $x = p$. Aplicamos el principio de invariancia de LaSalle (caso b) y concluimos que p es globalmente asintóticamente estable, es decir, que toda trayectoria en C_1 cumple $x(t) \rightarrow p$ cuando $t \rightarrow \infty$. Por la misma razón, todas las trayectorias en la frontera de C_1 están uniformemente acotadas. \square

4.8. Conclusión del capítulo

Aunque no pertenecen al objeto de estudio del presente trabajo, no podemos dejar de mencionar los resultados obtenidos por E. Lorenz en los años 1960 relativos al comportamiento caótico del siguiente sistema autónomo en dimensión 3:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \sigma(-x + y) \\ \dot{y} &= rx - y - xz \\ \dot{z} &= -bz + xy \end{aligned}$$

donde los parámetros σ , r y b son reales y positivos. A simple vista estas ecuaciones, derivadas a partir del estudio de la dinámica atmosférica, no parecen más complicadas que las estudiadas en el capítulo 2, pues sólo incluyen no-linealidades cuadráticas. Sin embargo Lorenz mostró que el comportamiento a largo plazo de las soluciones, aunque oscilatorio, es errático y por tanto impredecible, aunque existe cierta regularidad en la frecuencia y amplitud de las soluciones. Además, Lorenz encontró que dicho comportamiento era extremadamente sensible a perturbaciones en las condiciones iniciales, lo cual le llevó a formular la hipótesis de que resulta imposible realizar predicciones climáticas a largo plazo, por el carácter intrínsecamente caótico de la dinámica atmosférica.

En la actualidad, el estudio de los sistemas de Lotka-Volterra en más de 2 dimensiones es un área muy activa de investigación. Algunos ejemplos son:

- Estudios sobre el comportamiento global de sistemas n dimensionales, en particular el estudio de funciones que son decrecientes a lo largo de las trayectorias. (Gouzé, Global behaviour of n -dimensional Lotka-Volterra systems)

- Estudio global de convergencia para los casos en que la matriz de interacción es casi-simétrica o casi-cooperativa. Aplicación de estos resultados a la estabilización del sistema por medio del control de las tasas de crecimiento individuales o globales. (Gouzé, Dynamical behaviour of Lotka-Volterra systems)
- Estudio de la dinámica de sistemas de Lotka-Volterra n -dimensionales con un hiperplano invariante. En concreto se distinguen los casos en los que n es par e impar. En el primer caso, la dinámica es generada por un sistema hamiltoniano, en el segundo, el sistema es hamiltoniano si existe un continuo de puntos críticos interiores (Plank, On the Dynamics of Lotka-Volterra Equations having an Invariant Hyperplane).
- Estudio de las propiedades globales de los sistemas depredador-presa en dimensión 3. En concreto se estudian las situaciones de un depredador y dos presas, y la de una presa y dos depredadores. Salvo en casos muy específicos, se demuestra que el comportamiento asintótico del sistema es el de un sistema depredador-presa en 2 dimensiones, lo cual significa que una de las tres especies inicialmente existentes termina por extinguirse (Korobeinikov et al., Global properties of the three-dimensional predator-prey Lotka-Volterra systems).
- Estudio general de las cadenas tróficas de dimensión n , incluyendo el resultado de que en dimensión 5, el punto crítico asintóticamente estable presenta estabilidad global. (Lu Zhengyi, On the LaSalle's invariant set for five-dimensional Lotka-Volterra prey-predator chain systems)
- Desarrollo de métodos numéricos de integración de sistemas de Lotka-Volterra en dimensión 3, que preservan las propiedades de las soluciones exactas o analíticas, es decir, se trata de algoritmos de integración que son robustos desde el punto de vista de la estabilidad numérica. (Bhowmik, Nonstandard Numerical Integrations of A Lotka-Volterra System).

En este capítulo nos hemos limitado a dar una breve visión de cómo el comportamiento del sistema en dimensión n puede ser genuinamente distinto, además de mucho más rico y complejo, que el caso de dimensión 2, en el que se dispone de potentes teoremas que imponen fuertes restricciones sobre las soluciones del mismo en términos de estabilidad, puntos críticos y comportamiento asintótico.

Capítulo 5

Un sistema de Lotka-Volterra no autónomo

Para finalizar esta exposición, abordaremos en el último capítulo el estudio de un sistema de Lotka-Volterra no autónomo, es decir, tal que las funciones de respuesta dependen explícitamente del tiempo. Seguiremos la exposición desarrollada en la referencia [Costa] y, como contribución original de este trabajo, se realizará un análisis numérico de una modificación del sistema original que incluye términos de auto-inhibición (competencia intra-especie), con el objeto de evitar la explosión de población tanto para los depredadores como para las presas.

5.1. Planteamiento del sistema

El sistema de Lotka-Volterra expuesto en la referencia [Costa] surge del estudio de la teoría de coagulación, y toma la forma:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= g(t)u(v-2) \\ \dot{v} &= v(2-u) \end{aligned} \tag{5.1}$$

para $t > 0$ y la condición inicial $u(0) = v(0) = \alpha$. En este sistema $u(t)$ representa la población o densidad de población del depredador (pues su crecimiento se ve favorecido por la presencia de la presa) y $v(t)$ es la población o densidad de la presa, cuya tasa de crecimiento se ve reducida por la existencia de depredadores. $g(t)$ es una función que impone dependencia explícita del tiempo a $u(t)$, y cuyas propiedades se detallarán más adelante.

Por ahora baste decir que $g(t)$ será una función real y no negativa, cuyo valor tiende a cero cuando $t \rightarrow \infty$. Este tipo de funciones ha sido menos estudiada en la literatura (la referencia de [Costa] es pionera en ese sentido) en comparación con la atención recibida por funciones con cota inferior mayor que cero, o incluso periódicas.

Como ejemplo para ilustrar las soluciones de este sistema, consideramos el caso:

$$g(t) = \frac{1}{2e^t - 1}$$

que da lugar a un conjunto de soluciones donde ya no se cumple la propiedad de traslación, es decir, $x_1(t_1) = x_2(t_1 + \tau)$ ya no garantiza $x_1(t) = x_2(t + \tau)$ para todo t . Representamos

la proyección en el plano de fase de algunas de estas soluciones, obtenidas por medio de integración numérica. La condición inicial es $u(0) = v(0) = \alpha$:

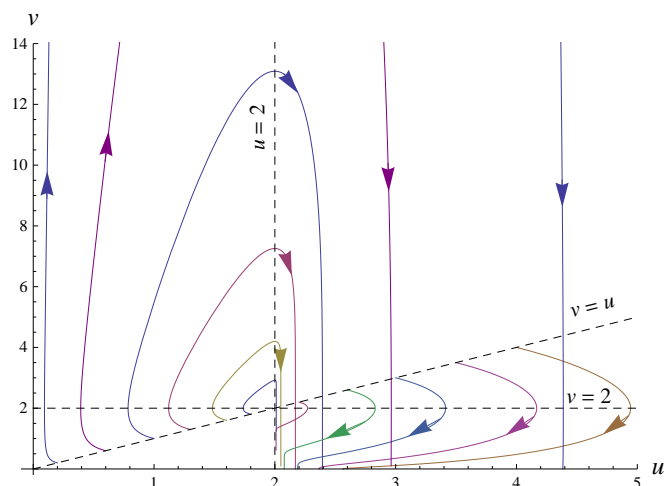


Figura 5.1: Soluciones del sistema no autónomo

Estas soluciones presentan dos comportamientos bien diferenciados:

- En el caso subcrítico, que corresponde a condiciones iniciales con $\alpha < 2$, la componente u empieza decreciendo hasta alcanzar un mínimo en la recta $v = 2$, luego aumenta progresivamente hasta alcanzar un máximo (difícil de distinguir, pues la curva es muy suave) de nuevo en la recta $v = 2$, y después tiende a un valor $u_\infty > 2$. Por lo que se refiere a la componente v , empieza creciendo hasta alcanzar un máximo (que puede llegar a ser muy pronunciado) en la recta $u = 2$, después del cual descende monótonamente a cero, si bien no se alcanza el cero en un tiempo finito.
- En el caso supercrítico, en el que se tiene $\alpha > 2$, la componente u de la solución empieza creciendo hasta alcanzar un máximo en $u = 2$, posteriormente decrece de forma monótona hasta un valor $u_\infty > 2$. Con respecto a la componente v , su comportamiento es de descenso monótono hasta el cero, que no se alcanza en tiempo finito.
- Por otro lado resulta obvio que $(2, 2)$ es un punto crítico de (5.1), lo cual se comprueba sin más que sustituir los correspondientes valores en el sistema.

Volviendo al sistema (5.1), vamos a establecer las condiciones que debe cumplir la función $g(t)$. Reescribiendo las ecuaciones como:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= g_\beta(t)u(v-2) \\ \dot{v} &= v(2-u) \end{aligned} \quad (5.2)$$

con $\beta > 0$, la clase de funciones g_β debe cumplir las condiciones:

- g_β definida en $[0, +\infty)$ y toma valores en $(0, 1]$, es decir, $g_\beta : [0, +\infty) \rightarrow (0, 1]$

- g_β es continua
- $g_\beta(0) = 1$ y $g_\beta(t) < 1$ para $t > 0$
- $g_\beta(t)e^{\beta t}$ está acotada superior e inferiormente cuando $t \rightarrow +\infty$, es decir

$$g_\beta(t)e^{\beta t} \in [K_0, K_1]$$

con $K_1 \geq K_0 > 0$ independientes de t .

Es claro que la función $g(t)$ considerada en (5.1) cumple las condiciones exigidas para g_β sin más que tomar $\beta = 1$.

En el trabajo de [Costa] se demuestran los siguientes resultados analíticos relativos al sistema (5.2):

Proposición 1: El interior del primer cuadrante, C_1 , su frontera y el punto $(2, 2)$ son conjuntos positivamente invariantes del sistema (5.2).

Demostración: El resultado se debe a la invariancia de los ejes $\{u = 0\}$ y $\{v = 0\}$ y a la unicidad de las soluciones. Se pueden consultar los detalles en [Costa], pág. 5. \square

Introducimos la siguiente partición en el primer cuadrante:

$$\begin{aligned}\Omega_1 &= \{(u, v) : u > 2, 0 < v < 2\} \\ \Omega_2 &= \{(u, v) : 0 < u < 2, 0 < v < 2\} \\ \Omega_3 &= \{(u, v) : 0 < u < 2, v > 2\} \\ \Omega_4 &= \{(u, v) : u > 2, v > 2\}\end{aligned}$$

de forma gráfica tenemos:

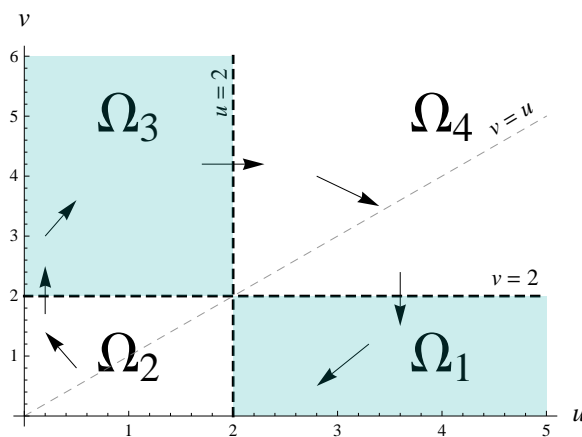


Figura 5.2: Partición del primer cuadrante

Del hecho de que g_β está acotada superiormente por 1, se deduce inmediatamente que los signos de \dot{u} y \dot{v} son constantes en cada Ω_j , lo cual se ha representado con las correspondientes flechas en el diagrama de arriba.

Las siguientes dos proposiciones nos proporcionan información sobre la existencia de posibles puntos límite para las soluciones de (5.2):

Proposición 2: Sea (u, v) una solución de (5.2) con condición inicial en C_1 . Si la solución está acotada y permanece confinada en un solo Ω_j después de un tiempo suficientemente grande, entonces debe converger a un punto (u_∞, v_∞) perteneciente al conjunto

$$\Lambda = \{u = 2, v \geq 0\} \cup \{u \geq 2, v = 0\}$$

En caso de que la solución efectivamente permanezca confinada en un Ω_j , este no puede ser Ω_2 , (las trayectorias en esta región penetran en Ω_3) ni Ω_4 (las trayectorias en esta región penetran en Ω_1).

Demostración: Se basa en desigualdades diferenciales y en la monotonía de $u(t)$ y $v(t)$ en cada uno de los Ω_j . Se pueden consultar los detalles en [Costa], pág. 6. \square

Proposición 3: Sea (u, v) una solución de (5.2) que permanece en Ω_3 para t suficientemente grande. Entonces, o bien (u, v) está acotada y converge a un punto en $\{u = 2, v > 2\}$ o bien $(u, v) \rightarrow (u_\infty, \infty)$ cuando $t \rightarrow \infty$ para algún $u_\infty \in [2 - \beta, 2]$.

Demostración: La demostración se basa también en desigualdades diferenciales. Se pueden consultar los detalles en [Costa], pág. 7. \square

En los siguientes gráficos mostramos órbitas obtenidas con distintos conjuntos de condiciones iniciales, que ilustran los comportamientos descritos en las proposiciones 2 y 3:

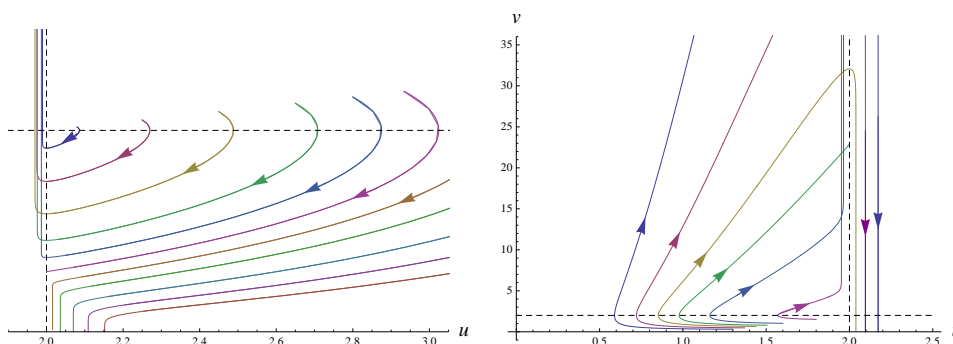


Figura 5.3: Ilustración de las proposiciones 2 y 3. Las soluciones acotadas convergen a un punto del conjunto Λ . Las soluciones que permanecen en Ω_3 o bien convergen a un punto del eje $u = 2$ o bien divergen en la componente v .

Todavía nos queda un caso por tratar respecto al comportamiento a largo plazo de las soluciones de (5.2), que es aquel en que las trayectorias no permanecen en un Ω_j para t suficientemente grande, ni convergen a un punto del conjunto Λ . En efecto, podría ocurrir que las trayectorias visitaran todos los Ω_j infinitas veces, en el orden establecido por el campo de pendientes en el gráfico de Ω_j anterior. Es lo que ocurre p.ej. en el caso autónomo en el que $g_\beta = 1$ y el sistema (5.2) se transforma en un sistema de Lotka-Volterra convencional, tal como hemos estudiado en el capítulo 2.

De hecho es posible mostrar un sistema para el cual existe una trayectoria que rodea al punto crítico $(u, v) = (2, 2)$ un gran número de veces. Para ello basta tomar una función

$g_\beta(t)$ que se aproxime mucho a la unidad, al menos para valores de t pequeños, de forma que el comportamiento del sistema se aproxime al del sistema autónomo (soluciones periódicas). En concreto tomamos la siguiente función:

$$g_{0,05}(t) = \frac{1}{2e^{0,05t} - 1}$$

Observamos que en cada ciclo la trayectoria aumenta su excentricidad como si se “comprimiera” a lo largo de la recta $u = 2$, y termina por converger a un punto del eje u , tal como se muestra en el siguiente gráfico. Se han representado las condiciones iniciales con un punto negro, y los valores finales con puntos del mismo color de cada trayectoria.

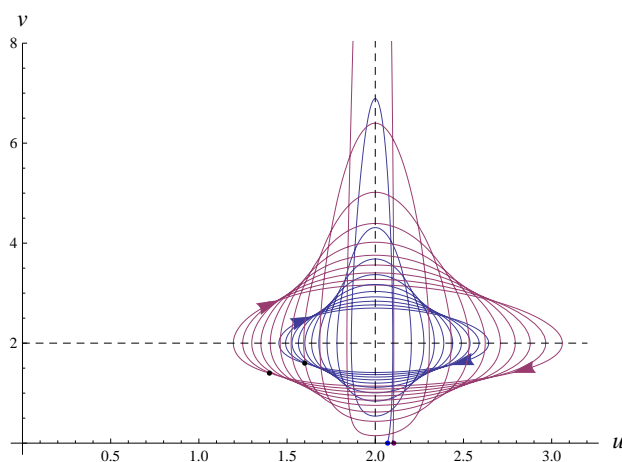


Figura 5.4: Soluciones con un gran número de ciclos

Podemos representar también las soluciones frente al tiempo. Para la primera trayectoria del dibujo anterior representamos sus componentes $u(t)$ y $v(t)$ por separado. Vemos de forma algo más explícita que las oscilaciones de $u(t)$ se van amortiguando hasta que se estabiliza en un valor u_∞ ligeramente superior a 2, mientras que $v(t)$ describe oscilaciones cada vez más pronunciadas hasta que a partir de un determinado instante tiende a cero.

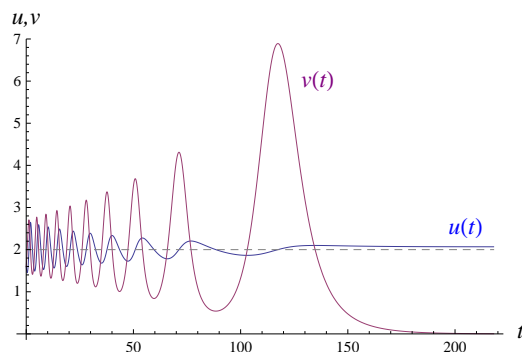


Figura 5.5: Representación de las componentes frente al tiempo

Existe también la posibilidad de que la trayectoria no quede confinada en Ω_1 y se estabilice en un punto límite, sino que puede ocurrir que la trayectoria quede confinada en Ω_3 y además presente un comportamiento explosivo en una de sus soluciones. Para ello no tenemos más que cambiar la condición inicial en el gráfico anterior. Representamos en primer lugar un detalle de la trayectoria cerca del punto crítico $(2, 2)$ donde vemos que la componente $v(t)$ parece explotar cuando $t \rightarrow \infty$.

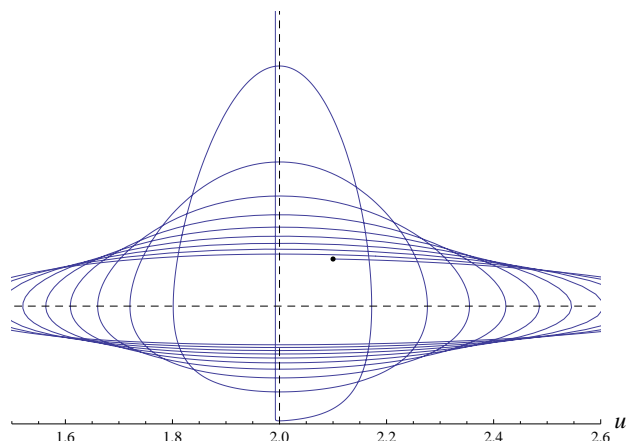


Figura 5.6: Trayectoria con un gran número de ciclos que termina explotando (detalle)

Para obtener una mayor evidencia respecto a la explosión de $v(t)$, representamos la solución $u(t)$, $v(t)$ para 2 intervalos de tiempo distintos. En el primero parece que $v(t)$ se estabiliza en un valor v_∞ próximo a cero, pero en el segundo intervalo, más amplio, se observa claramente como $v(t)$ parece tender a infinito cuando $t \rightarrow \infty$.

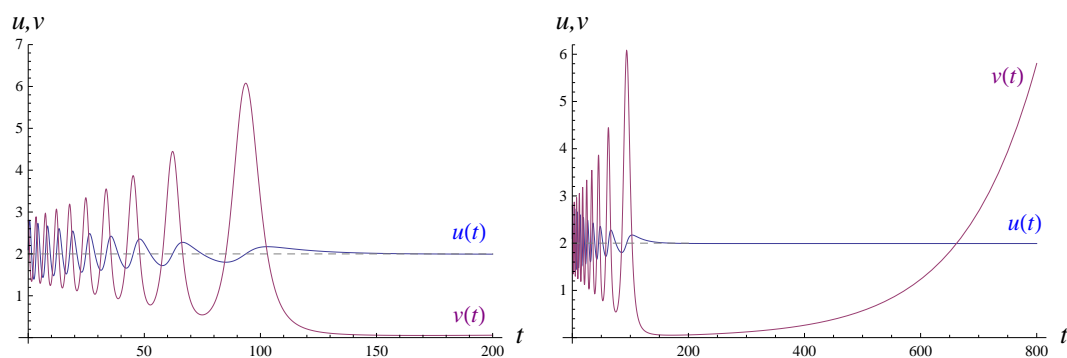


Figura 5.7: Componentes frente al tiempo. Explosión de población

5.2. Comportamiento a largo plazo de las soluciones

En este apartado probaremos que si g_β cumple la condición de acotación exigida al definir (5.2), es decir, $g_\beta(t)e^{\beta t} \in [K_0, K_1]$ con $K_1 \geq K_0 > 0$ independientes de t , entonces la trayectoria no puede visitar los Ω_j un número infinito de veces, y la situación general es

la descrita en las proposiciones 2 y 3. Damos para ello un resultado previo que formaliza la “compresión” experimentada por las órbitas a lo largo de la recta $u = 2$:

Proposición 4: Sea (u, v) una solución de (5.2) con condiciones iniciales en C_1 . Supongamos que existe una sucesión $t_n \rightarrow \infty$ tal que $u(t_n) \geq 2$ para todo n . Entonces para cada $\varepsilon > 0$ existe un $\tau > 0$ tal que para todo $t \geq \tau$ entonces $u(t) \geq 2 - \varepsilon$.

Análogamente, supongamos que existe otra sucesión $t'_n \rightarrow \infty$ tal que $u(t'_n) \leq 2$ para todo n . Entonces para cada $\varepsilon > 0$ existe $\tau' > 0$ tal que $u(t) \leq 2 + \varepsilon$ para todo $t \geq \tau'$.

En particular, si ambas sucesiones t_n y t'_n existen, entonces $u(t) \rightarrow 2$ cuando $t \rightarrow \infty$.

Demostración: Se basa una vez más en la cuidadosa manipulación de desigualdades diferenciales. Se pueden consultar los detalles en [Costa], pág. 8. \square

Es interesante constatar que el comportamiento mostrado en la figura 5.4 es consistente con esta última proposición. En efecto, podemos mostrar una sucesión $t_n \rightarrow \infty$ tal que $u(t_n) \geq 2$, puesto que las trayectorias eventualmente se estabilizan en Ω_1 . Por tanto la proposición 4 nos garantiza que $u(t) \geq 2 - \varepsilon$, para algún $\varepsilon > 0$, como efectivamente ocurre. Nótese que por esta misma razón **no** es posible encontrar una sucesión $t'_n \rightarrow \infty$ tal que $u(t) \leq 2$, pues por encima de un determinado tiempo t , la trayectoria queda confinada a Ω_1 y por tanto no se vuelve a tener $u(t) \leq 2$.

Presentamos finalmente la demostración detallada que excluye la posibilidad de que la trayectoria describa ciclos indefinidamente alrededor de $(u, v) = (2, 2)$:

Proposición 5: Sea (u, v) una solución arbitraria de (5.2) en C_1 . Entonces (u, v) no puede visitar ninguno de los conjuntos Ω_j infinitas veces y por tanto los casos en las proposiciones 2 y 3 son los únicos posibles.

Demostración: Seguiremos la exposición dada en la referencia [Costa], págs. 10 y 11.

Introducimos coordenadas polares r, θ centradas en $(2, 2)$ y tomando el sentido horario como positivo para θ . Además el ángulo θ se mide desde la recta $\{(u, 2) : u > 0\}$. Entonces tenemos:

$$\begin{aligned} u - 2 &= r \cos \theta \\ v - 2 &= -r \sin \theta \end{aligned}$$

con lo que

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \dot{r} \cos \theta - r \dot{\theta} \sin \theta \\ \dot{v} &= -\dot{r} \sin \theta - r \dot{\theta} \cos \theta \end{aligned}$$

sustituyendo en (5.2) obtenemos:

$$\begin{aligned} g_\beta u(v - 2) &= \dot{r} \cos \theta - r \dot{\theta} \sin \theta \\ v(2 - u) &= -\dot{r} \sin \theta - r \dot{\theta} \cos \theta \end{aligned}$$

Multiplicamos la 1ª ecuación por $\sin \theta$ y la 2ª por $\cos \theta$. Sumando ambas ecuaciones obtenemos:

$$g_\beta u(v - 2) \sin \theta + v(2 - u) \cos \theta = -r \dot{\theta} \Rightarrow \dot{\theta} = -\frac{1}{r} g_\beta u(v - 2) \sin \theta - \frac{1}{r} v(2 - u) \cos \theta$$

A partir de las ecuaciones del cambio de variables tenemos que

$$-\frac{1}{r} = \frac{\operatorname{sen} \theta}{v-2} = \frac{\operatorname{cos} \theta}{2-u}$$

por lo que sustituyendo en la ecuación anterior y simplificando:

$$\dot{\theta} = g_{\beta} u \operatorname{sen}^2 \theta + v \operatorname{cos}^2 \theta = g_{\beta} u (1 - \operatorname{cos}^2 \theta) + v \operatorname{cos}^2 \theta = g_{\beta} u + \underbrace{(v - g_{\beta} u)}_h \operatorname{cos}^2 \theta$$

de forma que se tiene la siguiente ecuación para $\dot{\theta}$:

$$\dot{\theta} = g_{\beta}(t)u(t) + h(t) \operatorname{cos}^2 \theta \quad (5.3)$$

Nuestro objetivo es probar que $\theta(t)$ está acotada en $[0, \infty)$. Procedemos por reducción al absurdo y suponemos por tanto que la solución visita cada Ω_j infinitas veces. Usaremos la representación de las soluciones de (5.3) dada por una versión no lineal del método de variación de parámetros. Consideramos una solución no constante de (5.2) $(u(t), v(t))$ en C_1 y definida para todo $t \geq 0$. Denotamos por $\theta(t, t_0, \theta_0)$ la correspondiente solución de (5.3) para $t_0 \geq 0$ arbitrario y $\theta_0 = \theta(t_0)$. La solución que tiene sentido es $\theta(t, 0, \theta_0)$ donde $\theta_0 \in [-\pi, \pi)$ es el ángulo que corresponde a $(u(0), v(0))$.

Por otro lado, para cada $t, t_0 \geq 0$ y cada ψ_0 real denotamos por $\psi(t, t_0, \psi_0)$ la solución de la ecuación

$$\dot{\psi} = h(t) \operatorname{cos}^2 \psi; \quad \psi(t_0) = \psi_0 \quad (5.4)$$

que podemos considerar el equivalente “homogéneo” de la ecuación (5.3). Utilizamos una versión no lineal del método de variación de constantes o parámetros. Recordamos brevemente el funcionamiento de este método en el caso lineal. Partimos del sistema:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= b(t)x \\ x(t_0) &= x_0 \end{aligned}$$

donde $b(t)$ es una función integrable de \mathbb{R} en \mathbb{R} . La solución general de este sistema se expresa como:

$$x(t; t_0, x_0) = x_0 e^{\int_{t_0}^t b(s) ds}$$

Por otro lado, si tomamos otra función integrable $a(t)$ podemos considerar el sistema:

$$\begin{aligned} \dot{y} &= a(t) + b(t)y \\ y(t_0) &= x_0 \end{aligned}$$

cuya solución general, obtenida por el método de variación de constantes, es:

$$y(t; t_0, x_0) = \underbrace{\left(x_0 + \int_{t_0}^t a(s) \cdot e^{-\int_{t_0}^s b(\tau) d\tau} ds \right)}_{\phi(t)} \cdot e^{\int_{t_0}^t b(s) ds}$$

Esto nos permite escribir:

$$\begin{aligned} x(t; t_0, \phi(t)) &= \phi(t) \cdot e^{\int_{t_0}^t b(s) ds} \\ &= \left(x_0 + \int_{t_0}^t a(s) \cdot e^{-\int_{t_0}^s b(\tau) d\tau} ds \right) \cdot e^{\int_{t_0}^t b(s) ds} = y(t; t_0, x_0) \end{aligned}$$

Es decir que se tiene $y(t; t_0, x_0) = x(t; t_0, \phi(t))$, con $\phi(t) = x_0$. Derivando esta ecuación con respecto a t y usando las expresiones para x e y obtenemos:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}(y(t; t_0, x_0)) &= \frac{d}{dt}(x(t; t_0, x_0)) \Big|_{x_0=\phi(t)} \Rightarrow \\ a(t) + b(t)y(t; t_0, x_0) &= b(t)x(t; t_0, \phi(t)) + \frac{\partial x}{\partial x_0} \Big|_{x_0=\phi(t)} \dot{\phi}(t) \end{aligned}$$

y ya que $y(t; t_0, x_0) = x(t; t_0, \phi(t))$ obtenemos:

$$\begin{aligned} a(t) &= \frac{\partial x}{\partial x_0} \Big|_{x_0=\phi(t)} \dot{\phi}(t) \Rightarrow \\ \dot{\phi}(t) &= \left(\frac{\partial x}{\partial x_0} \Big|_{x_0=\phi(t)} \right)^{-1} a(t); \quad \text{con } \phi(t_0) = x_0 \end{aligned}$$

que, al integrar, nos proporciona la expresión conocida para $\phi(t)$.

Ahora seguimos un procedimiento análogo para la ecuación “no homogénea” (5.3). En efecto, la ecuación (5.4) admite solución explícita de la forma:

$$\operatorname{tg} \psi = \operatorname{tg} \psi_0 + \int_{t_0}^t h(s) ds$$

Ponemos $H(t, t_0) = \int_{t_0}^t h(s) ds$ así que:

$$\operatorname{tg} \psi = \operatorname{tg} \psi_0 + H(t, t_0)$$

Definimos:

$$\Psi(t, t_0, \psi_0) = \begin{cases} \operatorname{arc} \operatorname{tg} (\operatorname{tg} \psi_0 + H(t, t_0)), & \text{si } \psi_0 \neq \frac{\pi}{2} + k\pi, k \in \mathbb{Z} \\ -\frac{\pi}{2}, & \text{si } \psi_0 = \frac{\pi}{2} + k\pi, k \in \mathbb{Z} \end{cases}$$

y también:

$$K(\psi_0) = \left[\frac{\psi_0}{\pi} + \frac{1}{2} \right]$$

donde los corchetes representan el mayor entero que no supera la cantidad encerrada por ellos mismos. De esta forma la solución de (5.4) se expresa como:

$$\psi(t, t_0, \psi_0) = K(\psi_0)\pi + \Psi(t, t_0, \psi_0)$$

Por la teoría elemental de ecuaciones diferenciales, la aplicación $\psi : (\mathbb{R}^+)^2 \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es diferenciable. Aplicamos el método de variación de constantes y hallamos, para t_0, θ_0 dados, con $t_0 \geq 0$ y θ_0 real, una función $\phi(t)$ tal que $\phi(t_0) = \theta_0$ y además

$$\theta(t, t_0, \theta_0) = \psi(t, t_0, \phi(t))$$

para todo $t \geq 0$ en el máximo intervalo de existencia de $\theta(t, t_0, \theta_0)$. Esta ecuación recibe el nombre de **fórmula de variación de parámetros**, pues la obtenemos a través del método del mismo nombre. Sustituyéndola en (5.3) se tiene:

$$\begin{aligned} \dot{\theta}(t, t_0, \theta_0) &= \frac{d\psi(t, t_0, \phi(t))}{dt} = \frac{\partial \psi(t, t_0, \phi(t))}{\partial \phi(t)} \frac{d\phi(t)}{dt} + \frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial t} \\ &= \frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial \psi_0} \Big|_{\psi_0=\phi(t)} \dot{\phi}(t) + \frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial t} \end{aligned}$$

usando (5.4) se tiene:

$$\dot{\theta}(t, t_0, \theta_0) = \left. \frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial \psi_0} \right|_{\psi_0 = \phi(t)} \dot{\phi}(t) + h(t) \cos^2 \psi$$

por lo que usando de nuevo (5.3) se concluye que $\phi(t)$ debe ser solución al siguiente problema de valores iniciales (también conocido como PVI o problema de Cauchy):

$$\dot{\phi}(t) = \left[\frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial \psi_0} \right]_{\psi_0 = \phi(t)}^{-1} g_\beta(t) u(t), \quad \phi(t_0) = \theta_0 \quad (5.5)$$

En nuestro caso se tiene:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial \psi_0} &= \frac{\partial [\text{arc tg}(\text{tg } \psi_0 + H(t, t_0))]}{\partial \psi_0} = \frac{\sec^2 \psi_0}{1 + [\text{tg } \psi_0 + H(t, t_0)]^2} \Rightarrow \\ \left[\frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial \psi_0} \right]^{-1} &= \cos^2 \psi_0 [1 + (\text{tg } \psi_0 + H(t, t_0))^2] \\ &= \cos^2 \psi_0 + \sin^2 \psi_0 + 2 \text{sen } \psi_0 \cos \psi_0 H(t, t_0) + H^2(t, t_0) \cos^2 \psi_0 \\ &= 1 + H(t, t_0) \text{sen } 2\psi_0 + H^2(t, t_0) \cos^2 \psi_0 \end{aligned}$$

por lo que:

$$\left[\frac{\partial \psi(t, t_0, \psi_0)}{\partial \psi_0} \right]_{\psi_0 = \phi(t)}^{-1} = 1 + H(t, t_0) \text{sen } 2\phi(t) + H^2(t, t_0) \cos^2 \phi(t)$$

A continuación probamos que el hecho de que la solución (u, v) de (5.2) visite cada Ω_j infinitas veces implica que $\phi(t)$ está acotado para $t \geq 0$, lo cual, por la fórmula de variación de parámetros que acabamos de obtener, implica la acotación de θ , lo cual es una contradicción obvia.

Partiendo de (5.5) para $t \geq t_0$ se tiene:

$$\phi(t) \leq \theta_0 + \int_{t_0}^t (1 + |H(s, t_0)| + H^2(s, t_0)) g_\beta(s) u(s) ds \quad (5.6)$$

Ahora, aplicando la proposición 4, se tiene que $u(t) \rightarrow 2$ cuando $t \rightarrow +\infty$. Por tanto, dado un $\eta \in \left(0, \frac{\beta}{2}\right)$ existe $t_0 \geq 0$ suficientemente grande tal que para todo $t \geq t_0$ se tiene $|u(t) - 2| < \eta$ y aplicando la ecuación para \dot{v} :

$$|\dot{v}| = v|2 - u| \leq \eta v \Rightarrow |v| = v \leq v(t_0) e^{\eta(t-t_0)}$$

así que:

$$|h(t)| = |v(t) - g_\beta(t)u(t)| \leq v(t) + g_\beta(t)u(t) \leq v(t_0) e^{\eta(t-t_0)} + (2 + \eta)g_\beta(t)$$

y por la acotación de g_β se tiene $g_\beta \leq K_1 e^{-\beta t}$ por lo que:

$$|h(t)| \leq v(t_0) e^{\eta(t-t_0)} + (2 + \eta)K_1 e^{-\beta t}$$

e, integrando entre t_0 y t :

$$|H(t, t_0)| \leq \frac{v(t_0)}{\eta} e^{\eta(t-t_0)} + \frac{(2 + \eta)K_1}{\beta}$$

Ahora multiplicamos ambos miembros de la desigualdad por $g_\beta(t)$ y por $|H(t, t_0)|$, y en el miembro de la derecha volvemos a aplicar las propiedades de acotación de $g_\beta(t)$ para obtener:

$$|H(t, t_0)|g_\beta(t) \leq \frac{K_1 v(t_0)}{\eta} e^{-(\beta-\eta)t} + \frac{(2+\eta)K_1}{\beta} e^{-\beta t}$$

$$H^2(t, t_0)g_\beta(t) \leq \frac{K_1 v^2(t_0)}{\eta^2} e^{-(\beta-2\eta)t} + \frac{2(2+\eta)K_1^2 v(t_0)}{\eta\beta} e^{-(\beta-\eta)t} + \frac{(2+\eta)^2 K_1^3}{\beta^2} e^{-\beta t}$$

Entonces, integrando entre t_0 e ∞ se tiene de forma inmediata:

$$\int_{t_0}^{\infty} g_\beta(s) ds < \infty$$

$$\int_{t_0}^{\infty} |H(s, t_0)|g_\beta(s) ds < \infty$$

$$\int_{t_0}^{\infty} H^2(s, t_0)g_\beta(s) ds < \infty$$

y aplicando (5.6) se tiene que $\phi(t)$ está acotada para $t \geq t_0$ y también para $t \geq 0$. Esto implica la acotación de $K(\phi(t))$ para $t \in [0, +\infty)$. De aquí se sigue la acotación de $\psi(t, 0, \phi(t)) = K(\phi(t))\pi + \Psi(t, 0, \phi(t))$, pues \arctg es una función acotada, lo cual en definitiva supone la acotación de $\theta(t, 0, \theta_0) = \psi(t, 0, \phi(t))$ (contradicción).

Así pues, para cualquier solución no constante (u, v) en C_1 , la correspondiente función del ángulo polar θ está acotada para $t \geq 0$, y dicha solución (u, v) no puede visitar los Ω_j infinitas veces, lo cual concluye la demostración. \square

5.3. Modelo no autónomo con autoinhibición

Una posible interpretación poblacional para el sistema (5.2) se puede dar en términos del proceso de domesticación de una especie salvaje. En efecto, podemos considerar una población de gatos monteses (salvajes) que coexisten en un determinado hábitat con su presa preferida, los ratones de campo. En esta situación, un modelo depredador-presa de Lotka-Volterra (lineal y en dos variables) describe en primera aproximación el comportamiento a largo plazo de las poblaciones de gatos, u , y ratones, v .

Supongamos ahora que los humanos comienzan a alimentar artificialmente a los gatos, de forma que estos tienen una necesidad progresivamente menor de cazar para asegurar su supervivencia. El término de alimentación artificial es una función del tiempo $g_\beta(t)$ que es proporcional a la tasa de crecimiento de depredadores, \dot{u} . Además consideraremos funciones g_β tales que $g_\beta(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$. Esto significa que el crecimiento de la población de gatos se vuelve independiente de la actividad de caza, y por tanto se estabiliza en un valor que dependerá de la capacidad de soporte (el número de gatos que los humanos están dispuestos a mantener) pero también de las condiciones iniciales, pues el sistema ha dejado de ser autónomo.

Sin embargo el instinto cazador de los gatos no desaparece completamente por el hecho de ser alimentados artificialmente, y continúan cazando ratones por diversión, incluso aunque después no se alimenten de ellos. Esto hace que la ecuación para las presas no se vea modificada con respecto a la situación previa a la domesticación.

Partiendo del caso autónomo, el sistema 5.2 toma la forma:

$$\begin{aligned}\dot{v} &= v(2 - u) \\ \dot{u} &= u(-2 + v)\end{aligned}$$

Como ya sabemos por el capítulo 2, en el caso de extinción de depredadores, este modelo predice una explosión de población para las presas. Volviendo al sistema no autónomo, el caso $g_\beta(t) = \frac{1}{2e^{\beta t} - 1}$ con $\beta = 1$ ya ha sido analizado dentro de este capítulo. Las ecuaciones toman la forma:

$$\begin{aligned}\dot{v} &= v(t)(2 - u(t)) \\ \dot{u} &= g_\beta(t)u(t)(-2 + v(t))\end{aligned}$$

y en su estudio hemos encontrado dos posibles situaciones. En todo caso, la población de depredadores se estabiliza en un determinado valor u_∞ , puesto que $\dot{u} \rightarrow 0$ si $t \rightarrow \infty$. Si u_∞ supera el valor de equilibrio, es decir, si $u_\infty > 2$, la caza sobre los ratones es tan intensa que estos terminan por desaparecer. Sin embargo, si u_∞ no supera el valor de equilibrio, es decir, $u_\infty < 2$, entonces también se observa explosión de población para los ratones.

Parece lógico por tanto introducir términos de auto-inhibición, que también hemos llamado de competencia intraespecie, en las ecuaciones.

Siguiendo la notación del capítulo 2, introducimos términos de auto-inhibición lineal en el sistema autónomo, e para la presa y f para el depredador, obteniendo:

$$\begin{aligned}\dot{v} &= v(2 - u - ev) \\ \dot{u} &= u(-2 + v - fu)\end{aligned}$$

que no es más que la ecuación (2.4) en el caso particular $a = c = 2$; $b = d = 1$. Como sabemos este modelo predice dos situaciones:

- La extinción del depredador y estabilización de la presa si la tasa de decrecimiento intrínseca del depredador es muy alta (coeficiente d) o si el rendimiento de la depredación es muy pequeño (coeficiente e).
- Coexistencia de depredador y presa en torno a un punto de equilibrio globalmente estable si d es pequeño y/o e es grande.

Concretando un poco más se tiene que si $ad - ce \leq 0$ el sistema no presenta puntos críticos interiores, y por tanto da lugar a la extinción de los depredadores, en nuestro caso esta condición se reduce a $2 \cdot 1 - 2e \leq 0 \Rightarrow e \geq 1$. Análogamente, si $ad - ce > 0$ el sistema tiene un punto crítico interior único, que además es un atractor global, y esto ocurre cuando $e < 1$. Es decir, que independientemente del término de auto-inhibición para el depredador, f , el sistema autónomo se comporta de la siguiente manera:

- Extinción del depredador si $e \geq 1$
- Coexistencia estable si $e < 1$

Nuestro propósito en el resto de este apartado es proporcionar evidencia numérica que clarifique si estos dos comportamientos se mantienen cuando introducimos el término de alimentación artificial $g_\beta(t)$, es decir, la situación en que las ecuaciones toman la forma:

$$\begin{aligned}\dot{v} &= v(2 - u - ev) \\ \dot{u} &= g_\beta(t)u(-2 + v - fu)\end{aligned}\tag{5.7}$$

Para t suficientemente grande, se tiene que $\dot{u} \rightarrow 0$ y $u \rightarrow u_\infty$ y las ecuaciones se reducen a:

$$\begin{aligned}\dot{v} &= v(2 - u_\infty - ev) \\ \dot{u} &= 0\end{aligned}$$

Con lo cual la 1ª ecuación toma la forma de la ecuación logística en una variable ya estudiada en el capítulo 1. Como sabemos, si $u_\infty < 2$, la población de v se estabiliza en su capacidad de soporte, $\frac{2-u_\infty}{e}$, pero si $u_\infty \geq 2$, la población de presas termina por extinguirse.

Puesto que $g_\beta(t)$ nunca se anula (de hecho siempre es estrictamente positiva), podemos extender el concepto de isoclinas al nuevo escenario con la ecuación no autónoma. Estas isoclinas no son dependientes del tiempo, y distinguimos:

- La u -isoclina, que une puntos con $\dot{u} = 0$, tiene como ecuación:

$$v = fu + 2$$

y es una recta de pendiente positiva.

- La v -isoclina, que une puntos con $\dot{v} = 0$, tiene como ecuación:

$$v = \frac{2-u}{e}$$

y es una recta con pendiente negativa.

Es inmediato comprobar que si $e \geq 1$ no hay punto de corte de las isoclinas en el interior del primer cuadrante, y si $e < 1$ sí existe dicho punto de corte, que es un punto crítico interior de (5.7).

Realizamos el análisis de pendientes en el plano de fase de forma análoga a como hicimos en el caso autónomo. Para $e \geq 1$ el plano de fase es el representado en la figura:

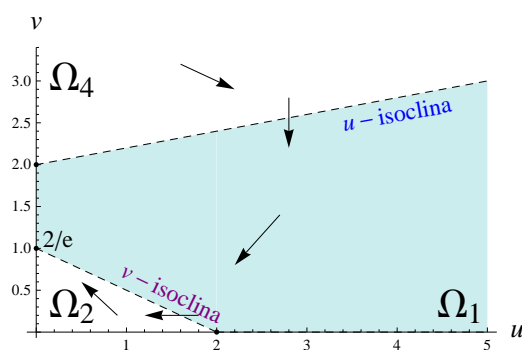


Figura 5.8: Plano de fase para $e \geq 1$

En puntos de la u -isoclina, el signo de \dot{v} viene dado por $2 - u - ev$, y como $v = fu + 2$ se tiene:

$$2 - u - ev = 2 - u - efu - 2u = 2 - 2e - u - efu < 0$$

pues $2 - 2e \leq 0$ por ser $e \geq 1$. Así pues, $\dot{v} < 0$.

En puntos de la v -isoclina, el signo de \dot{u} viene dado por $-2 + v - fu$, y como $v = \frac{2-u}{e}$ se tiene:

$$-2 + v - fu = -2 + \frac{2}{e} - \frac{u}{e} - fu < 0$$

ya que $-2 + \frac{2}{e} \leq 0$ por la misma razón que antes. Por tanto $\dot{u} < 0$.

En la región Ω_1 tomamos el punto $(2, 1)$ y es inmediato comprobar que $2 - u - ev = 2 - 2 - v < 0$ y que $-2 + v - fu = -2 + 1 - 2f < 0$, así que $\dot{v} < 0$ y $\dot{u} < 0$.

En la región Ω_2 basta tomar el punto $(1, \frac{1}{2e})$ para comprobar que $2 - u - ev = \frac{1}{2}$ y por tanto $\dot{v} > 0$. Del mismo modo, $-2 + v - fu = -2 + \frac{1}{2e} - f < 0$ así que $\dot{u} < 0$.

Por último en la región Ω_4 tomamos el punto $(1, f + 3)$, que siempre está por encima de la u -isoclina, y obtenemos $2 - u - ev = 2 - 1 - ef - 3e = 1 - 3e - ef < 0$ y $-2 + v - fu = -2 + f + 3 - f = 1 > 0$, por lo que $\dot{v} < 0$ y $\dot{u} > 0$. Se ha representado la dirección del campo de pendientes en todas las regiones del plano de fase.

En el caso $e < 1$ el campo de pendientes en el plano de fase es de la siguiente forma:

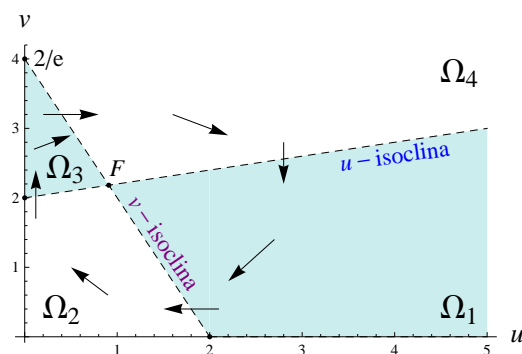


Figura 5.9: Plano de fase para $e < 1$

donde el análisis de pendientes se realiza de forma totalmente análoga al caso anterior, con la única particularidad de que en este caso el interior del primer cuadrante queda dividido en 4 regiones, numeradas desde Ω_1 hasta Ω_4 , y no 3 como ocurría en el caso con $e \geq 1$. Resulta interesante destacar que en este caso aparece un punto crítico interior, F , que tiene como coordenadas:

$$F(\bar{u}, \bar{v}) = F\left(2\frac{1-e}{ef+1}, 2\frac{f+1}{ef+1}\right)$$

Sin embargo, tal como veremos en la simulación numérica, este punto crítico no es asintóticamente estable, pues hay trayectorias que convergen a puntos distintos de F .

Dado que en este caso la ecuación analizada es no autónoma, puede ocurrir que dos trayectorias distintas se corten en el plano de fase. Por ello resulta necesario estudiar un conjunto de condiciones iniciales más extenso que el utilizado en el caso autónomo. En concreto tomaremos un haz de rectas centrado en el punto $(2, 2)$ y con pendiente dada por el ángulo θ_0 . Para cada valor de θ_0 escogeremos diversas condiciones iniciales sobre la recta. Algunos valores tendrán $u(0) > 2$ y otros tendrán $u(0) < 2$.

En este análisis numérico de (5.7) también analizaremos por separado las situaciones $e < 1$ y $e \geq 1$, pero en cada uno de los dos escenarios, consideraremos también las siguientes posibilidades:

- Distintos grados de intensidad de la alimentación artificial, escenarios con $\beta \approx 1$ y con $\beta > 1$
- Análisis específico del caso $\beta \ll 1$ y valores crecientes de e

Caso 1: $e \geq 1$

Representamos en primer lugar el sistema autónomo ($g_\beta(t) \equiv 1$) sin auto-inhibición (soluciones periódicas) y con auto-inhibición (extinción del depredador). Tomamos los valores $e = 2$ y $f = 0,2$. La población del depredador, u , se representa en el eje horizontal, y la de la presa, v , en el eje vertical.

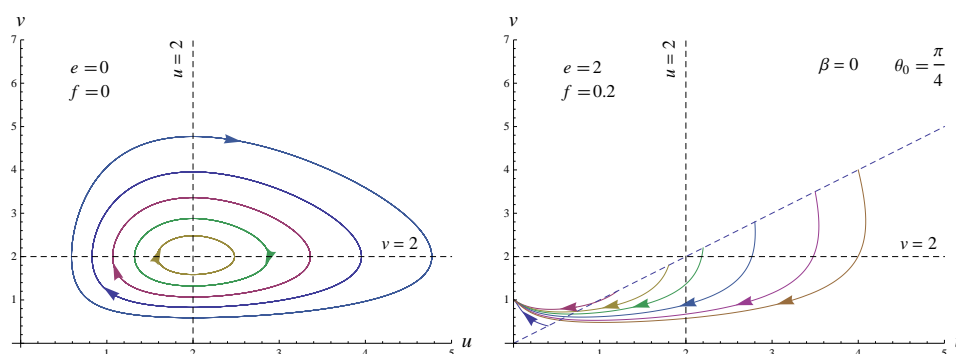


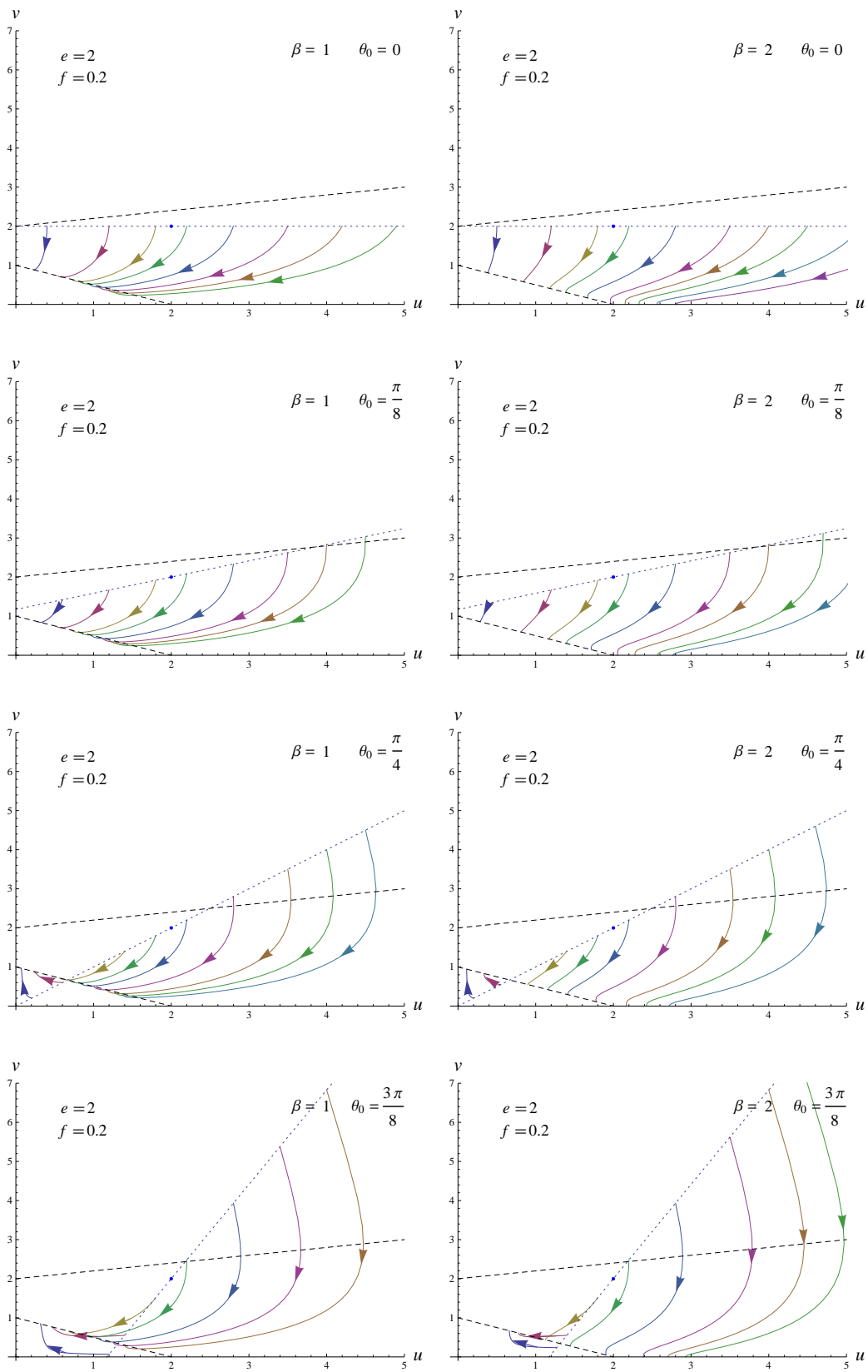
Figura 5.10: Sistema autónomo, sin y con auto-inhibición

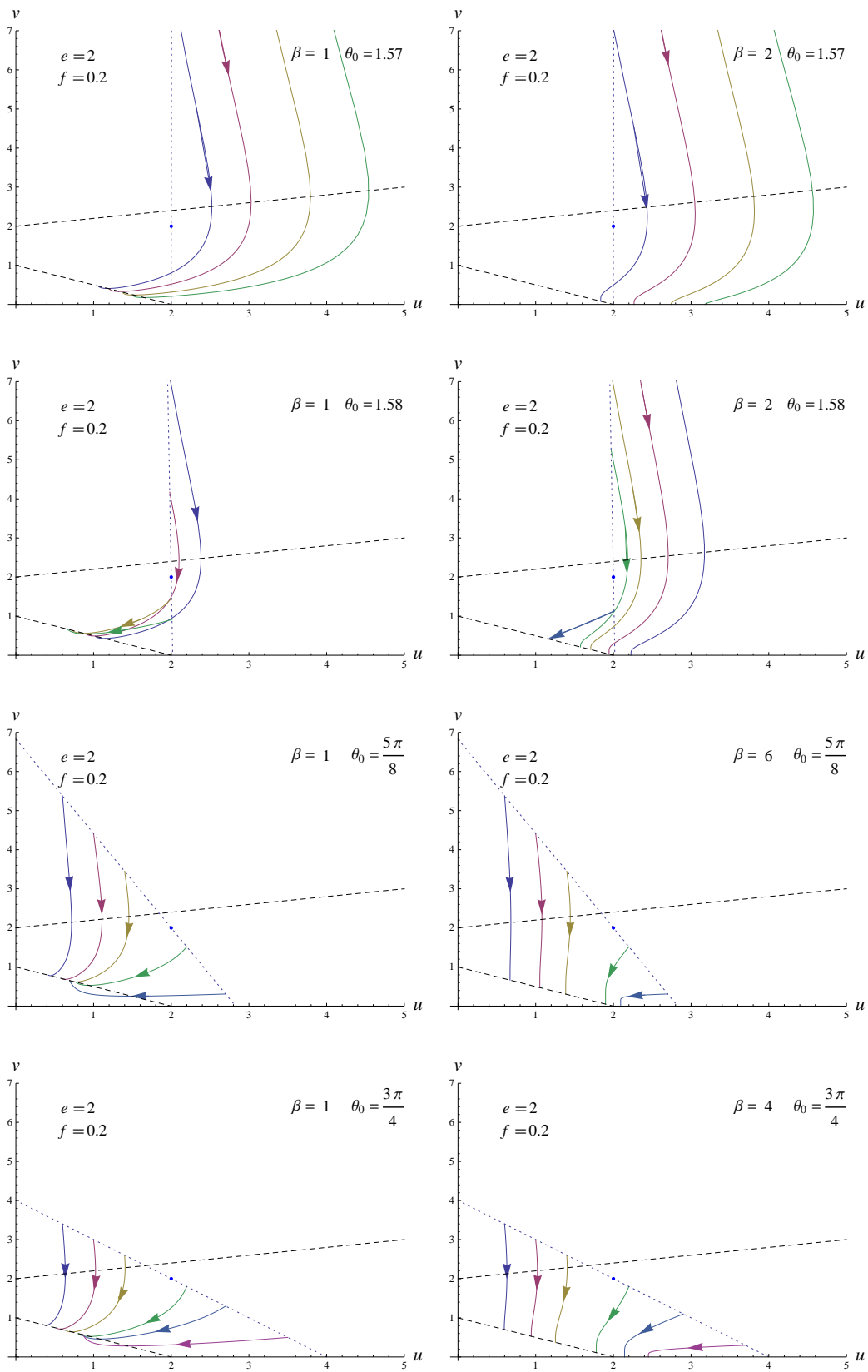
A continuación, para cada recta de valores iniciales, representamos las soluciones para un valor de β pequeño, en torno a 1, y otro grande, entre 2 y 6. Observamos que para β pequeño (alimentación artificial poco intensa, representada en los gráficos de la izquierda), el sistema converge a un punto estacionario, que depende de las condiciones iniciales y que se encuentra sobre la v -isoclina, es decir, sobre el segmento de recta que une los puntos $(0, \frac{2}{e})$ y $(2, 0)$, representado con línea de trazos. En este caso, por tanto, se produce la coexistencia de ambas especies en el punto de coordenadas

$$\left(u_\infty, \frac{2 - u_\infty}{e} \right)$$

Sin embargo, para valores de β más grandes (alimentación artificial intensa, representada en los gráficos de la derecha), en aquellas condiciones iniciales con mayor número inicial de depredadores, se produce la extinción de las presas ($v = 0$) al cabo de un tiempo suficientemente prolongado.

En cada gráfico se presenta el valor de β así como el de θ_0 (pendiente de la recta de condiciones iniciales). Se han representado ambas isoclinas con líneas de trazos, y la recta de condiciones iniciales, junto con el punto $(2, 2)$, en color diferente.





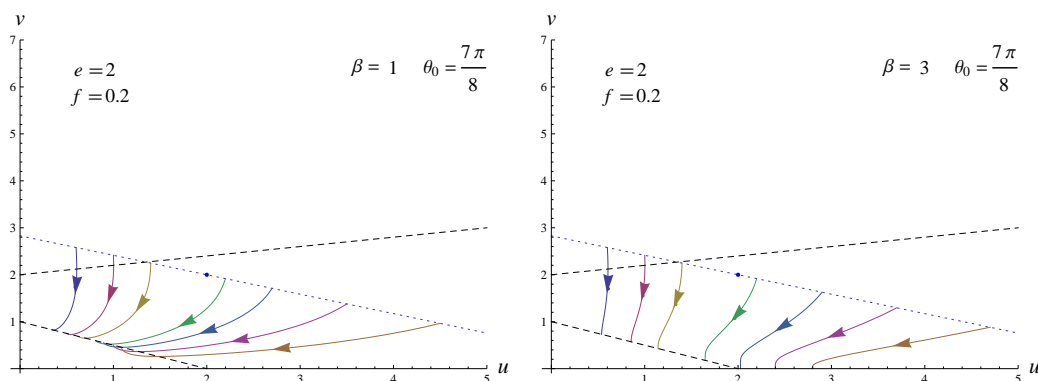


Figura 5.11: Representación de trayectorias en el caso $e > 1$

Caso 2: $e < 1$

Consideramos ahora la situación en la que $e < 1$, es decir, aquella para la que el sistema autónomo con auto-inhibición tiene un punto crítico interior, que además es un atractor global. Tomamos $e = 0,5$, $f = 0,2$. Las trayectorias del sistema autónomo convergen en espiral al punto crítico:

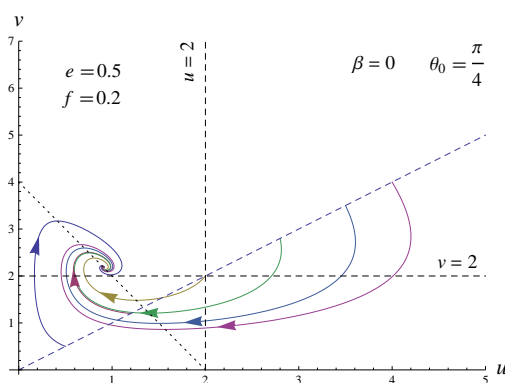
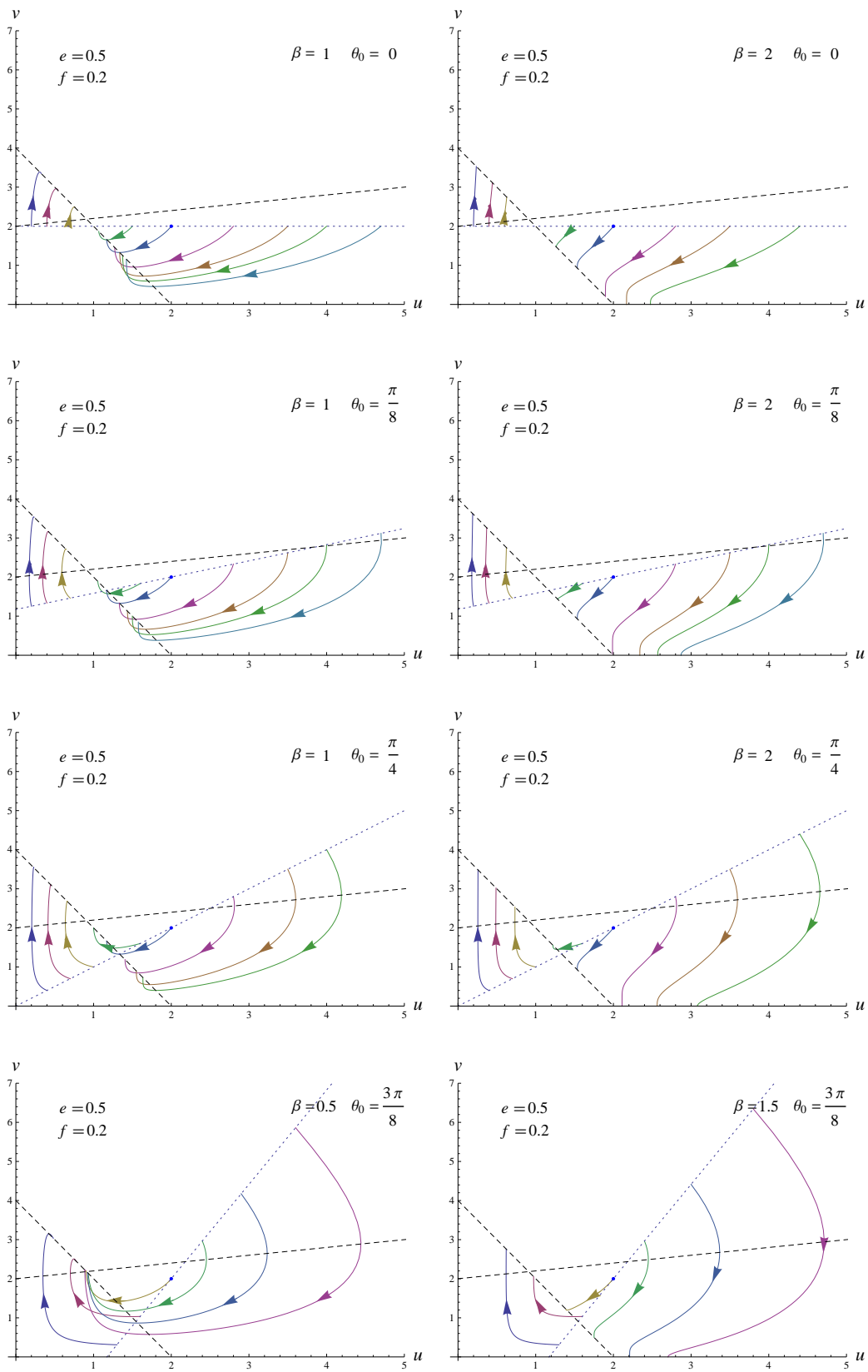


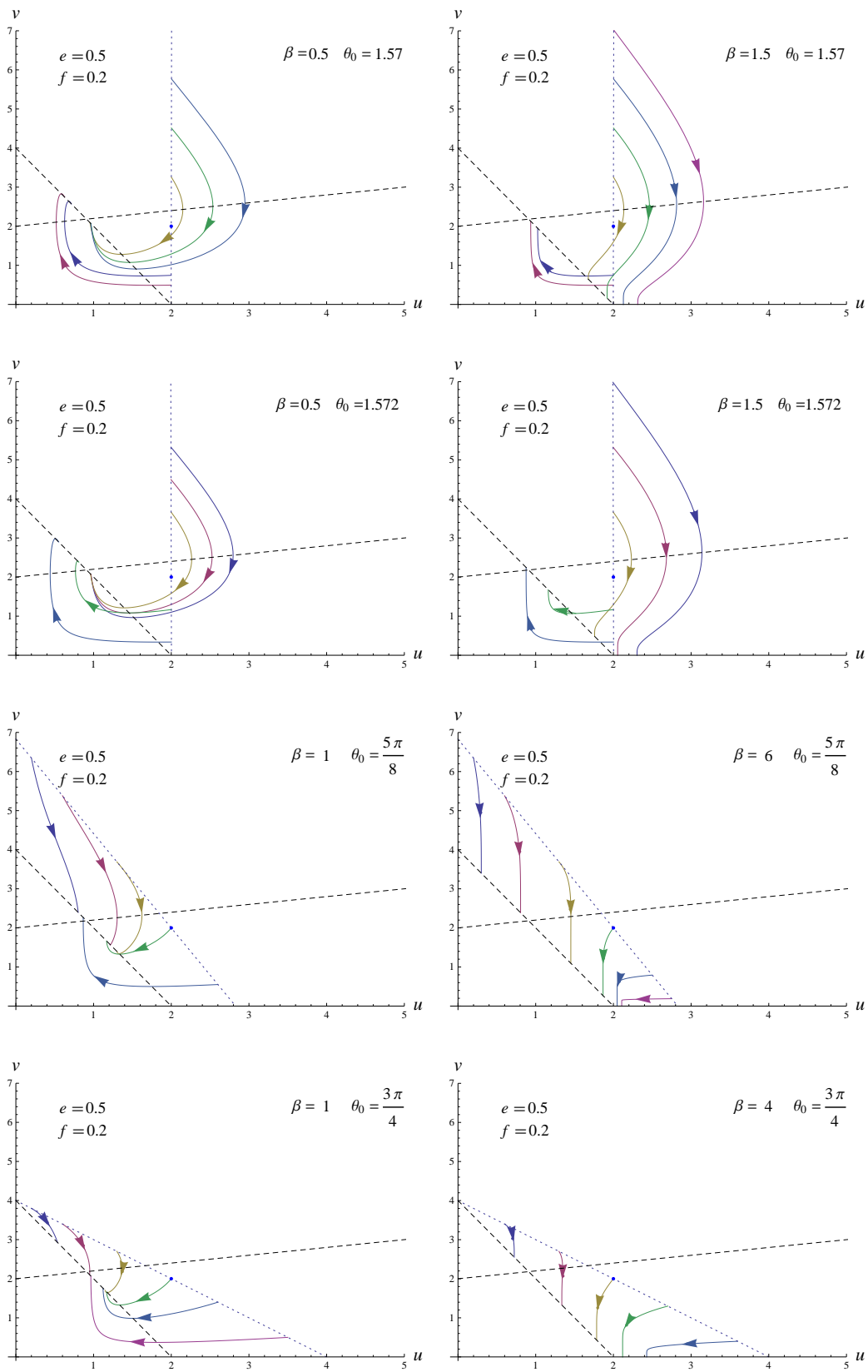
Figura 5.12: Sistema autónomo, con auto-inhibición

En el caso no autónomo, representamos distintos conjuntos de trayectorias para diversos valores de β y de las condiciones iniciales, donde seguimos manteniendo la misma elección para g_β que en el caso anterior:

$$g_\beta = \frac{1}{2e^{\beta t} - 1}$$

Los resultados de los cálculos se muestran a continuación:





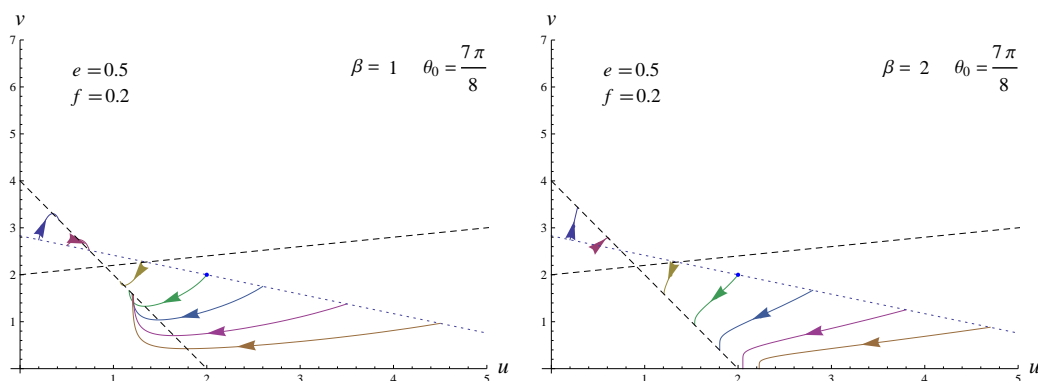


Figura 5.13: Representación de trayectorias en el caso $e < 1$

Cuestiones planteadas por la evidencia numérica

A partir del estudio numérico efectuado, parecen deducirse los siguientes comportamientos generales:

- Independientemente de los valores de e , f y β , si hay auto-inhibición, las trayectorias siempre convergen a un punto de equilibrio (no hay explosión de población).
- Dicho punto de convergencia siempre pertenece al conjunto

$$\Lambda_1 = \left\{ \left(u, \frac{2-u}{e} \right) : u \in [0, 2] \right\} \cup \{ (u, 0) : u \geq 2 \}$$

que representamos gráficamente a continuación:

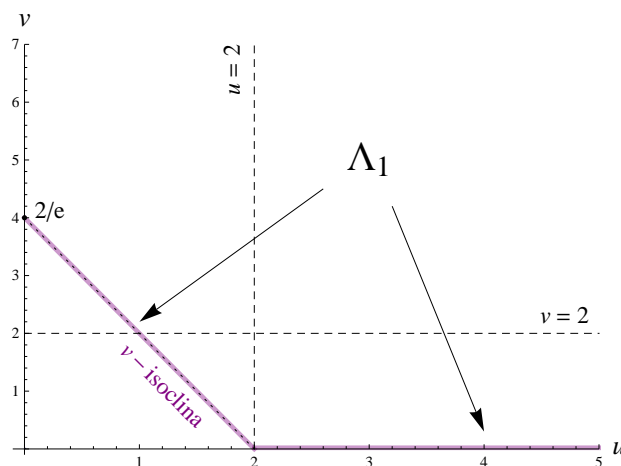


Figura 5.14: Conjunto límite

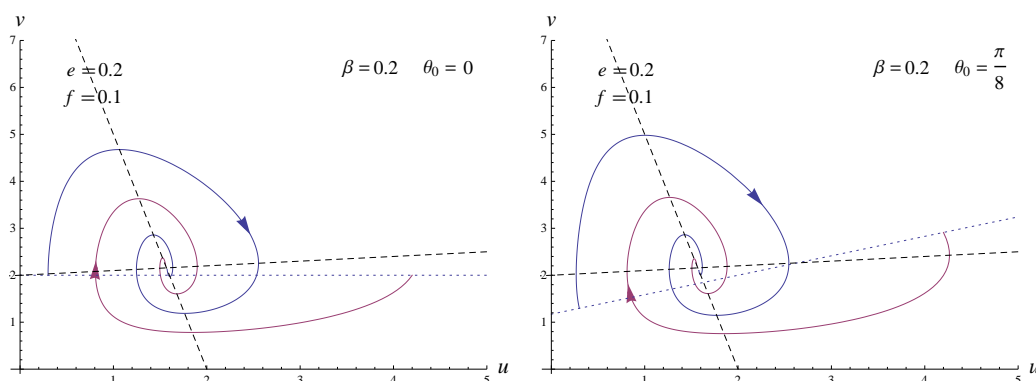
De acuerdo a la nomenclatura seguida durante todo el trabajo, podemos decir que Λ es el ω -límite de las soluciones de (5.7) incluso en este caso no autónomo.

- En el caso $e < 1$ y para $\beta = 0,5$, cuando las condiciones iniciales se toman en una recta que se aproxima a la vertical ($\theta_0 = 1,57$ y $\theta_0 = 1,572$), las soluciones que empiezan por encima de la recta $v = 2$ (que podemos seguir llamando supercríticas) parecen converger a un mismo punto, que es el punto de corte entre la recta $v = 2$ y la v -isoclina. Este comportamiento no parece presentarse para las soluciones subcríticas, que empiezan por debajo de la recta $v = 2$.
- El conjunto Λ_1 se reduce al conjunto límite Λ cuando $e \rightarrow 0$, siendo Λ el conjunto definido en la proposición 2 de [Costa], pág. 6.
- Fijados sendos valores positivos para e y f , existe un valor $\beta_0 > 0$ tal que si $\beta < \beta_0$ entonces todas las trayectorias convergen a una situación de coexistencia de ambas especies, y si $\beta > \beta_0$, entonces algunas trayectorias con población inicial de depredadores pequeña convergen a una situación de coexistencia, y otras trayectorias con población inicial de depredadores grande convergen a una situación que supone la extinción de las presas ($v \rightarrow 0$). Esta distinción, con $\beta > \beta_0$ o $\beta < \beta_0$, parece sugerir también una transición de tipo supercrítico - subcrítico, aunque de naturaleza distinta a la expuesta unos párrafos más arriba. En efecto, en este caso la transición depende de cada sistema de ecuaciones, a través de β , mientras que en el caso anterior, para un β fijo, la transición dependía de la condición inicial.

Estudiamos a continuación por separado un caso de especial importancia, pues nos da indicios respecto a la persistencia de soluciones que describen varios ciclos en torno al punto de equilibrio.

Evidencia numérica con $\beta \ll 1$

En el caso en que β se aproxima a cero por la derecha, es esperable que las trayectorias describan un número elevado de vueltas antes de estabilizarse, ya que el sistema “se parece” al sistema autónomo que se da cuando $g_\beta \equiv 1$. Comprobamos en primer lugar que esto es así con un nuevo conjunto de simulaciones numéricas para β y e suficientemente pequeños. Efectivamente, el comportamiento pseudo-cíclico (en espiral) se presenta para todos los conjuntos de condiciones iniciales. En todos los casos se ha representado una solución subcrítica ($u(0) < 2$) y otra supercrítica ($u(0) > 2$).



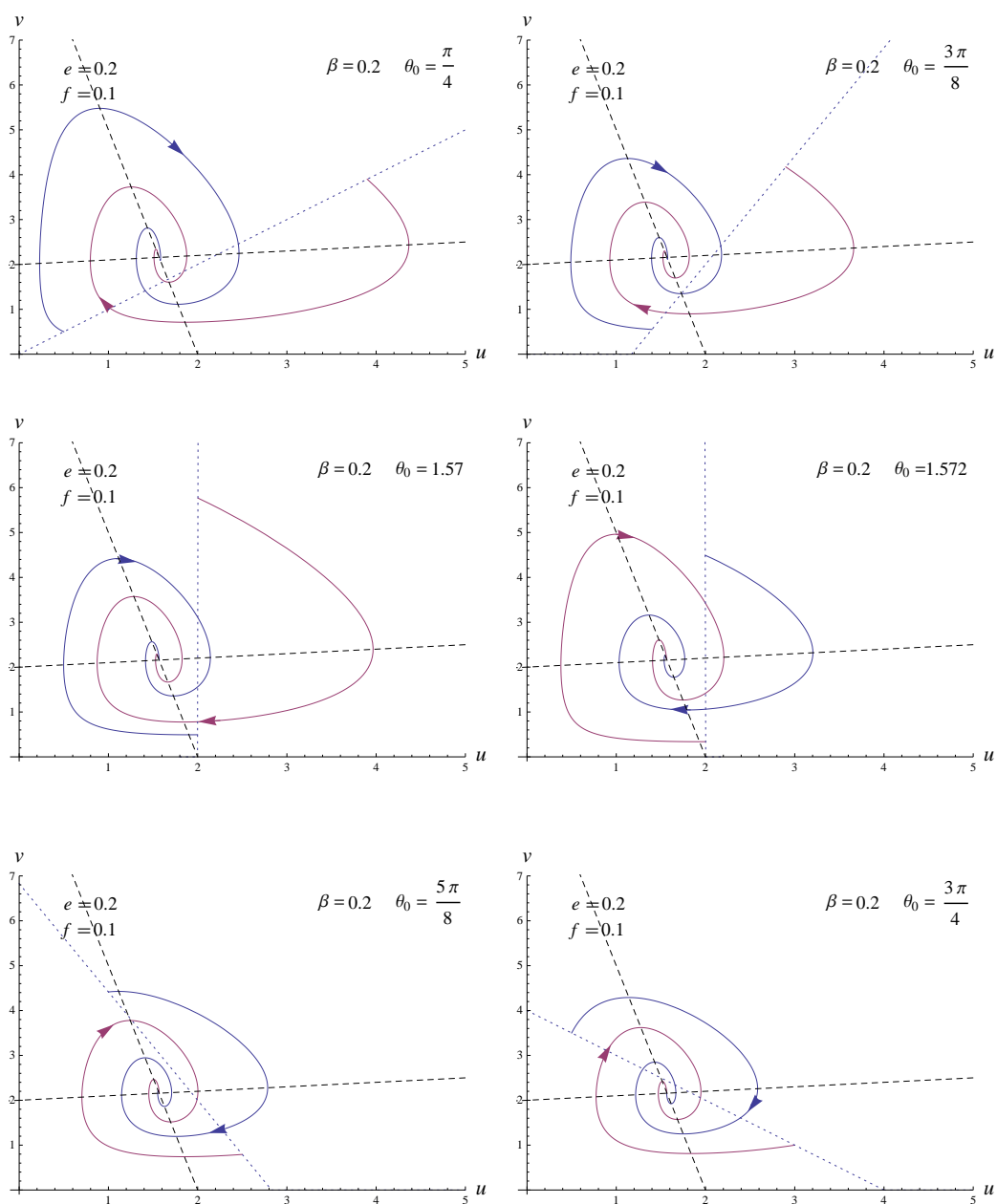


Figura 5.15: Comportamiento pseudo-cíclico para β y e pequeñas

No obstante es fácil ver que este comportamiento espiral de las soluciones no puede mantenerse en general para valores crecientes de e , incluso aunque β sea muy próximo a cero. Al aumentar e , el carácter pseudo-cíclico se pierde y las soluciones tienden a sus respectivos puntos de equilibrio sin describir vueltas, como si aquellos fueran nodos estables. Esto lo visualizamos en el siguiente conjunto de representaciones gráficas:

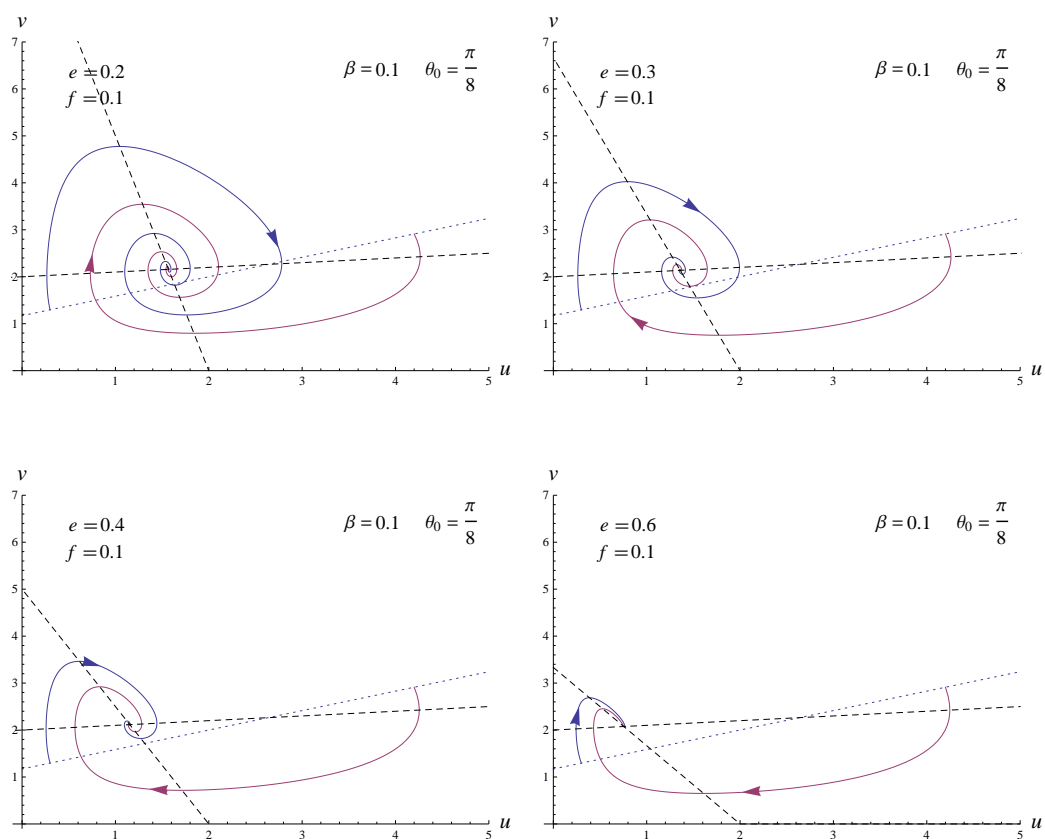


Figura 5.16: Pérdida del comportamiento espiral al incrementarse el valor de e

Lo cual nos lleva a formular una nueva conjetura:

- ¿Existe siempre un valor de e a partir del cual, fijados el resto de parámetros del sistema, no se puede encontrar un conjunto de condiciones iniciales cuyas correspondientes soluciones presenten convergencia en espiral?

Aunque sin duda interesantes, el análisis riguroso de estas y otras conjeturas que se pudieran plantear excede el propósito del presente trabajo. La demostración debe ser abordada en un trabajo con un enfoque investigador neto, pues el propósito del estudio que aquí llega a su fin ha sido el de presentar una síntesis de los principales resultados en la teoría de Lotka-Volterra, apoyado por abundante evidencia numérica y gráfica, desarrollando ejemplos y en algún caso perfeccionando demostraciones ya publicadas en la literatura existente.

5.4. Conclusión del capítulo

La principal diferencia de este capítulo con respecto a lo estudiado en el resto del trabajo es que en los sistemas no autónomos es mucho más lo que se desconoce que lo que se conoce. Incluso en nuestra somera exploración de un sistema concreto, hemos dejado muchas más cuestiones abiertas de las que hemos sido capaces de establecer.

Para finalizar, enumeramos una serie de resultados relativos al sistema sin términos de auto-inhibición (5.2), estudiado en un apartado anterior, cuya demostración sigue desafiando los esfuerzos de los matemáticos especialistas en el campo, a pesar del tiempo transcurrido desde su formulación:

- ¿Existen órbitas ilimitadas de (5.2)? Nótese que la proposición 3 no prueba que existan, sino que bajo determinadas condiciones, pueden existir órbitas ilimitadas (además por supuesto de órbitas que convergen a un punto de Λ). En ningún momento se ha llegado a probar que las órbitas que “parecen” diverger en la figura (5.3) efectivamente lo hagan.
- La acotación de θ en el caso $\theta < \frac{\pi}{2}$ no se ha llegado a probar. Estos valores de θ se presentan en el estudio de la teoría de la coagulación.
- ¿Qué ocurriría si sustituyéramos la función $g_\beta(t)$ por otro tipo de función decreciente y convergiendo a cero, por ejemplo $g(t) = \frac{1}{p_k(t)}$ siendo $p_k(t)$ un polinomio de grado k , o también $g(t) = \frac{1}{\log t}$?
- ¿En qué medida se alteraría el comportamiento de las soluciones si el término explícito $g_\beta(t)$ se introdujera en la ecuación de la presa y no en la ecuación del depredador?

Apéndice. Código Mathematica

Incluimos en este apéndice un extracto del código Mathematica utilizado para generar los gráficos más relevantes del presente trabajo.

Código correspondiente a la figura 1.5

```
t2 = Table[NDSolve[{x'[t] == -(1-x[t]/1) (1-x[t]/2) x[t], x[0] == j},
x[t], {t, 0, 7}], {j, {.2, .5, .8, .9, 1, 1.1, 1.2, 1.4, 1.7, 2,
2.4, 6}}]; g1 =
Plot[Evaluate[x[t] /. t2], {t, 0, 7}, PlotRange -> {Automatic, 3},
AxesLabel -> {Style[t, 14], Style[x, 14]},
PlotStyle -> {Automatic, Automatic, Automatic, Automatic, Dashed,
Automatic, Automatic, Automatic, Automatic, Dashed}];
g2 = Graphics[{Text[Style[x[t] == K, 14], {3.04, 2.7}],
Text[Style[x[t] == T, 14], {5.94, 1.5}],
Line[{{.6, 2}, {2.35, 2.68}], Line[{{4.3, 1}, {5.28, 1.48}}]};
Show[g1, g2]
```

Código correspondiente a la figura 1.20

```
r = .5; k[t_] = 2 + Sin[2 t]; T = Pi; t12 =
Table[NDSolve[{x'[t] == r (1 - x[t]/k[t]) x[t], x[0] == j},
x, {t, 0, 11}], {j, {1, 2.2}}]; g1 =
Plot[Evaluate[x[t] /. t12], {t, 0, 11},
PlotStyle -> {Automatic}]; q = (
r NIntegrate[Exp[r v]/k[v], {v, 0, T}]/(Exp[r T] - 1);
xi[t_ /; t \[Element] Reals] := Exp[r t]/(
q + r NIntegrate[Exp[r v]/k[v], {v, 0, t}]); g2 =
Plot[xi[t], {t, 0, 11},
PlotStyle -> {Dashed, RGBColor[0, .4, .4]}]; xip =
1/T NIntegrate[xi[t], {t, 0, T}]; g3 =
Plot[xip, {t, 0, 11}, PlotStyle -> Dashed]; g4 =
Plot[xip + 1 Sin[2 t], {t, 0, 11}, PlotStyle -> {Dotted, Red}];
g5 = Graphics[{Line[{{4.32, 2.52}, {5, 2.7}}],
Line[{{3.42, 1.6}, {4.2, .7}}],
Text[Style[Subscript[x, \[Infinity]][t], 14], {4.8, .56}],
Text[Style["K(t)", 14, Italic], {5.6, 2.7}]}];
Show[g1,g2,g3,g4,g5, AxesLabel -> {Style[t, 14], Style[x, 14]},
PlotRange -> {Automatic, 3}, AxesOrigin -> {0, 0}]
```

Código correspondiente a la figura 2.11**Primera parte**

```

a = 12; e = .03; b = .04; c = 0.75; d = 3; f = 0.1;
g1 = Plot[{Piecewise[{{a/c - b/c x, a/c - b/c x > 0}, {Null,
a/c - b/c x < 0}}], Piecewise[{{d/f - e/f x, d/f - e/f x > 0},
{Null, d/f - e/f x < 0}}]}, {x, 0, 320},
PlotRange -> {{Automatic, 330}, {Automatic, 32}}, Ticks -> True,
PlotStyle -> Dashed, AxesLabel -> {Style[x, 14], Style[y, 14]};
g2 = Graphics[{Text[Style["I", {14}], {240, 15}],
Text[Style["II", {14}], {10, 18}], Text[Style["III", {14}],
{14, 5}], Point[{a/b, 0}], Text[Style["IV", {14}],
{100, 6}], Point[{a/b, 0}], Point[{0, d/f}],
Point[{(a f - c d)/(b f - c e), (b d - a e)/(b f - c e)}],
Text[Style["F", {12}], {60, 14.5}]];
g3 = Graphics[{Arrow[{{170,9},{170,4}}, Arrow[{{130,20},{100,14}}],
Arrow[{{10, 20}, {50, 20}}], Arrow[{{30, 12}, {30, 17}}],
Arrow[{{10, 1}, {40, 4}}], Arrow[{{70, 3}, {110, 3}}],
Text[Style["d/e", 12, Italic], {82, 1.5}],
Text[Style["a/b", 12, Italic], {300, 1.5}],
Text[Style["d/f", 12, Italic], {14, 31}],
Text[Style["a/c", 12, Italic], {14, 16}],
Text[Style["x-isoclina", {12}, Blue], {148, 12}, {1, 2}, {3, -1}],
Text[Style["y-isoclina", {12}, Purple], {56, 22}, {1,
2}, {.55, -1}]]; Show[g1, g2, g3]

```

Segunda parte

```

Needs["CurvesGraphics6"]
ci = {{220, 12}, {100, 28}, {10, 3}, {170, 18}, {160, 22}, {28,
11}, {35, 9.5}, {260, 24}, {5.67, 6}};
Table[{{u[j], v[j]}} =
NDSolve[{x'[t] == x[t] (a - b x[t] - c y[t]), x[0] == ci[[j, 1]],
y'[t] == y[t] (d - e x[t] - f y[t]), y[0] == ci[[j, 2]]}, {x[t],
y[t]}, {t, 0, 10}], {j, 1, Length[ci]};
t1 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j, 1,
Length[ci] - 2}];
t2 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j,
Length[ci] - 1, Length[ci]};
g4 = ParametricPlot[t1, {t, 0, 10}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> .7, PlotRange -> All, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 1, PlotStyle -> Directive[Arrowheads[.03]]];
g5 = ParametricPlot[t2, {t, 0, .8}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> .7, PlotRange -> All, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 2, PlotStyle -> {{Dashed, Black, Thickness[.003]},
Directive[Arrowheads[.03]}}]; Show[g1, g2, g4, g5, Ticks -> True]

```

Código correspondiente a la figura 3.2 (3ª parte)

```
StreamPlot[{x - y - x (x^2 + y^2), x + y - y (x^2 + y^2)},
{x, -r, r}, {y, -r, r}, StreamPoints -> {{{{1.00040165, 0}},
{Red, Thickness[.005]}}}, 50}},
Frame -> False, Axes -> True, Ticks -> False,
AxesLabel -> {Style[x, 16], Style[y, 16]}
```

Código correspondiente a la figura 3.22**Primera parte**

```
a = 1; b = 2; c = 1; d = 1.4; r = 4; x0 = (a d)/(b - d);
k = 1.1 (a + 2 x0);
p[x_] := (c x)/(a + x); q[x_] := (b x)/(a + x);
g[x_] := r (1 - x/k); g1 =
ParametricPlot[{{t, (t g[t])/p[t]}, {x0, 1.8 t}}, {t, 0.0001, k},
AspectRatio -> .62, PlotRange -> {{-.1, k + .5}, All},
Ticks -> True, PlotStyle -> Dashed,
AxesLabel -> {Style[x, 14], Style[y, 14]}}];
g2 = Graphics[{Text[Style["I", {16}], {4.4, 1}],
Text[Style["II", {16}], {5, 7}],
Text[Style["III", {16}], {.5, 7}],
Text[Style["IV", {16}], {.5, 1}]}];
g3 = Graphics[{Point[{k, 0}], Point[{x0, 0}],
Point[{x0, (x0 g[x0])/p[x0]}],
Text[Style["K", 14, Italic], {6.35, .6}],
Text[Style["!\(\^0overscriptBox[\"x\", \"_\"]\)", 14],
{2.5, .4}],
Text[Style["F", 14, Italic], {2.5, 7.9}]}];
g4 = Graphics[{
Arrow[{{2.1, 1}, {2.6, 1}}, Arrow[{{2.9, 1.8}, {3.3, 2.6}}],
Arrow[{{3.6, 7}, {3.6, 8.4}}, Arrow[{{3.2, 8.6}, {2.9, 9.6}}],
Arrow[{{2.6, 9.6}, {2.1, 9.6}}],
Arrow[{{1.9, 9.4}, {1.5, 8.5}}],
Arrow[{{1, 7.5}, {1, 6}}, Arrow[{{1.4, 3.1}, {1.8, 2}}],
Text[Style["y-isoclina", {12}, Purple], {2.2, 5}, {1,2.5},{0,1}],
Text[Style["x-isoclina", {12}, Blue], {6.6, 1.8}, {1,
2}, {.66, -1}]}];
g7 = Graphics[{RGBColor[1, 0, 0], Thickness[.006], Opacity[.6],
Arrow[{{k, 0}, {k - 4 h p[k], 4 h (q[k] - d - k g'[k])}],
Arrow[{{0, .02}, {1, .02}]}];
g8 = Graphics[{RGBColor[0, 0, 1], Thickness[.006], Opacity[.6],
Arrow[{{5, 0}, {k, 0}], Arrow[{{7, 0}, {k, 0}],
Arrow[{{.01, 3}, {.01, 0}]}];
Show[g1, g2, g3, g4, g7, g8]
```

Segunda parte

```

ci = {{2, 2}, {2, 7}, {2.3, 4.66}};
Table[{{u[j], v[j]}} =
NDSolve[{x'[t] == x[t] g[x[t]] - y[t] p[x[t]], x[0] == ci[[j, 1]],
y'[t] == y[t] (-d + q[x[t]]), y[0] == ci[[j, 2]]}, {x[t],
y[t]}, {t, 0, 16}], {j, 1, Length[ci]};
t1 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j, 1,
Length[ci] - 1}];
t2 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j,
Length[ci], Length[ci]};
g5 = ParametricPlot[t1, {t, 0, 14}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> 1, PlotRange -> All, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 1, PlotStyle -> Directive[Arrowheads[.03]]];
g6 = ParametricPlot[t2, {t, 0, 7.5}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> 1, PlotRange -> All,
PlotStyle -> {{Black, Dashed, Thickness[.003]}}];
g7 = Graphics[{RGBColor[1, 0, 0], Thickness[.006], Opacity[.6],
Arrow[{{k, 0}, {k - 4 h p[k], 4 h (q[k] - d - k g'[k])}}],
Arrow[{{0, .02}, {1, .02}}]};
g8 = Graphics[{RGBColor[0, 0, 1], Thickness[.006], Opacity[.6],
Arrow[{{5, 0}, {k, 0}}], Arrow[{{7, 0}, {k, 0}}],
Arrow[{{.01, 3}, {.01, 0}}]};
Show[g1, g3, g5, g6, g7, g8, Ticks -> True]

```

Código correspondiente a la figura 3.29 (3ª parte)

```

ci = {{.42, .5}, {1, .5}, {1, .425}}; r = 1; c = 1; d = 1; h = 1.08; \
b = h d; p[x_] := (c x^2)/(a^2 + x^2); q[x_] := (b x^2)/(a^2 + x^2);
g[x_] := r (1 - x/k); Table[{{u[j], v[j]}} =
NDSolve[{x'[t] == x[t] g[x[t]] - y[t] p[x[t]], x[0] == ci[[j, 1]],
y'[t] == y[t] (-d + q[x[t]]), y[0] == ci[[j, 2]]},
{x[t], y[t]}, {t, 0, 50}], {j, 1, Length[ci]};
t1 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j, 1,
Length[ci] - 2}];
t2 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j,
Length[ci] - 1, Length[ci] - 1}];
t3 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]]}, {j,
Length[ci], Length[ci]};
g1 = Plot[y1[x], {x, 0, k}, PlotStyle -> Thickness[.003],
PlotRange -> {0, 1}];
g3 = ParametricPlot[t1, {t, 0, 49.5}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> 1, PlotRange -> All, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 1, PlotStyle -> Directive[Arrowheads[.03]]];
g4 = ParametricPlot[t2, {t, 0, 49.5}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> 1, PlotRange -> All, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 1,
PlotStyle -> {{Directive[Arrowheads[.03]], Purple}}];

```

```

g5 = ParametricPlot[t3, {t, 0, 23.2}, AxesOrigin -> {0, 0},
  AspectRatio -> 1, PlotRange -> All,
  PlotStyle -> {{Black, Dashed, Thickness[.003]}}];
Show[g1, g2b, g3, g4, g5,
  Graphics[Text[
  Style["!\(\(*SuperscriptBox[\(\[Mu]\)", \(" \")\)=0.00732", {16}], \
  {1.8, .8}]], Ticks -> True,
  PlotRange -> {{0, 1.1 k}, {Automatic, 1.00}},
  AxesLabel -> {Style[x, 14], Style[y, 14]}]

```

Código correspondiente a la figura 4.1

Primera parte

```

Needs["CurvesGraphics6"]
\[\Beta] = .5; \[\Alpha] = 3; ci = {{1.001, 0.001, 0.001}, {0.001, 1.001,
0.001}, {0.001, .001, .99}, {.83, .9, .9}}; Table[{{u[j], v[j], w[j]}} =
NDSolve[{x'[t] == x[t] (1 - x[t] - \[\Alpha] y[t] - \[\Beta] z[t]),
x[0] == ci[[j, 1]], y'[t] == y[t] (1 - \[\Beta] x[t] - y[t] - \[\Alpha] z[t]),
y[0] == ci[[j, 2]], z'[t] == z[t] (1 - \[\Alpha] x[t] - \[\Beta] y[t] - z[t]),
z[0] == ci[[j, 3]]}, {x[t], y[t], z[t]}, {t, 0, 600},
AccuracyGoal -> 20, PrecisionGoal -> 10,
MaxSteps -> Infinity], {j, 1, Length[ci]};
t1 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]],
Evaluate[z[t] /. w[j]]}, {j, 1, Length[ci] - 1};
t2 = Table[{Evaluate[x[t] /. u[j]], Evaluate[y[t] /. v[j]],
Evaluate[z[t] /. w[j]]}, {j, Length[ci], Length[ci]};
g1 = ParametricPlot3D[t1, {t, 0, 16}, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 2];
g2 = ParametricPlot3D[t2, {t, 0, 200}, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 2, PlotStyle -> RGBColor[0, 0.333333, 0]];
g3 = Graphics3D[{{PointSize[Large], RGBColor[0.333333, 0, 0.498039],
Point[{1, 0, 0]}}, {PointSize[Large], RGBColor[0.333333, 0, 0.498039],
Point[{0, 1, 0]}}, {PointSize[Large], RGBColor[0.333333, 0, 0.498039],
Point[{0, 0, 1]}}, Text[Style["(1,0,0)", 14], {1.1, .1, 0}],
Text[Style["(0,1,0)", 14], {0, 1.02, .04}],
Text[Style["(0,0,1)", 14], {0, .09, 1.03}]];
Show[g1, g3, Boxed -> True, BoxStyle ->
{{Directive[Dashed], Thickness[.002]}}, ViewPoint -> {10, 1.5, 1.5},
AxesLabel -> {Style[x, 14], Style[y, 14], Style[z, 14]},
PlotRange -> {{0, 1.2}, {0, 1.1}, {0, 1.1}}, AxesOrigin -> {0, 0, 0},
Ticks -> False]

```

Segunda parte

```

g1 = ParametricPlot3D[t1, {t, 0, 16}, Oriented -> True,
HowManyArrows -> 1, PlotStyle -> RGBColor[0, 0.333333, 0]];
g2 = ParametricPlot3D[t2, {t, 0, 50}, Oriented -> True,

```



```

HowManyArrows -> 1, PlotStyle -> RGBColor[0, 0.333333, 0]];
Show[g1,g2,g3,Boxed->True,BoxStyle->{{Directive[Dashed],
Thickness[.002]}}], ViewPoint->{10,1.5,1.5},AxesLabel->{Style[x,14],
Style[y,14],Style[z,14]}, PlotRange -> {{0, 1.2}, {0, 1.1},
{0, 1.1}}, AxesOrigin -> {0,0,0},Ticks -> False]

```

Código correspondiente a la figura 5.4

```

g[t_] := 1/(2 Exp[.05 t] - 1); h = {1.6, 1.4};
\Alpha = Table[{h[[j]], h[[j]]}, {j, 1, Length[h]}];
Table[{{a[j], b[j]}} = NDSolve[{u'[t] == g[t] u[t]
(v[t] - 2), u[0] == \Alpha[[j, 1]], v'[t] == v[t]
(2 - u[t]), v[0] == \Alpha[[j, 2]]},{u[t], v[t]},
{t, 0.0001, 300}, AccuracyGoal -> 20, PrecisionGoal -> 12,
MaxSteps -> \Infinity], {j, 1, Length[h]}];
t1 = Table[{Evaluate[u[t] /. a[j]], Evaluate[v[t] /. b[j]]},
{j, 1, Length[h]}];
g1 = ParametricPlot[t1, {t, 0, 3.5}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> .7, PlotRange -> {Automatic, 8},
Oriented -> True, HowManyArrows -> 2, PlotPoints -> 200];
g2 = ParametricPlot[t1, {t, 3.5, 300}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> .7, PlotRange -> {Automatic, 8},
Oriented -> True, HowManyArrows -> 0, PlotPoints -> 80];
g7 = Graphics[{Dashed, Line[{0, 2}, {3.2, 2}],
Line[{2, 0}, {2, 10}], Point[{1.6, 1.6}], Point[{1.4, 1.4}],
{Purple, Point[{2.105, 0}]}, {Blue, Point[{2.07, 0]}}];
Show[g1, g2, g7, AxesLabel -> {Style[u, 14], Style[v, 14]}]

```

Código correspondiente a la figura 5.5

```

j = 1; g1 = Plot[{Evaluate[u[t] /. a[j]], Evaluate[v[t] /. b[j]]},
{t, 0, 218}, AxesOrigin -> {0, 0}, PlotRange -> {Automatic, 7},
AxesLabel -> {Style[t, 14], Style["u,v", 14, Italic]};
g2 = Graphics[{Text[Style[u[t], 14, Blue], {205, 2.5}],
Text[Style[v[t], 14, Purple], {136, 6}], {Dashed, Gray,
Line[{0, 2}, {218, 2}]}]; Show[g1, g2]

```

Código correspondiente a la figura 5.13 (1ª parte)

```

\Theta = 0; e = .5; f = .2; \Beta = 1;
g[t_] := 1/(2 Exp[\Beta t] - 1);
\Alpha = {.2, .4, .7, 1.5, 2, 2.8, 3.5, 4, 4.7};
Table[{{a[j], b[j]}} = NDSolve[{v'[t] == v[t] (2 - u[t] - e v[t]),
v[0] == 2 + Tan[\Theta] (\Alpha[[j]] - 2),
u'[t] == g[t] u[t] (-2 + v[t] - f u[t]),
u[0] == \Alpha[[j]]}, {u[t], v[t]}, {t, 0, 50}], {j, 1,
Length[\Alpha]}]; t1 = Table[{Evaluate[u[t] /. a[j]],
Evaluate[v[t] /. b[j]]}, {j, 1, Length[\Alpha]}];

```

```

g1 = ParametricPlot[t1, {t, 0, 80}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> .7, PlotRange -> {{Automatic, 5}, {Automatic, 7}},
Oriented -> True, HowManyArrows -> 1, PlotPoints -> 60,
PlotStyle -> Thickness[.002]]; g2 = ParametricPlot[{t,
Piecewise[{{2 + Tan[\[Theta]] (t - 2),
2 + Tan[\[Theta]] (t - 2) > 0}, {Null,
2 + Tan[\[Theta]] (t - 2) < 0}}]}, {t, 0, 5},
PlotStyle -> Dotted]; g3 = Plot[{Piecewise[{{(2-u)/e, 2-u >= 0},
{Null, 2 - u < 0}}], Piecewise[{{f u + 2, f u + 2 >= 0},
{Null, f u + 2 < 0}}]}, {u, 0, 5.2}, PlotStyle -> {{Black, Dashed,
Thickness[.002]}}]; Clear[e, f]; g7 = Graphics[{Text[
Style["!\(\(*SubscriptBox[\[Theta], \"0\"]\) =\", 14], {4.5,
6.4}], Text[Style[\[Theta], 14], {4.85, 6.4}],
Text[Style["\[Beta] =\", 14], {3.7, 6.4}],
Text[Style[\[Beta], 14], {4, 6.4}],
Text[Style[e == .5, 14], {.86, 6.4}],
Text[Style[f == 0.2, 14], {.86, 5.8}], {Blue, Point[{2, 2}]}]];
Show[g1, g2, g3, g7, AxesLabel -> {Style[u, 16], Style[v, 16]}]

```

Código correspondiente a la figura 5.16 (1ª parte)

```

\[Theta] = (1 Pi)/8; e = .2; f = .1; \[Beta] = .1;
g[t_] := 1/(2 Exp[\[Beta] t] - 1); \[Alpha] = {.3, 4.2};
Table[{{a[j], b[j]}} = NDSolve[{v'[t] == v[t] (2 - u[t] - e v[t]),
v[0] == 2 + Tan[\[Theta]] (\[Alpha][[j]] - 2),
u'[t] == g[t] u[t] (-2 + v[t] - f u[t]),
u[0] == \[Alpha][[j]]}, {u[t], v[t]}, {t, 0, 50}], {j, 1,
Length[\[Alpha]]}]; t1 = Table[{Evaluate[u[t] /. a[j]],
Evaluate[v[t] /. b[j]]}, {j, 1, Length[\[Alpha]]}];
g1 = ParametricPlot[t1, {t, 0, 45}, AxesOrigin -> {0, 0},
AspectRatio -> .7, PlotRange -> {{Automatic, 5}, {Automatic, 7}},
Oriented -> True, HowManyArrows -> 1, PlotPoints -> 40,
PlotStyle -> Thickness[.002]];
g2 = ParametricPlot[{t, (2 + Tan[\[Theta]] (t - 2)) UnitStep[
2 + Tan[\[Theta]] (t - 2)]}, {t, 0, 5}, PlotStyle -> Dotted];
g3 = Plot[{Piecewise[{{(2 - u)/e, 2 - u >= 0}, {Null, 2 - u < 0}}],
Piecewise[{{f u + 2, f u + 2 >= 0}, {Null, f u + 2 < 0}}]}, {u, -1,
5.2}, PlotStyle -> {{Black, Dashed, Thickness[.002]}}];
Clear[e, f]; g7 = Graphics[{Text[
Style["!\(\(*SubscriptBox[\[Theta], \"0\"]\) =\", 14], {4.5,
6.4}], Text[Style[\[Theta], 14], {4.8, 6.4}],
Text[Style["\[Beta] =\", 14], {3.6, 6.4}], Text[Style[\[Beta], 14],
{3.92, 6.4}], Text[Style[e == 0.2, 14], {.8, 6.4}],
Text[Style[f == 0.1, 14], {.78, 5.8}]}]];
Show[g1, g2, g3, g7, AxesLabel -> {Style[u, 16], Style[v, 16]}]

```

Bibliografía

- [Baigent 1] Baigent, S. Lotka-Volterra Dynamics - An introduction. UCL, 2010
- [Baigent 2] Baigent, S. Math Ecology Notes. UCL, 2010
- [Brauer] Brauer, F., Castillo Chávez, C. Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology. Springer, 2001
- [Chen] Chen, J., et al. The qualitative analysis of two species predator-prey model with Holling's type III functional response. SUT, 1986
- [Costa] Costa, F., Pinto, J. A nonautonomous predator-prey system arising from coagulation theory. IST, 2011
- [Hale-Koçak] Hale, J., Koçak, H. Dynamics and Bifurcations. Springer, 1991
- [Hartman] Hartman, P. Ordinary Differential Equations. John Wiley & Sons, 1964
- [Hofbauer] Hofbauer, J., Sigmund, K. Evolutionary Games and Population Dynamics. Cambridge, 1998
- [Marsden] Marsden, J., McCracken, M. Hopf Bifurcation and Its Applications. Springer, 1976
- [Moreno] Moreno, C. Apuntes de la asignatura de Cálculo Numérico I. Master de Matemáticas Avanzadas de la UNED, 2008
- [Murdock] Murdock, J. Normal Forms and Unfoldings for Local Dynamical Systems. Springer 2003
- [Perko] Perko, L. Differential Equations and Dynamical Systems. Springer, 1991
- [Steele] Steele, J. The Cauchy-Schwarz Master Class. Cambridge, 2004
- [Valdivia 1] Valdivia, M. Análisis Matemático III, Tomo I. UNED, 1998
- [Valdivia 2] Valdivia, M. Análisis Matemático V, Tomo I. UNED, 1988
- [Verhulst] Verhulst, F. Nonlinear Diff. Equations and Dynamical Systems. Springer, 1990
- [Zhang] Zhang, Z., et al. Qualitative Theory of Differential Equations. American Mathematical Society, 1992